

ASPECTOS BIOLÓGICOS DE LA RAYA ESPINOSA *Urotrygon* sp.1 (BATOIDEA:  
UROTRYGONIDAE) DE LA ZONA SUR DEL PACÍFICO COLOMBIANO

VIVIANA MÁRQUEZ VELÁSQUEZ  
1017151654

**DIRECTORA**

PAOLA ANDREA MEJÍA FALLA, Ph D. (Cand.)  
Fundación SQUALUS

**CODIRECTOR**

ANDRÉS FELIPE NAVIA LÓPEZ, M, Sc.  
Fundación SQUALUS

**ASESOR ENLACE**

LUZ FERNANDA JIMÉNEZ SEGURA, Ph D.  
Grupo de ictiología Universidad de Antioquia

**DEFINICIÓN DE AUTORÍA**

**AUTOR PRINCIPAL**

VIVIANA MÁRQUEZ VELÁSQUEZ

**COAUTORES**

PAOLA ANDREA MEJÍA-FALLA

ANDRES FELIPE NAVIA

LUZ FERNANDA JIMÉNEZ SEGURA

UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
MEDELLÍN  
2011

## Tabla de contenido

RESUMEN .....	11
1. INTRODUCCIÓN.....	13
2. MARCO DE REFERENCIA .....	16
3. ANTECEDENTES.....	20
4. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN.....	27
5. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN .....	28
6. HIPÓTESIS.....	29
6.1 CRECIMIENTO.....	29
6.2 REPRODUCCIÓN.....	29
6.3 DIETA .....	29
7. OBJETIVOS .....	31
7.1 OBJETIVO GENERAL .....	31
7.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	31
8. JUSTIFICACIÓN .....	32
9. MÉTODOS .....	33
9.1 ÁREA DE ESTUDIO .....	33
9.2 FASE DE CAMPO.....	34
9.3 FASE DE LABORATORIO.....	35
9.4 ANÁLISIS DE DATOS.....	38
9.4.1 Tallas de captura .....	38
9.4.2 Crecimiento.....	38
9.4.3 Aspectos reproductivos.....	39
9.4.3.1 Proporción sexual.....	39
9.4.3.2 Descripción del sistema reproductor.....	39
9.4.3.3 Estados de madurez.....	39
9.4.3.4 Fecundidad.....	39
9.4.4 Hábitos alimentarios .....	40

9.4.4.1	Tamaño de la muestra .....	40
9.4.4.2	Índices alimentarios.....	40
9.4.4.3	Diferenciación en la dieta por tallas y sexos.....	42
9.4.4.4	Sobreposición de la dieta entre sexos y tallas.....	42
9.4.4.5	Amplitud de nicho.....	43
9.4.4.6	Niveles tróficos.....	44
10.	RESULTADOS .....	46
10.1	TALLAS DE CAPTURA.....	46
10.2	CRECIMIENTO .....	47
10.3	ASPECTOS REPRODUCTIVOS .....	49
10.3.1	Proporción sexual .....	49
10.3.2	Sistema reproductivo de machos.....	49
10.3.3	Sistema reproductivo de hembras .....	53
10.3.4	Estados de madurez .....	57
10.3.5	Fecundidad .....	59
11.4	Hábitos alimentarios.....	62
11.4.1	Tamaño de muestra.....	62
11.4.2	Índices alimentarios .....	63
11.4.3	Diferenciación en la dieta por sexos y tallas .....	67
11.4.4	Sobreposición de la dieta entre sexos y tallas .....	69
11.4.5	Amplitud de nicho .....	70
11.4.6	Nivel trófico .....	71
11.	DISCUSIÓN .....	72
11.1	Tallas de captura.....	72
11.2	Crecimiento .....	72
11.3	Aspectos Reproductivos .....	73
11.3.1	Proporción sexual .....	73
11.3.2	Sistema reproductor machos .....	74
11.3.3	Sistema reproductor hembras.....	75
11.3.4	Estados de madurez .....	77

11.3.5 Fecundidad .....	78
11.4 HÁBITOS ALIMENTARIOS.....	79
11.4.1 Tamaño de muestra.....	79
11.4.2 Índices alimentarios .....	79
11.4.3 Diferenciación en la dieta por sexos y tallas .....	82
11.4.4 Sobreposición dieta entre sexos y tallas.....	82
11.4.5 Amplitud de nicho .....	83
11.4.6 Nivel trófico .....	84
12. CONCLUSIONES.....	85
13. BIBLIOGRAFÍA .....	86

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Vista dorsal de <i>Urotrygon</i> sp.1 .....	15
Figura 2. Área de estudio. ....	34
Figura 3. Distribución de frecuencias de tallas de capturas .....	46
Figura 4. Linealización de la relación entre el ancho de disco y el peso total para hembras y machos. ....	48
Figura 5. Relación entre el ancho de disco, la longitud del cláasper y la longitud de los testículos de los machos. ....	49
Figura 6. Esquema del sistema reproductor de machos .....	50
Figura 7. Cláspers de un macho adulto. ....	51
Figura 8. Testículos de machos. ....	52
Figura 9. Sección del testículo de un macho maduro .....	53
Figura 10. Sección del testículo de un macho maduro	
Figura 11. Sección del epidídimo de un macho maduro. ....	55
Figura 12. Esquema general del sistema reproductor de una hembra. ....	55
Figura 13. Vista externa del ovario de hembras grávidas .....	56
Figura 14. Ovario vestigial de una hembra inmadura. ....	56
Figura 15. Úteros y embriones de hembras maduras .....	58
Figura 16. Vista externa e interna del útero de una hembra grávida .....	59
Figura 17. Relación entre el ancho de disco de hembras, el número de huevos. y el diámetro del huevo más grande. ....	60
Figura 18. Relación entre el ancho de disco de hembras y el número de embriones .....	61
Figura 19. Relación entre el ancho de disco de hembras y el ancho de disco de los embriones. ....	61
Figura 20. Curva de acumulación de presas .....	62
Figura 21. Curva de acumulación de presas para hembras y machos de clase de talla I y II. ....	63
Figura 22. Porcentaje en número (%N), porcentaje en peso (%P) y porcentaje de ocurrencia (%O) de los ítems dietarios de <i>Urotrygon</i> sp.1. ....	65

Figura 23. Porcentaje en número (%N), porcentaje en peso (%P) y porcentaje de ocurrencia (%O) de los ítems presa de las clases de tallas I y II de hembras y machos..... 68

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Escala de madurez usadas en el estudio para definir los estados de madurez de hembras y machos de <i>Urotrygon</i> sp. 1.....	36
Tabla 2. Niveles tróficos de las presas.....	45
Tabla 3. Relación entre el ancho de disco y el peso de adultos y embriones de machos y hembras de <i>Urotrygon</i> sp. 1.....	47
Tabla 4. Porcentaje de frecuencia (%O), porcentaje en peso (%P), porcentaje en número (%N) e índice de importancia relativa (%IIR) de los ítems dietarios de <i>Urotrygon</i> sp.1.....	66
Tabla 5. Valores de la media de los datos observados (Ojobs) y simulados (Ojsim) para la sobreposición de dietas de las clases de tallas I y II de hembras y machos .....	69
Tabla 6. Índice de Levin's estandarizado (Ba) de las clases de talla I y II de hembras y machos .....	70

## DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS

Las gracias van para todas aquellas personas que han compartido y han apoyado de alguna manera este proyecto de vida.

A mi familia. A mi mamá, por su incondicional ayuda y alegría, por su interés en cada proyecto realizado. Por su paciencia, por las palabras de ánimo que nunca faltaron. A mi papá, que siempre esperó mucho de mí y siempre me regaló una sonrisa.

A mis amigos...con los que he compartido tantos sueños, alegrías e ilusiones, a los que siempre encuentro y seguiré encontrando con los brazos abiertos. Por su apoyo incondicional en todas las decisiones tomadas.

A la profesora Luz Fernanda y al laboratorio por haberme brindado el espacio y tiempo para el desarrollo de este trabajo.

Un agradecimiento muy especial para Paola A. Mejía y Andrés Navia y a toda la Fundación SQUALUS por su gran ayuda, acompañamiento, por todas sus enseñanzas y paciencia a lo largo de este proceso.

Este estudio fue co-financiado por la Fundación SQUALUS, Colciencias y la Universidad del Valle (Código1106-452-21080, ContratoRC-258-2008).

## RESUMEN

Se estudiaron aspectos biológicos de una especie de raya espinosa aún no descrita (*Urotrygon* sp.1), a partir de 227 individuos capturados en faenas de pesca industrial de camarón de aguas someras, en los meses de septiembre y octubre de 2007, en la localidad de Pasacaballos, Pacífico colombiano. Se determinó la composición de tallas de captura, el patrón de crecimiento y la longitud asintótica para hembras y machos; se evaluó la proporción sexual y se llevó a cabo la descripción macroscópica y microscópica de las principales características del sistema reproductivo, determinando los estados de madurez; y finalmente, se analizaron los contenidos estomacales para determinar la dieta de la especie. Se capturaron 136 hembras (59.91%) y 91 machos (40.09%). La proporción sexual encontrada para adultos fue 1:1.5 y para embriones 1:1. Las hembras alcanzaron mayores tallas (57.5 cm longitud total, 33.5 cm ancho de disco) y pesos (1048.6 g) que los machos (47 cm longitud total, 28 cm ancho de disco, 487.4 g). Los embriones presentaron crecimiento de tipo alométrico, mientras que los adultos presentaron crecimiento de tipo isométrico. En las hembras, el ovario izquierdo y ambos úteros fueron funcionales. La fecundidad ovárica varió entre 1 y 13 huevos (promedio 6.5) y la fecundidad embrionaria entre 1 y 7 embriones (promedio 3.2), ambas dependiente de la talla de la madre. En los machos se determinó una relación positiva de las estructuras reproductivas con la talla, se identificaron cuatro estadios de madurez y testículos de tipo radial. En cuanto a la dieta, se identificaron 19 ítems, de los cuales los estomatópodos representaron el mayor porcentaje en la dieta, seguidos por camarones decápodos y peces óseos. La especie fue considerada un depredador especialista de nivel trófico intermedio. Se identificaron cambios ontogénicos en la dieta y diferencias entre sexos, y no se encontró sobreposición significativa de la dieta entre sexos y tallas. Se recomienda continuar con estudios a largo plazo que complementen el entendimiento biológico de ésta y otras especies de batoideos capturados incidentalmente, que permitan evaluar su estado poblacional y su

papel en el ecosistema, aportando así elementos para proponer medidas de manejo de dichas especies.

Palabras claves: batoideos, reproducción, crecimiento, dieta, Pacífico colombiano.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los peces batoideos, pertenecientes a la subclase Elasmobranchii (clase Chondrichthyes), son un grupo de peces diverso, con aproximadamente 600 especies distribuidas a lo largo de los principales ecosistemas acuáticos del mundo (McEachran y Aschliman 2004). Aunque primordialmente marinos, también viven en aguas salobres de las bocas de los ríos, lagunas y aún en agua dulce (McEachran y Di Sciara 1995); la mayoría son de hábitos costeros y algunas especies se distribuyen en la zona epipelágica. La mayor diversidad de especies de batoideos se encuentra en el Indo-Pacífico oeste, zona donde existe el mayor número de especies endémicas (22%, 16 de 72 géneros), mientras que el Nuevo Mundo presenta un endemismo menor (19%).

La mayoría de rayas presentan características de historia de vida que las hacen susceptibles a la sobreexplotación, tales como que son animales longevos de crecimiento lento y maduración sexual tardía, con baja tasa reproductiva ya que producen poca descendencia, además presentan estrecha relación entre el reclutamiento y la población adulta, causando una recuperación lenta de la población cuando se somete a una pesca excesiva (FAO 2000, Frisk et al. 2001, 2005, Holden 1974). Sin embargo estos parámetros de edad, crecimiento y reproducción difieren entre especies e incluso entre poblaciones (Casey y Myers 1998, Walker y Hislop 1998, Frisk. 2010).

Las evaluaciones poblacionales de las diferentes especies de rayas están limitadas por la falta de información biológica, principalmente de las que no son objetivo de pesca (Braccini et al. 2006), por lo que los vacíos del conocimiento en ecología trófica, crecimiento y reproducción son grandes en este grupo. Por ejemplo, se ha sugerido que algunas especies de batoideos pueden cumplir un importante papel en el flujo de la energía entre los niveles bajos y altos de las redes tróficas (Myers et al. 2007), sin embargo, y aunque existen numerosos

estudios de la dieta y hábitos alimentarios de dichas especies, esta hipótesis aún necesita sustento (Navia et al. 2010).

La familia Urotrygonidae es uno de los grupos de elasmobranquios con mayor incidencia de captura en los arrastres camaroneros en el Pacífico Oriental Tropical, especialmente el género *Urotrygon* (De la Cruz-Agüero et al. 1997, Amezcua et al 2006, Gómez y Mejía-Falla 2008, Navia 2002, Smith et al. 2009) y suelen ser descartadas en las pesquerías de nuestro país, por no tener una importancia económica (Gómez y Mejía-Falla 2008). *Urotrygon* sp.1, especie aún no descrita, es capturada incidentalmente en la pesquería de arrastre de camarón industrial en el Pacífico colombiano. Esta especie presenta características morfológicas y morfométricas (p.e. disco claramente más ancho que largo, agujones de base ancha en la línea media del disco y de la cola) que la diferencian de las otras especies confirmadas para Colombia (Mejía-Falla et al. 2007), y llevaron a que fuera considerada como *Urotrygon* sp.1 (Mejía-Falla, com. pers., Torres 2010) (Figura 1).

Teniendo en cuenta que el conocimiento biológico de las especies que hacen parte de las capturas incidentales en pesquerías multiespecíficas, es fundamental para el adecuado manejo de las mismas y de las poblaciones que componen el ecosistema (Mabragaña y Cousseau 2004), se estudiaron aspectos de crecimiento, reproducción y dieta de la raya espinosa *Urotrygon* sp.1. Este estudio se enmarcó dentro de la línea de investigación de la Fundación SQUALUS “Historia de vida de elasmobranquios”.



Figura 1. Vista dorsal de un individuo macho de *Urotrygon* sp.1 (Tomada de Torres 2010).

## 2. MARCO DE REFERENCIA

Los peces batoideos se caracterizan por presentar un cuerpo deprimido, aletas pectorales expandidas hacia adelante y fusionadas a los lados de la cabeza, adquiriendo la forma de un disco ovalado, romboidal o circular. Poseen un esqueleto cartilaginoso, hendiduras branquiales expuestas, escamas placoideas, una válvula espiral en el intestino que aumenta el área de absorción del tracto digestivo, y ausencia de vejiga natatoria (McEachran y Di Sciara 1995). Los ojos y los espiráculos están ubicados en la parte dorsal del cuerpo, o a los lados de la cabeza, mientras que la boca, los orificios nasales y las superficies branquiales se encuentran hacia la parte ventral del cuerpo (con excepción de la mantarraya) (McEachran y Di Sciara 1995). En general, presentan una relación inversa entre la talla máxima y el crecimiento, siendo usualmente los machos más pequeños que las hembras y alcanzan su talla máxima antes que éstas (Braccini y Chiaramonte 2002).

Este grupo tiene complejas adaptaciones reproductivas como diversas formas de reproducción y estructuras complejas como glándulas accesorias, sacos espermáticos, sacos sifonales y cláspers (órganos copuladores de los machos) (Castro 1987, Hamlett 1999, Wourms 1977, 1981). La fecundación es interna y las hembras retienen los huevos fertilizados o embriones por períodos de tiempo variables, para protegerlos durante los estadios más vulnerables. Dependiendo de cómo las hembras retienen los ovocitos fecundados, las rayas, se pueden dividir en dos grupos: ovíparos y vivíparos. Las formas ovíparas retienen sus huevos por cortos períodos de tiempo y luego los depositan en el sustrato o los unen a alguna estructura; la familia Rajidae es ovípara y sus huevos son liberados al mar en el interior de cámaras corneas de diferentes formas. Las formas vivíparas retienen los embriones en el útero durante todo el período de desarrollo; así los embriones nacen totalmente desarrollados. (Compagno 1999). Aunque, en elasmobranquios las especies vivíparas pueden ser divididas en aplacentarias y placentarias

(dependiendo de si las conexiones placentales están desarrolladas entre la madre y sus embriones) (Carrier et al. 2004), todas las familias de rayas, exceptuando la ya mencionada, son vivíparas aplacentarias. En éstas no se forma una conexión placentar entre la madre y sus descendientes, y la forma de alimentar a los embriones varía ampliamente. Wourms (1977) dividió ésta forma en tres grupos funcionales, dependiendo en si los embriones: (1) dependen solamente de las reservas de la yema, (2) presentan oofagia, es decir ingieren otros huevos en el útero, y (3) se alimentan a través de análogos placentales como los trofonemas, los cuales son vellosidades del epitelio uterino que secretan una nutritiva “leche uterina” (histótrofo) (Alcock 1892, Amoroso 1960); este último modo de nutrición es común en rayas del orden Myliobatiformes. La viviparidad confiere una serie de ventajas que facilitan la protección y el desarrollo de los juveniles, la dispersión y el cuidado parental. Además la transferencia de nutrientes al embrión en desarrollo a través de análogos placentales mejora aún más la supervivencia de las crías (Frisk 2010).

En relación con su ecología trófica, presentan un amplio espectro trófico y diversas estrategias alimentarias (Wetherbee y Cortés 2004) debido a su diversidad tanto morfológica como de estilos de vida (Compagno 1990). Las rayas generalmente buscan el alimento en el fondo, siendo importantes depredadores de la fauna de invertebrados pequeños (moluscos, crustáceos) y de pequeños peces (Pedersen 1995, Orlov 1998, Yeon et al. 1999, Bulman et al. 2001, Muto et al. 2001, Davenport y Bax 2002, Navia 2002, Ebert y Cowley 2003, Serrano et al. 2003, Mabragaña et al. 2005, Mejía-Falla et al. 2006, Treloar y Laurenson 2006, Ebert y Bizzarro 2007, Bizzarro et al. 2007, Navia et al. 2007, Treloar et al. 2007, Torres 2008, Marshal et al. 2008, Navia et al. 2011, Yick et al. 2011). La dieta de los batoideos puede fluctuar desde especializada hasta generalizada; algunas especies son altamente especialistas (Mabragaña et al. 2005; Scenna et al. 2006) mientras que otras son de hábitos generalistas (Brickle et al. 2003). Rayas bentónicas como las pertenecientes a la familia Urotrygonidae se alimentan de

crustáceos como camarones, estomatópodos, además de peces pequeños y/o poliquetos (Valadez-González 2001, Navia 2002, Mabragaña et al. 2005, Navia et al. 2011).

Los cambios ontogénicos en la dieta son comunmente reportados en elasmobranquios. Con el incremento en la talla se tiende a incrementar la amplitud de la dieta ya que se presentan cambios en la ocupación del hábitat, en los patrones de movimiento, la velocidad de la natación, el tamaño de las mandíbulas, dientes y estómago, en los requerimientos energéticos, y otros factores que resultan en una mejor habilidad para capturar diferentes ítems (Weihs et al. 1981, Stillwell y Kohler 1982, Lowe et al. 1996).

Los peces batoideos registrados para el Pacífico Centro Oriental comprenden 11 familias, 20 géneros y 42 especies (Allen y Robertson 1994, Fischer et al. 1995). Dentro de este grupo, la familia Urotrygonidae, perteneciente al orden Myliobatiformes, incluye 10 especies agrupadas en dos géneros: *Urotrygon* con siete especies y *Urobatis* con tres especies (Compagno 2005). Su distribución es propia de zonas tropicales, habitan principalmente en aguas someras, lagunas y estuarios, aunque algunas especies pueden encontrarse en profundidades mayores a los 100 metros. Estas rayas son bentónicas y permanecen a menudo parcialmente semienterradas en fondos blandos (McEachran y Di Sciara 1995). Dentro de las 27 especies de rayas registradas para la costa Pacífica de Colombia, el género *Urotrygon* es uno de los más diversos, con cuatro especies confirmadas (*Urotrygon aspidura*, *Urotrygon chilensis*, *Urotrygon munda* y *Urotrygon rogersi*) (Mejía-Falla et al. 2007) y una especie por describir (*Urotrygon* sp. 1) (Mejía-Falla, com. pers., Torres 2010); y el más abundante en pesquerías de arrastre de camarón artesanal e industrial (Navia 2002, Gómez y Mejía-Falla 2008). Las rayas de la familia Urotrygonidae no son consideradas especies comerciales, debido principalmente a su talla muy pequeña, comparada con otras

17 especies de rayas, que pueden alcanzar el doble o el triple de las tallas alcanzadas por los miembros de dicha familia (Stevens et al. 2000).

Las rayas del género *Urotrygon* se caracterizan morfológicamente, porque poseen una espina en su cola, la parte dorsal está densamente poblada por dentículos relativamente grandes y encorvados, aquellos situados en la línea media del disco, el cual es ovalado a casi circular, con hocico obtuso, redondeado o más o menos puntiagudo. La cola presenta cerca de la base una o dos espinas venenosas y una aleta caudal bien desarrollada. Presentan una boca con papilas carnosas y mandíbulas provistas de dientes pequeños dispuestos en serie que forman bandas en ambas mandíbulas. El color del dorso va de grisáceo a café oscuro, a veces con manchas contrastantes y el vientre es blanquecino (Allen y Robertson 1998).

### 3. ANTECEDENTES

Los estudios acerca de la biología de batoideos son diversos e incluyen aspectos de la dieta, la reproducción, el crecimiento y la edad.

El tipo de crecimiento cobra importancia al ser necesario para hallar los parámetros de crecimiento de las especies (Pauly 1983), además de ser considerado una expresión de la tasa de crecimiento. El crecimiento isométrico es común en diferentes especies de batoideos, siendo reportado para *Rhinobatos horkelli* (Texeira 1982), *Rhinobatos leucorhynchus* (Navia 2002; Soler 2006), *Raja velezi*, *Zapteryx exasperata*, *Urotrygon aspidura* (Navia 2002) y machos de *Psammobatis extenta* (Braccini y Chiaramonte 2002). El crecimiento alométrico ha sido reportado para algunas especies como *Urotrygon chilensis* (Rubio-Lozano 2009) y para embriones de la especie *Zapteryx brevirostris* (Abilhoa et al. 2007).

Estudios de la biología reproductiva de rayas, consideran la madurez sexual, la fecundidad, la estructura anatómica e histológica de las gónadas, entre otros aspectos. La madurez sexual en machos se basa generalmente en la dureza y desarrollo del cláspers, y en hembras en la presencia/ausencia y tamaño de huevos y embriones, y en el estado de oviductos, ovarios y útero (Pratt 1979, Martín y Cailliet 1988). En éstas dos últimas estructuras reproductivas puede presentarse funcionalidad en el lado izquierdo y derecho (Capapé y Zaouali 1994, Girard y Du Buit 1999, Braccini y Chiaramonte 2002, Mabragaña y Cousseau 2004, Fahy et al. 2007, Márquez-Farías 2007, Blanco-Parra et al. 2009) o de solo uno de ellos (Wourms 1981, Martín y Cailliet 1988, Snelson et al. 1988, 1989, Villavicencio-Garayzar et al. 1994, Chatchavalvanich y Visittipat 1997, Hamlett y Koob 1999, Henningsen 2000, Hemida et al. 2003, Lutton et al. 2005, Mejía-Mercado 2006, López 2009).

En cuanto a la estructura anatómica de las gónadas, Pratt (1988) basándose en estudios fisiológicos previos de Hoar (1969), Fratini (1953) y Mellinger (1965), identificó tres tipos de testículos (radial, diamétrico y compuesto) y dos tipos de ovarios (interno y externo). Estos tipos de testículos y ovarios presentan variación dentro de los diferentes órdenes y familias de rayas, encontrando testículos de tipo radial en especies como *Dasyatis* sp, *Myliobatis californica*, *Potamotrygon motoro* (Pratt 1988), *Urotrygon venezuelae*, *Dasyatis guttata* (Acero et al. 2008), *Dasyatis longa* (López 2009), y testículos de tipo compuesto en las especies *Raja erinacea* (Pratt 1988), *Narcine bancroftii*, *Rhinobatos percellens* (Acero et al. 2008), entre otras. Ovarios de tipo externo se han reportado para especies como *Raja erinacea* y *Myliobatis californica* (Pratt 1988).

Autores como Jezior y Hamlett (1994) y Hamlett et al. (1996, 1999) describieron la estructura de los folículos del ovario en *Urobatis jamaicensis* y *Dasyatis americana*, basados en la descripción de los tipos de células y tejidos que componen el trofonema para éstas especies, encontrando marcadas diferencias con *Rhinoptera bonasus* y *Myliobatis* sp. Almeida et al. (2000) estudiaron la especie *Urotrygon microphthalmum* en aguas bajas de Maranhão (Brasil), reportando que los machos alcanzan su madurez a tallas menores que las hembras y registraron una fecundidad promedio de tres embriones por útero.

Entre otros trabajos relacionados con la reproducción de batoideos, que incluyen la determinación de proporciones sexuales, análisis histológicos de gónadas, tallas medianas de madurez, ciclos reproductivos y/o fecundidad, se encuentran, entre otros, los realizados para especies del género *Dasyatis* (Hemida et al. 2003, Henningsen 2000, Kajiuraa 2000, Piercy et al. 2004, 2006, Smith et al. 2007, Snelson et al. 1988, 1997, Tricas 2000, Villavicencio et al. 1994, Volkoff et al. 1999), *Urobatis* (Fahy et al. 2007, Mull et al. 2008, 2010, Yañez-Arancibia y Amezcua-Linares 1979), *Urolophus* (White et al. 2001), *Trygonoptera* (White et al.

2002), *Zapteryx* (Abilhoa et al. 2007, Blanco-Parra et al. 2009), *Rhinobatos* (Kume et al. 2009, Márquez-Farías 2007), *Narcine* (Moreno et al. 2010), entre otros.

De otro lado, los estudios de hábitos alimentarios y mecanismos de alimentación de condriktios han pasado por varias transformaciones que van desde los primeros trabajos que se limitaban a presentar una lista de las presas identificadas en los estómagos, hasta los detallados exámenes de la cantidad de cada ítem, la periodicidad y frecuencia de alimentación, y las modernas técnicas de isótopos estables (Wetherbee y Cortés 2004). Los métodos tradicionales de análisis dietarios incluyen conteo, frecuencia de ocurrencia, y volumen o peso de los ítems de presas. En ésta clase de estudios, los métodos cuantitativos revisados por Hyslop (1980), que han sido ampliamente extendidos, tales como el porcentaje en número (%N), el porcentaje en peso (%P) y el porcentaje de ocurrencia (%F), tenían el inconveniente de las limitaciones de los análisis que suponía tener los aportes de cada presa en términos de número, peso y ocurrencia por separado, y subestimaban o sobreestimaban la importancia de cada presa en la dieta, además de proveer una visión diferente de los hábitos alimentarios del depredador. La abundancia numérica es informativa sobre el comportamiento de la alimentación, las medidas de peso o volumen reflejan el valor nutricional dietario, y la ocurrencia representa los hábitos alimentarios de la población. Por ésta razón, se introdujo el uso de índices que combinarán todas las fuentes de información y que ya habían sido aplicados a peces óseos, los cuales según Windell (1971) citado por Hyslop (1980) son más representativos. De estos índices, el coeficiente alimentario (Q) y el Índice de importancia relativa (IIR) son los más comunes. En este sentido, Cortés (1997) propone el porcentaje del índice de importancia relativa (%IIR) como medida para hacer los estudios de este tipo más comparativos entre sí.

El cambio ontogénico en las preferencias alimentarias es un fenómeno universal en peces (Wetherbee y Cortés 2004) y ha sido ampliamente observado en rayas (Pedersen 1995, Skjaeraasen y Bergstad 2000, Lucifora et al. 2000, Brickley et al.

2003, Morato et al. 2003, Orlov 2003, White et al. 2004, Rinewalt et al. 2007, Robinson et al. 2007, Belleggia et al. 2008, López 2009, Ruocco et al. 2009, Baeck et al. 2011, Blanco-Parra et al. 2011, Navia et al. 2011, Yick et al. 2011). En este tipo de estudios, y teniendo en cuenta las tallas y época de captura, los lugares de pesca y el sexo de los individuos, se ha observado que existen diferencias en los componentes alimentarios que caracterizan la dieta de las rayas, aunque dichas diferencias varían de acuerdo a cada especie (Gray et al. 1997, Scharf et al. 2000, Koen Alonso et al. 2001, Kyne y Bennett 2002, White et al. 2004, Dolgov 2005, Flores-Ortega et al. 2011). Algunos cambios ontogénicos documentados en rayas son de anfípodos o poliquetos a crustáceos más grandes (Pedersen 1995, Orlov 1998, Barbini y Lucifora 2011, Navia et al. 2011) de anfípodos, crustáceos, moluscos y/o poliquetos a peces o cefalópodos (Smale y Cowley 1992, Orlov 1998, Yeon et al. 1999, Skjaeraasen y Bergstad 2000, Koen-Alonso et al. 2001, Muto et al. 2001, Valadez-González 2001, Brickle et al. 2003, Dolgov 2005, Valadez-González et al. 2007, Bizzarro et al. 2007, Robinson et al. 2007, Treloar et al. 2007, Yang 2007, Belleggia et al. 2008, Moura et al. 2008, Barbini et al. 2011, Blanco-Parra et al. 2011), de pequeños moluscos, sipuncúlidos, o crustáceos (anfípodos) a poliquetos u otros invertebrados mayores (Gray et al. 1997, Brickle et al. 2003, Mejía-Falla et al. 2006, Moreno et al. 2009, Navia et al. 2011, Yick et al. 2011).

En cuanto al análisis de las interacciones tróficas (amplitud de nicho y sobreposición dietaria) los estudios hechos con peces batoideos, a nivel general han encontrado que las rayas que poseen un amplio espectro trófico que va desde plancton hasta peces (Brickle et al. 2003, Wetherbee y Cortés 2004, Marshall et al. 2007, Flores-Ortega et al. 2011), y que en muchos casos existe una clara sobreposición dietaria, entre organismos de la misma especie y entre organismos de diferentes especies, teniendo en cuenta las tallas de crecimiento y las variaciones estacionales y espaciales (Platell et al. 1998, Platell y Potter 2001, Brickle et al. 2003, Ebert y Cowley 2003, Morato et al. 2003, Barbini 2006, Navia et

al. 2007, 2011). También se ha reportado que algunas especies de rayas son altamente especialistas (Smith y Merriner 1985, Bruno et al. 2000, Mabragaña et al. 2005, Scenna et al. 2006, Bizzarro et al. 2007, Sampson et al. 2010, Navia et al. 2011, Blanco-Parra et al. 2011) y otras son de espectros tróficos intermedios (Brickle et al. 2003, Mabragaña y Giberto 2007). Las especies batoideas de hábitos bentónicos, costeros y demersales tales como las que pertenecen a las familias Dasyatidae, Rhinobatidae, Urotrygonidae y Rajidae, se alimentan en gran parte de crustáceos y/o moluscos (Smith y Merriner 1985, Pedersen 1995, Ellis et al. 1996, Orlov 1998, Muto et al. 2001, Valadez-González 2001, Koen-Alonso et al. 2001, Valadez-González et al. 2001, Lobato y Da Silva 2003, Bornatowski et al. 2005, Shibuya et al. 2005, Mejía-Falla et al. 2006, Collins et al. 2007, Mabragaña y Giberto 2007, Navia et al. 2007, Rinewalt et al. 2007, Polo-Silva y Grijalba-Bendeck 2008, Marshall et al. 2008, Rincón et al. 2008, Torres 2008, Moreno et al. 2009, Navia 2009, Pinheiro et al. 2009, Barbini y Lucifora 2011, Payán et al. 2011, Navia et al. 2011) e incluso de poliquetos (Skjaeraasen y Bergstad 2000, Brickle et al. 2003, Dolgov 2005, Mabragaña et al. 2005, Scenna et al. 2006, Marshall et al. 2008, Guzmán 2010, Barbini et al. 2011).

En América Latina uno de los primeros estudios realizados sobre hábitos alimentarios y ecología trófica de algunas especies de rayas pertenecientes a la familia Urotrygonidae fue realizado por Valadez (2000) en el Pacífico Mexicano. En este trabajo se caracterizó la dieta de *Urotrygon rogersi*, identificando como alimento principal a los decápodos, seguido de estomatópodos. Esta especie presentó un bajo espectro trófico, sin variaciones estacionales o entre tallas. Posteriormente, Valadez (2001) realizó un estudio sobre los hábitos alimentarios de *Urotrygon asterias*, describiéndola como una especie con un espectro trófico relativamente amplio, dieta especialista, con preferencia de estomatópodos y decápodos y con variaciones estacionales y cambios ontogénicos en la misma. Valadez et al. (2001) realizaron un estudio sobre los hábitos alimentarios de *Urobatis halleri*, identificando como presa principal invertebrados bentónicos, como

los estomatópodos, anfípodos y decápodos. Ésta especie presentó un espectro trófico amplio y no se presentaron diferencias significativas en cuanto a la variación estacional y a los cambios ontogénicos. Lobato y da Silva (2003) caracterizaron la dieta de *Urotrygon microphthalmum*, encontrando como presas principales tanto para machos como para hembras a crustáceos y poliquetos; y variación de la dieta por tallas. Flores-Ortega et al. (2011) describieron los hábitos alimentarios de tres especies de urotrygónidos en el Pacífico central mexicano, encontrando que las dietas estuvieron compuestas principalmente de microcrustáceos bentónicos y en menor proporción de peces, poliquetos y moluscos.

En Colombia los estudios realizados sobre aspectos básicos de la biología y la ecología de elasmobranquios han sido pocos, comparados con los estudios de otras zonas. Inicialmente fueron enfocados en tiburones, pero han ido aumentando paulatinamente. En el Pacífico colombiano, los estudios referentes al género *Urotrygon* se enfocan sobre diferentes aspectos tales como la taxonomía, morfometría, biología reproductiva, genética, dieta y ecología de *Urotrygon rogersi* y *Urotrygon aspidura*. Navia (2002) encontró a *Urotrygon aspidura* como la especie de elasmobranquio más abundante en la pesca industrial de arrastre de camarón de aguas someras, colectando individuos en todos los estadios, y determinando un crecimiento de tipo isométrico. Mejía-Mercado (2006) al realizar la descripción anatómica de los aparatos reproductores de *Urotrygon aspidura* y *Urotrygon rogersi*, encontró una estructura muy similar entre ellas, además determinó la escala de madurez a nivel macro y microscópico, la fecundidad, así como el tipo de crecimiento y la longitud asintótica de estas especies Torres (2008) describió los hábitos alimentarios y ecología trófica de *U. rogersi* reportando una dieta basada principalmente en camarones, destacando como alimento secundario a los poliquetos; además reportó cambios ontogénicos en la dieta y sobreposición de la mismas por estadios y sexos. Navia (2009) estudió la dieta y relaciones tróficas de esta misma especie, encontrando una alta

especialización trófica e identificando dependencia entre la talla y la dieta, siendo los poliquetos las presas principales de los juveniles y los camarones las de los adultos. Mejía-Falla et al. (en prensa) realizaron un estudio sobre los parámetros reproductivos de *U. rogersi*, encontrando baja fecundidad (1 a 3 embriones), madurez temprana y un ciclo reproductivo trianual. Así mismo, Mejía-Falla et al. (en evaluación) determinaron la edad y crecimiento de la misma especie, encontrando, que las hembras crecen más lentamente y alcanzan tallas más grandes que los machos, aunque la edad mediana de madurez es similar entre sexos (cerca a un año). Hleap (2010) en un estudio sobre heredabilidad y potencial evolutivo de *Urotrygon rogersi*, comparó los coeficientes de variación en cada estadio y observó un patrón de disminución de la variación en la ontogenia, proponiendo la posibilidad de que el ambiente materno favorece una mayor variación que el ambiente natural. Quiñonez (2010) estudió la estandarización de las condiciones de PCR para la amplificación de citocromo oxidasa C, subunidad I (COI) y evaluación de su contenido informativo en dos poblaciones de *Urotrygon aspidura*. Navia et al. (2011) estudiaron los efectos sexuales, ontogénicos, temporales y espaciales en la dieta de *Urotrygon rogersi*, encontrando a esta especie como depredador de organismos bentónicos como camarones y poliquetos, sin hallar diferencias significativas entre el sexo. Además observaron una fuerte especialización y solapamiento entre sexos y clases de tallas.

Un estudio sobre la taxonomía de *Urotrygon* en el Pacífico vallecaucano (Torres 2010) aplicando dos técnicas morfométricas, mostró claramente la diferenciación de individuos que no correspondían con las especies descritas para el área (*Urotrygon rogersi* y *Urotrygon aspidura*), quedando registradas como *Urotrygon* sp.1, especie objeto de este estudio. *Urotrygon* sp.1 presenta ensanchamiento de disco y alargamiento de hocico, así como agujones de base ancha en la línea media del disco y de la cola.

#### 4. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

La limitada información biológica existente en batoideos, en especial para las que no presentan valor comercial, ha dificultado determinar la resiliencia de las poblaciones a las capturas y ha complicado el desarrollo de políticas de conservación, en especial, cuando el reclutamiento es directamente dependiente del tamaño del stock, llevando a que no sean capaces de recuperarse rápidamente de una sobrexplotación (Stevens 1999, Musick 1999, Cortés 2004).

En el Pacífico colombiano, las rayas espinosas del género *Urotrygon* son las más abundantes en varias pesquerías de arrastre, en donde son capturadas en todas las clases de tallas, desde crías hasta adultos maduros (Castillo 1998, Navia 2002, Gómez y Mejía-Falla 2008). La raya espinosa *Urotrygon* sp.1 es una especie aún no descrita, de la cual se desconocen aspectos de su biología y ecología, información esencial para conocer su estatus poblacional y su papel en el ecosistema. Así, se abordará este vacío de información, a través del estudio de aspectos de crecimiento, reproducción y dieta.

## 5. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- ¿Cuál es el tipo de crecimiento de adultos y embriones de la especie, diferenciando entre sexos?
- ¿Cuáles son las características anatómicas principales del sistema reproductivo de hembras y machos?
- ¿Cuáles son las principales características reproductivas de *Urotrygon* sp.1?
- ¿Cuáles son los hábitos alimentarios de *Urotrygon* sp.1, en relación a la talla y al sexo?
- ¿Cuál es el grado de especialización y sobreposición dietaria de *Urotrygon* sp.1 en relación al sexo y a la talla?

## **6. HIPÓTESIS**

### **6.1 CRECIMIENTO**

En la mayoría de batoideos, las hembras alcanzan mayores tallas que los machos, lo cual se atribuye a una adaptación a la viviparidad, pues al aumentar el tamaño del disco aumenta la cavidad abdominal, permitiendo albergar un mayor número de crías o pocas crías pero más grandes (Rubio-Lozano 2009), por tanto se espera encontrar el mismo patrón en *Urotrygon* sp.1, y una diferencia en el crecimiento relativo de ambos sexos.

### **6.2 REPRODUCCIÓN**

Si varios rasgos de historia de vida relacionados con la reproducción, varían con el tamaño corporal (Cortés 2000), se espera encontrar una relación positiva entre la talla de los individuos y el tamaño de las estructuras reproductivas tanto de hembras (útero) como de machos (testículos, cláspers), así como una dependencia de la fecundidad con la talla de la madre.

### **6.3 DIETA**

Tal como otras especies de *Urotrygon* de la zona (Navia et al. 2007, 2010), se plantea que *Urotrygon* sp.1 es una especie de amplio espectro trófico, que depreda preferencialmente sobre poliquetos y camarones.

El cambio ontogénico en las preferencias alimentarias de los elasmobranquios ha sido identificado como un fenómeno universal de peces (Wheterbee y Cortés 2004). Si los elasmobranquios cambian su tamaño considerablemente con la edad, modificando sus hábitos, velocidad de desplazamiento y tamaño de las

mandíbulas, entonces se espera encontrar cambios ontogénicos y entre sexos en los hábitos alimentarios de la raya espinosa *Urotrygon* sp.1.

## 7. OBJETIVOS

### 7.1 OBJETIVO GENERAL

Describir aspectos de crecimiento, reproducción y dieta de la raya espinosa *Urotrygon* sp.1 de la zona sur del Pacífico colombiano.

### 7.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analizar la composición de tallas de captura de *Urotrygon* sp.1.
- Estimar el tipo de crecimiento de adultos y embriones de la especie diferenciando entre sexos.
- Describir la anatomía del sistema reproductivo de hembras y machos de la especie.
- Estimar la fecundidad ovárica y uterina de *Urotrygon* sp.1, y la dependencia de las mismas con la talla de la madre.
- Determinar los hábitos alimentarios de *Urotrygon* sp.1 y el efecto que sobre la dieta tienen el desarrollo ontogénico y el sexo.

## **8. JUSTIFICACIÓN**

Los trabajos bioecológicos detallados de elasmobranquios son fundamentales para valorar el estado actual de una población y explorar posibilidades para recuperarlas cuando estén en decaimiento, ya sea por causas naturales o antrópicas (Bonfil 1994).

Dada la falta de información para las especies de batoideos capturados incidentalmente, se hace relevante el desarrollo de estudios sobre algunos aspectos básicos de la biología de los organismos que conforman las comunidades marinas, como su reproducción, crecimiento y hábitos alimentarios, ya que a partir de estos trabajos se puede conocer la dinámica de la población y su papel en el ecosistema.

## 9. MÉTODOS

### 9.1 ÁREA DE ESTUDIO

La costa del Pacífico colombiano se extiende unos 1300 km, constituyendo una porción considerable de la costa tropical americana; así mismo hace parte de la Ensenada de Panamá, de reconocida importancia faunística. Las aguas de la costa colombiana permanecen a una temperatura superficial que varía entre los 20 °C y 30 °C. La costa continental está influenciada fuertemente por numerosos ríos que contribuyen a condiciones de aguas turbias y salinidades bajas que varían entre 0 ppm y 28 ppm (Glynn et al. 1982), fondos lodosos, y extensos bosques de manglar. También existen zonas rocosas, playas y fondos arenosos, e incluso arrecifes coralinos, todo lo cual representa una variedad de hábitats que pueden ser utilizados por muchas especies (Lemaitre y Álvarez 1992).

En la zona sur del Pacífico colombiano existe un área frecuentada por barcos industriales de pesca de camarón de aguas someras, conocida como Bajo Pasacaballos (2°32'12.5"N, 77°33'50.2"W) en el Pacífico nariñense (Figura 2). Ésta es una región caracterizada por su topografía de costas bajas y planas, con un amplio lóbulo deltaico, siendo los ríos Patía, Mira, Sanquianga, Satinga, Tapaje, Iscuandé entre otros menores, los que conforman un intrincado sistema de esteros, bocanas y caños, propicios para el desarrollo de manglares, los cuales abarcan una franja mayor a los 20 km de ancho en muchos lugares. Las aguas costeras son turbias y de salinidad reducida, la plataforma continental es relativamente ancha y sus fondos de naturaleza lodosa (Díaz y Gómez 2000).

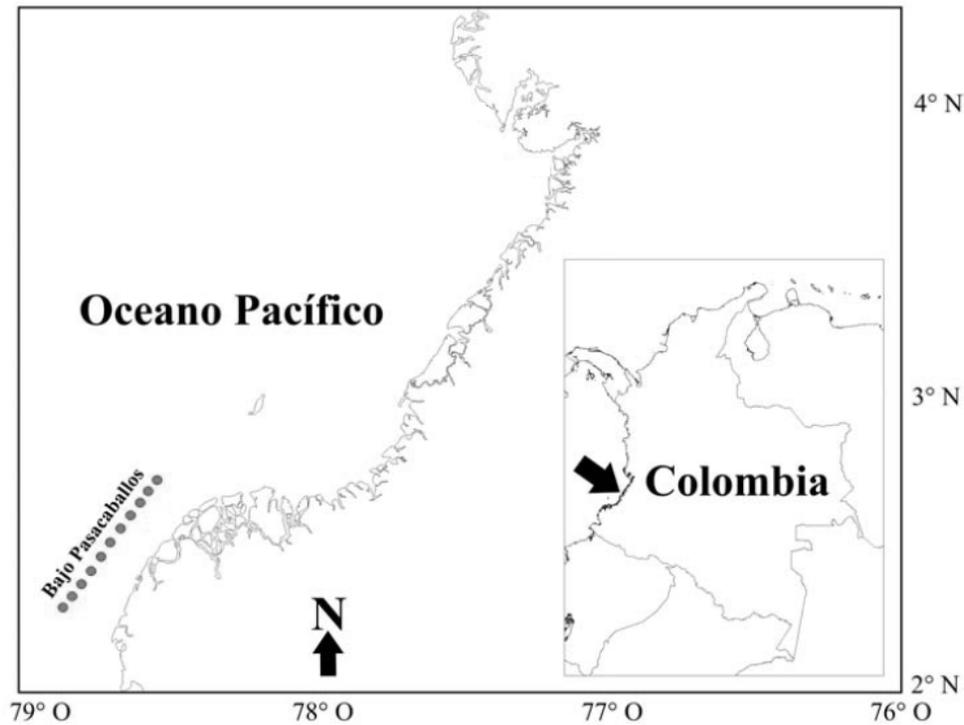


Figura 2. Área de estudio indicando la localidad de pesca industrial.

## 9.2 FASE DE CAMPO

Las muestras fueron obtenidas a partir de faenas de pesca industrial de camarón de aguas someras realizadas en septiembre y octubre de 2007, en la localidad de Pasacaballos. Los barcos industriales acondicionados con doble aparejo de pesca usan una red de arrastre estándar de 18 m de longitud, 6 cm de abertura de malla y ojo de malla de 2 a  $\frac{1}{4}$  de pulgada, realizando arrastres con duración de tres horas en el día y seis en la noche. En el aparejo doble, las especies que se capturan no se elevan demasiado sobre el fondo, de modo que el rendimiento de la pesca depende del ancho del área cubierta, siendo de mayor importancia la abertura horizontal y correspondiendo al método más empleado en la pesca comercial en zonas de fondos areno-fangosos (Fyson 1982).

Las muestras fueron colectadas por la Fundación SQUALUS, almacenadas (una parte fue congelada y otra preservada en formol al 10%) y transportadas desde Buenaventura hasta Cali, para ser procesadas.

### **9.3 FASE DE LABORATORIO**

A cada individuo se le determinó el sexo y se le tomaron las medidas de ancho de disco (AD) longitud total (LT), longitud interna de cláspers (a los machos) y se definió el grado de calcificación de los mismos (no calcificados, parcialmente calcificados, calcificados). Luego se pesaron y se hicieron disecciones para extraer estómagos, gónadas, e hígado, los cuales se pesaron y luego, los dos primeros, se conservaron en formol bufferado al 10%.

A cada estructura gonadal de machos (testículos y conductos deferentes) y de hembras (útero y ovario), se le midió el largo y el ancho. Posteriormente, las gónadas se analizaron macroscópica y microscópicamente, con el fin de determinar su estado de madurez sexual y de realizar una descripción lo más detallada posible del sistema reproductor de machos y hembras. Para el análisis macroscópico se usaron las escalas de madurez planteadas por Mejía-Mercado (2006) y (Mejía-Falla et al. en prensa) para especies del género *Urotrygon* y para el análisis microscópico se hicieron cortes histológicos en la parte media de testículos, epidídimo y conductos deferentes, de cinco machos en diferentes estados de madurez. En hembras también se realizaron cortes del útero y ovario, pero debido al mal estado de dichos cortes, no pudieron ser analizados. Estos cortes fueron llevados a Histotecnólogos SH Ltda., donde realizaron la preparación histológica de las mismas (muestras incluidas en parafina Paraplast, cortadas en secciones de 5  $\mu$ m de grosor y teñidas con Hematoxilina- Eosina de Harris).

En las hembras se registraron características de los ovarios, se pesaron y se midió el ancho de los úteros (Martin y Cailliet 1988), además se observó la

presencia de folículos ováricos y se registró el número y el diámetro del más grande. Cuando se presentaron embriones, éstos se midieron (LT, AD), pesaron (WT), sexaron e igualmente fueron fijados en formol al 10%.

Los contenidos estomacales se analizaron identificando hasta el nivel taxonómico más bajo posible los ítems encontrados, usando las guías de identificación de la FAO (McEachran y Di Sciara 1995). Cada ítem se pesó, contó y se determinó su estado de digestión y cada estómago fue pesado, indicando su porcentaje de llenado. El material digerido, el cual no pudo ser identificado, también fue pesado.

Tabla 1. Escala de madurez usadas en el estudio para definir los estados de madurez de hembras y machos de *Urotrygon* sp.1, basada en las propuestas de Mejía-Mercado (2006) y Mejía-Falla et al. (en prensa)

Estadíos y madurez general	Machos	Hembras
(I) Inmaduro	Testículos no visibles; ductos muy delgados, pequeños, transparentes y flácidos, apenas distinguibles.	Presencia de una tela transparente muy delgada. Sin desarrollo del aparato reproductor. Ovario no visible o diferenciado. Glándula oviducal indistinta del útero anterior. Útero delgado y flácido.
(II) En Maduración, virgen	Testículos blanco-rojizos de consistencia gelatinosa; amplia pero sin lóbulos prominentes. Vesícula seminal un poco notoria. Sin presencia de líquido seminal al presionar el vientre. Vista de túbulos seminíferos poco activos con	Úteros rojo-naranja, pequeños y nada distencionados. Cavidad del lumen pequeña con células foliculares en reposo. Sin glándulas y con muchos capilares.

	cromatina de espermátida en periodo de espermatogénesis.	
(III) Maduro, no reproductivo	Testículos blancuzcos, desarrollados, con lóbulos. Vesícula seminal amplia. Al hacer presión en el vientre salen gotas de líquido seminal. Presencia de túbulos seminíferos pequeños (poco activos) y grandes (activos), con los cromosomas condensados.	Úteros un poco distencionados, tubular y parcialmente estrechos en la zona anterior, fácilmente distinguible del útero derecho; presencia de trofonemata. Presencia de folículos ováricos y vitelo. Se observa material de vitelo amorfo en el lumen. Glándula oviducal ligeramente diferenciada.
(IV) Maduro, en actividad sexual	Gónadas muy prominentes e hinchadas, con lóbulos. Testículos formando masas blancuzcas. Cláspers abiertos. Salida de líquido seminal por los cláspers y la cloaca cuando se presiona ligeramente el vientre. Túbulos seminíferos activos, más grandes, con desarrollo de espermátidas, y espermatozoides empaquetados en células de Sertoli.	Tejidos más distencionados. Presencia de embriones en útero; es posible observar folículos ováricos. Se puede presentar curvatura en la parte dorsal es decir que se nota que están preñadas. Aumento en el seno urogenital (cloaca). Trofonemata amplia, tornándose oscura. Glándula oviducal agrandada y con forma de campana.
(V) Maduro post-actividad sexual	Testículos amplios, generalmente rojizos. Vesícula seminal vacía. En	Úteros rojos y vacíos. Unos pocos huevos (no siempre) en

	algunos se observa aún desarrollo de espermatidas y espermatozoides empaquetados en células de Sertoli.	estado de reabsorción. Cuerpo luteínico formado por restos de ovocitos. Glándula oviducal agrandada y con forma de campana. Trofonemata oscura.
--	---	---

## 9.4 ANÁLISIS DE DATOS

### 9.4.1 Tallas de captura

Se realizó una distribución de frecuencias de tallas para cada sexo para conocer la composición de tallas de la especie de estudio. Así mismo, se evaluaron las diferencias de los pesos y de las tallas de hembras y machos por medio de la prueba U-Mann Whitney en el programa Statistica v7.0.

### 9.4.2 Crecimiento

Para establecer el tipo de crecimiento se determinó la relación no lineal ancho de disco (AD) y peso total (WT) mediante la ecuación exponencial:  $WT = a * AD^b$ . Si la constante b es igual o cercana a 3 el crecimiento será de tipo isométrico, siendo alométrico cuando este valor sea significativamente diferente de 3. La comparación entre el valor estimado de b y el valor de referencia se realizó mediante una prueba t-student, estimando el estadístico t calculado a partir de la ecuación de Pauly (1984), con un nivel de significancia del 95%. Esta es:

$$tc = \frac{S_{logAD} * |b - 3| * \sqrt{n - 2}}{S_{logWT} * \sqrt{1 - r^2}}$$

donde  $S_{logAD}$  es la desviación estándar del logaritmo del ancho del disco,  $S_{logWT}$  es la desviación estándar del logaritmo del peso total,  $r^2$  es el coeficiente de determinación, b es el valor de la pendiente y n es el número de datos. Estas relaciones de crecimiento se realizaron para embriones y adultos con el fin de evaluar si existen cambios ontogénicos en el tipo de crecimiento. Así mismo, se

realizó un ANCOVA para evaluar si existían diferencias significativas en la relación ancho de disco y peso total entre machos y hembras. En este análisis entre sexos no se incluyeron las hembras grávidas.

La longitud máxima que puede alcanzar el individuo o longitud asintótica ( $L_{\infty}$ ) se calculó utilizando la fórmula propuesta por Pauly (1984):

$$L_{\infty} = L_{max}/0.95$$

donde  $L_{max}$  es la longitud máxima de captura y 0.95 es el factor de estandarización.

### **9.4.3 Aspectos reproductivos**

#### **9.4.3.1 Proporción sexual**

Se determinó la proporción de sexos de los embriones en los úteros de las hembras siguiendo el método de Wenner (1992), donde la proporción esperada Machos:Hembras es 0.5:0.5, la cual se verificó mediante una prueba chi-cuadrado.

#### **9.4.3.2 Descripción del sistema reproductor**

Por medio de observaciones macroscópicas y microscópicas, se realizaron descripciones del sistema reproductor de machos, en cuanto a la forma, coloración y distribución de cada estructura. Para las hembras solo se hicieron observaciones macroscópicas, debido al mal estado de los cortes histológicos hechos a los úteros y ovarios.

#### **9.4.3.3 Estados de madurez**

Para las hembras se realizó una descripción macroscópica de los diferentes estados de madurez considerando el tamaño y desarrollo del útero y ovario, la presencia de embriones y huevos. En los machos se utilizó como referencia el grado de calcificación del cláspers (no calcificado, parcialmente calcificado,

calcificado), el *riphidion*, el desarrollo de los testículos y en algunos individuos cortes histológicos de los testículos y epidídimo.

#### **9.4.3.4 Fecundidad**

La fecundidad ovárica absoluta se determinó a partir del número de folículos ováricos y la fecundidad embrionaria absoluta a partir del número de embriones por hembra. Así mismo, se evaluó si existía dependencia de la fecundidad con la talla de la madre graficando el ancho del disco con el número de embriones, y si existía una relación entre el tamaño de los embriones y diámetro y número de huevos en hembras preñadas.

La estimación de la fecundidad relativa, se realizó por medio del número promedio de embriones por hembra. Así mismo, se evaluó la existencia de diferencias en el número y tallas de los embriones por útero, además del tamaño de los úteros, por medio de la prueba Wilcoxon en el programa Statistica v7.0.

No fue posible calcular la talla mediana de madurez sexual para ningún sexo debido al bajo número de individuos inmaduros.

La talla de nacimiento se estimó de la comparación del máximo tamaño embrionario y el menor tamaño capturado en vida libre (Liu et al. 1999).

#### **9.4.4 Hábitos alimentarios**

##### **9.4.4.1 Tamaño de la muestra**

Para determinar si el tamaño de la muestra fue suficiente para describir con precisión la dieta de *Urotrygon* sp.1, se usó la curva de acumulación de especies (Ferry y Cailliet 1996). Para la elaboración de esta curva, y con el fin de reducir el sesgo del orden de las muestras, se realizaron 50 aleatorizaciones de éstas con la rutina “sample-based rarefaction (*species accumulation curves*)” del programa EstimateS 7.5 (Colwell 2005), tal como lo sugiere Cortés (1997).

#### 9.4.4.2 Índices alimentarios

El coeficiente de vacuidad (V) relaciona el número de estómagos vacíos (Ev) con el número de estómagos analizados (N):

$$V = \frac{Ev}{N} * 100$$

La contribución de cada ítem de presa a la dieta de la especie fue estimada usando tres índices numéricos discutidos y revisados por Hyslop (1980) y Cortés (1997): El índice de porcentaje de ocurrencia de una presa (%O), el cual relaciona el número de peces cuyo estómago contiene dicha presa (n) y el número de estómagos analizados (N):

$$\%O = \frac{n}{N} * 100$$

el índice de porcentaje en número (%N), que relaciona el número total de una presa (Nn) y el número total de todas las presas (Np):

$$\%N = \frac{Nn}{Np} * 100$$

y el índice de porcentaje en peso (%P) que relaciona el peso de una presa (Pp) con respecto al peso total de todas las presas (Pt):

$$\%P = \frac{Pp}{Pt} * 100$$

El índice de importancia relativa (IIR) propuesto por Pinkas et al. (1971) se usó para una cuantificación más robusta de la dieta de la especie, el cual combina los

valores de los índices numéricos descritos anteriormente, haciéndolo una medida más representativa de la dieta (Hyslop 1980):

$$IIR = (\%N + \%P) * \%O$$

El IIR se estandarizó a porcentaje (%IIR) para facilitar la comparación entre tipos de presas de una misma especie y entre dietas de diferentes especies (Cortés 1997):

$$\%IIR = 100 IIR_i / \sum_{i=1}^n (IIR_i)$$

Cada ítem encontrado, fuera un fragmento o el organismo entero, fue indicador del consumo de la presa completa, la cual se pesó y se le determinó de una manera visual su estado de digestión.

El porcentaje de importancia relativa (%IIR) de las presas se usó para calcular la amplitud de nicho y sobreposición de dietas, aplicados a los índices de Levin y Pianka respectivamente (Krebs 1999). Para este cálculo se usó el software Ecological Methodology v6.1 (Krebs 2002).

#### **9.4.4.3 Diferenciación en la dieta por tallas y sexos**

Para probar esta independencia entre las categorías de alimento y las características del depredador (talla y sexo), se realizó un análisis por medio de tablas de contingencia simples C\*F (Columnas\*Filas) (Zar 1999), donde los contenidos estomacales fueron expresados como ocurrencias. En la evaluación de los cambios ontogénicos en la dieta, se establecieron dos intervalos de tallas, una para individuos maduros jóvenes y otra para individuos maduros mayores, de acuerdo al ancho de disco. En las hembras las clases de tallas fueron: Clase I (20-

30 cm AD) y clase II (30-40 cm AD). Para machos las clases de tallas fueron: clase I (20.5-25.6 cm AD) y la clase II (25.6-30.7 cm AD).

Estos análisis fueron realizados en el software libre Poptools v3.0.5, un complemento de Excel. Para evaluar la precisión de los datos usados en este análisis, se construyeron curvas de acumulación de presas y sus estimadores para cada intervalo de talla.

#### 9.4.4.4 Sobreposición de la dieta entre sexos y tallas

La sobreposición de dietas se evaluó a partir de los datos de %IIR, mediante el índice de Pianka (Krebs 1999):

$$O_j = \frac{\sum_i^n P_{ij}P_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n P_{ij}^2 \times \sum_i^n P_{ik}^2}}$$

donde  $O_j$  es el índice de sobreposición entre la especie  $j$  y la especie  $k$ ,  $P_{ij}$  es la proporción que el recurso  $i$  es del total de recursos usados por la especie  $j$ ,  $P_{ik}$  es la proporción que el recurso  $i$  es del total de recursos usados por la especie  $k$  y  $n$  es el número total de presas o recursos identificados. Este índice varía entre 0 (cuando no hay categorías de presas en común) hasta 1 (cuando la dieta es idéntica).

Para determinar la significancia estadística de las sobreposiciones calculadas, los valores de sobreposición observados se compararon con una distribución de valores esperados, que se basaron en simulaciones de un modelo nulo. Se llevaron a cabo 1000 repeticiones usando el algoritmo de aleatorización RA3 con el programa EcoSim 7.72 (Gotelli y Entsminger 2005). Los valores observados se consideraron estadísticamente diferentes de los valores de la distribución nula si fueron mayores o menores que el 95% de los índices simulados (Winemiller y

Pianka 1990). Un valor observado significativamente menor que el índice simulado sugiere diferencias en la dieta o partición de recursos alimentarios, mientras que un valor observado significativamente mayor que el índice simulado indica similitudes en la dieta o competencia por recursos alimentarios (Gotelli y Graves 1996). Se consideraron valores >0.60 como indicadores de sobreposición significativa, siguiendo el criterio de Zares y Rand (1971).

#### 9.4.4.5 Amplitud de nicho

La amplitud de nicho fue calculada para determinar la especialización en la dieta usando la medida estandarizada de Levin's ( $Ba$ ) (Krebs 1999), aplicando el %IIR (transformado a proporción) de las diferentes presas identificadas. Para este cálculo se usó el software Ecological Methodology v6.1 (Krebs 2002):

$$Bi = \frac{1}{\sum p_j^2} \quad \text{y} \quad Ba = \frac{(Bi-1)}{(n-1)}$$

donde  $p_j$  es la proporción de individuos encontrados usando el recurso  $j$ , o fracción de ítems en la dieta que son de la categoría alimenticia  $j$  y  $n$  es número de categorías de presa. El índice de Levin's ( $Bi$ ) varía en un rango de 1 a  $n$ , mientras que la medida estandarizada ( $Ba$ ) va de 0 a 1. Valores cercanos a 0 indican una dieta especializada, mientras que cercanos a 1, expresan dieta generalista (Krebs 1999).

#### 9.4.4.6 Niveles tróficos

Para calcular los niveles tróficos de *Urotrygon* sp.1 se usó la fórmula propuesta por Cortés (1999) y revisada por Ebert y Bizarro (2007):

$$TL_k = 1 + \left( \sum_{j=1}^n P_j \times TL_j \right)$$

donde  $P_j$ : proporción de la presa  $i$  en la dieta del depredador  $j$ , y  $TL_j$ : es el nivel trófico de la presa  $i$  en la dieta del depredador  $j$ . Los valores de los niveles tróficos de las presas identificadas fueron tomados de varias referencias, según la tabla 2.

Tabla 2. Niveles tróficos de las presas usados para calcular el nivel trófico de *Urotrygon* sp.1.

Descripción del grupo	Nivel trófico	Referencias
<b>Peces teleósteos</b>	3.24	Cortés (1999), Ebert y Bizarro (2007)
Ophidiidae	3.67	Butler 2009
Macrouridae	3.6	Macpherson 1979
<b>Cefalópodos</b>	3.2	Cortés (1999), Ebert y Bizarro (2007)
<b>Moluscos (excluyendo cefalópodos)</b>	2.1	Cortés (1999), Ebert y Bizarro (2007)
<b>Camarones decápodos</b>	2.43	Cortés (1999), Ebert y Bizarro (2007)
Penaeidae	2.67	Dambacher et al. 2010
<i>Litopenaeus</i> sp.	2.7	Sea around us Project. 2006
<i>Solenocera</i> sp.	2.2	Sea around us Project. 2006
Pandalidae	2.7	Sea around us Project. 2006
Processidae	2.2	Sea around us Project. 2006
<b>Estomatópodos</b>	3.5	Cortés (1999), Ebert y Bizarro (2007)
Squillidae	3	Gasalla et al. 2004
<i>Squilla</i> sp.	3	Gasalla et al. 2004
Lysiosquillidae	3	Gasalla et al. 2004
<b>Brachyura</b>	2.6	Sea around us project. 2004
<b>Otros crustáceos</b>	2.4	Cortés (1999), Ebert y Bizarro (2007)
<b>Poliquetos</b>	2.65	Tamelander et al. 2006
<b>Otros invertebrados</b>	2.5	Cortés (1999), Ebert y Bizarro (2007)

## 10. RESULTADOS

### 10.1 TALLAS DE CAPTURA

Se capturaron en total 227 individuos correspondientes a 91 machos y 136 hembras. Los machos variaron entre 20.5 y 28.0 cm AD (media  $\pm$  SD= 25.25  $\pm$  1.67) y las hembras entre 7.7 y 36.5 cm AD (27.32  $\pm$  3.30). Las dos hembras más pequeñas (7.7 y 8.4 cm AD) fueron consideradas abortos, debido a que se hallaron embriones con ancho de disco entre 1.5 y 9.5 cm.

Las hembras alcanzaron mayores tallas (max= 35 cm AD, media  $\pm$  SD= 27.32  $\pm$  3.29) y pesos (max= 1048.6 g, 531.13  $\pm$  184.07 g) que los machos (talla max= 28 cm AD, 24.65  $\pm$  1.67, peso max= 487.4 g, 350.09  $\pm$  178.35 g) (tallas: U= 1666, gl= 222, P< 0.001; pesos: U= 2371, gl= 224, P< 0.001). Los machos se capturaron principalmente entre los 24 y 26 cm AD y las hembras entre los 26 y 28 cm AD y entre los 32 y 33 cm AD (Figura 3).

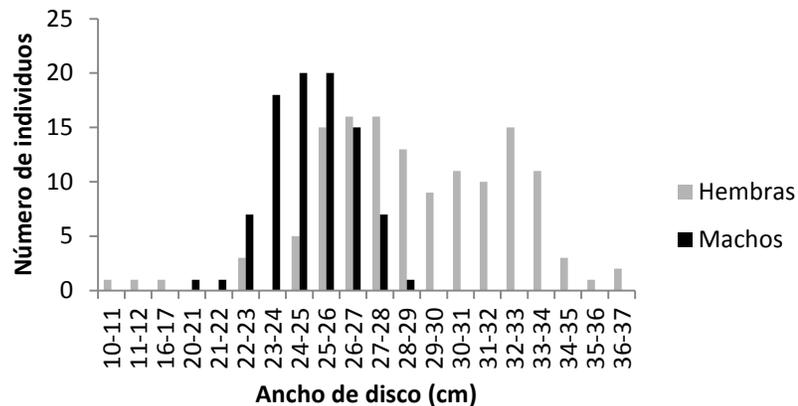


Figura 3. Distribución de frecuencias de tallas de capturas de la especie *Urotrygon* sp.1.

## 10.2 CRECIMIENTO

Tanto hembras como machos adultos presentaron un crecimiento de tipo isométrico, con valores de  $b$  de 2.33 y 2.65, respectivamente. Para los embriones, el crecimiento fue de tipo alométrico en hembras y en machos, con valores de  $b$  de 1.1 y 2.25 respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Relación entre el ancho de disco y el peso de adultos y embriones de machos y hembras de *Urotrygon* sp.1. Estadísticos de la prueba t-student ( $gl_{adultos}=221$ ,  $gl_{embriones}=147$ ,  $\alpha=0.025$ ) y tipo de crecimiento.

	<b>N</b>	<b>b</b>	<b>t<sub>cal</sub></b>	<b>t<sub>tabla</sub></b>	<b>CRECIMIENTO</b>
<b>ADULTOS</b>	223	2.83	-2.543	-1.987	Alométrico
<b>HEMBRAS</b>	133	2.93	-0.85	-1.96	Isométrico
<b>MACHOS</b>	90	2.65	-1.71	-1.987	Isométrico
<b>EMBRIONES</b>	150	2.29	-7.52	-1.98	Alométrico
<b>HEMBRAS</b>	85	1.1	-34.21	-1.96	Alométrico
<b>MACHOS</b>	65	2.25	-4.81	-1.98	Alométrico

La relación ancho de disco-peso (AD-WT) fue significativamente diferente entre sexos (ANCOVA  $F=883.25$ ,  $gl=170$ ,  $P<0.001$ ) y fue descrita por la ecuación  $\text{Log } Wt=2.95AD - 1.61$  ( $r^2=0.93$ ,  $P<0.001$ ) para hembras, y  $\text{Log } Wt=2.65*AD - 1.16$  ( $r^2=0.66$ ,  $P<0.001$ ) para machos (Figura 4A).

Para los embriones la relación ancho de disco-peso (AD-WT) fue significativamente diferente entre ambos sexos (ANCOVA  $F=319.82$ ,  $gl=146$ ,  $P<0.001$ ) y fue descrita por la ecuación  $\text{Log } Wt=2.38AD - 2.66$  ( $r^2=0.86$ ,  $P<0.001$ ) para hembras y por la ecuación  $\text{Log } Wt=2.25AD - 2.38$  ( $r^2=0.77$ ,  $P<0.001$ ) para machos (Figura 4B).

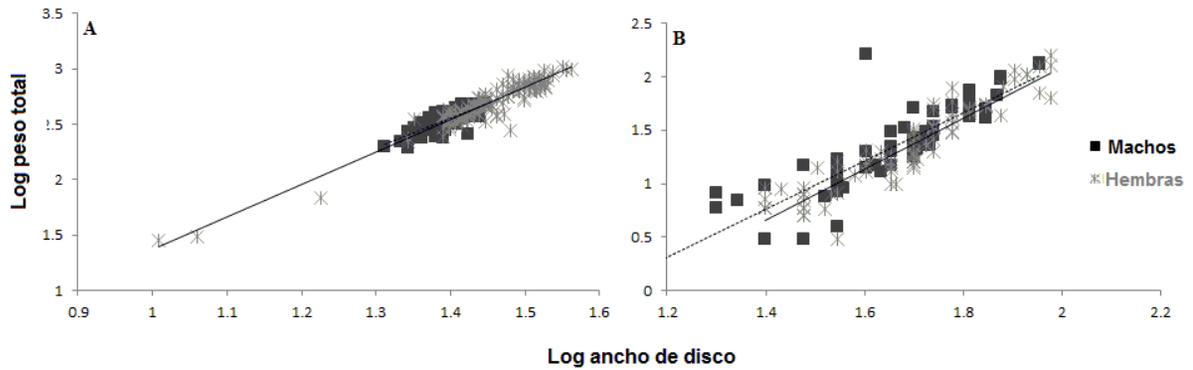


Figura 4. Linealización de la relación entre el ancho de disco y el peso total para hembras (✕), y machos (■) de la especie *Urotrygon* sp.1. A) Individuos adultos: ✕Hembras:  $\text{Log Wt} = 2.95 \cdot \text{AD} - 1.61$ ,  $r^2 = 0.93$ ;  $P < 0.001$ ; Machos:  $\text{Log Wt} = 2.65 \cdot \text{AD} - 1.16$ ,  $r^2 = 0.66$ ,  $P < 0.001$ . B) Embriones: Hembras:  $\text{LogWt} = 2.38 \cdot \text{AD} - 2.66$ ,  $r^2 = 0.86$ ;  $P < 0.001$ ; Machos:  $\text{LogWt} = 2.25 \cdot \text{AD} - 2.38$ ,  $r^2 = 0.77$ ,  $P < 0.001$ .

El tamaño de los cláspers presentó relación positiva, significativa pero baja con la talla de los machos ( $r^2 = 0.16$ ,  $n = 91$ ,  $P < 0.001$ ) (Figura 5A), al igual que el tamaño de los testículos ( $r^2 = 0.15$ ,  $n = 91$ ,  $P < 0.001$ ) (Figura 5B).

La talla máxima encontrada correspondió a una hembra de 36.5 cm AD; a partir de este dato, la longitud asintótica estimada para la especie fue de 38.4 cm AD.

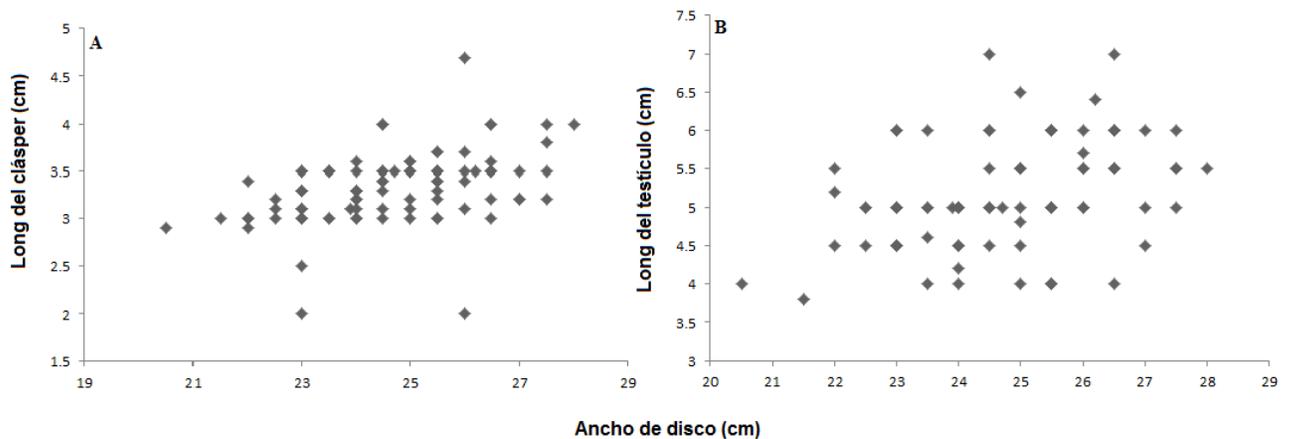


Figura 5. A) Relación entre el ancho de disco y la longitud del cláspes de los machos de *Urotrygon* sp.1.  $\text{Log AD}_{\text{machos}} = 0.76 + 0.10 \cdot \text{longitud cláspes}$ ,  $r^2 = 0.18$ ,  $P < 0.001$ . B) Relación entre el ancho de disco y la longitud de los testículos de los machos de *Urotrygon* sp.1.  $\text{Log AD}_{\text{machos}} = -0.84 + 0.17 \cdot \text{longitud del testículo}$ ,  $r^2 = 0.15$ ,  $P < 0.001$ .

### 10.3 ASPECTOS REPRODUCTIVOS

#### 10.3.1 Proporción sexual

Los individuos adultos presentaron una proporción machos:hembras de 1:1.5 ( $n_{\text{machos}} = 91$ ;  $n_{\text{hembras}} = 134$ ;  $\chi^2 = 8.218$ ,  $P = 0.004$ ) y los embriones no presentaron una proporción significativamente diferente de 1:1 ( $n_{\text{machos}} = 65$ ;  $n_{\text{hembras}} = 85$ ;  $\chi^2 = 2.67$ ,  $P = 0.102$ ).

#### 10.3.2 Sistema reproductivo de machos

El sistema reproductor de los machos de *Urotrygon* sp.1 está formado por un par de testículos, unidos cada uno a un epidídimo (poco visible) y a un ducto deferente. En la parte posterior de la cavidad abdominal se observó la vesícula seminal y los riñones (Figura 6). La glándula de Leydig y el vaso eferente no pudieron ser diferenciados.

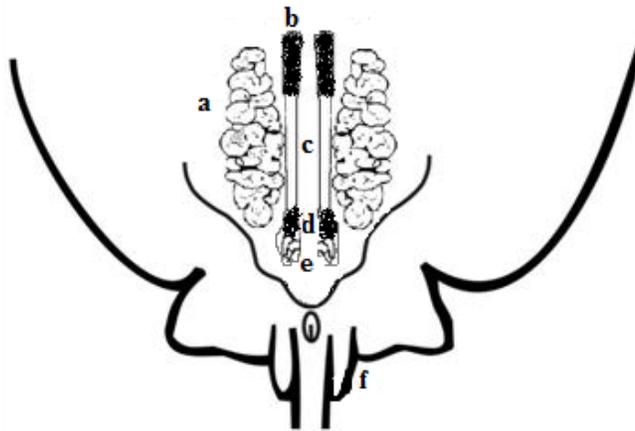


Figura 6. Esquema del sistema reproductor de machos de *Urotrygon* sp.1 (Vista ventral). a. Testículos, b. Epidídimo, c. Conducto deferente, d. Vesícula seminal, e. Riñón, f. Cláspers. Tomado y modificado de Mejía-Mercado (2006).

Los cláspers son conductos pareados, ubicados en la base posterior de las aletas pélvicas y apoyados por un endoesqueleto, los cuales están encargados de la fertilización interna. Los machos maduros presentaron cláspers duros debido a que se encontraban calcificados, con longitudes entre 2.0 y 4.7 cm, y el *rhypidion* (conducto interno para el paso del esperma) se encontraba abierto (Figura 7), aunque no se observó semen debido al largo tiempo de fijación. Se encontró sólo un individuo en maduración, con cláspers parcialmente calcificados y testículos poco formados (Figura 8A).

Los testículos se observaron de forma alargada, con bordes redondeados, variando de tamaño entre las tallas (Figura 8). Están ubicados junto al órgano epigonal, el cual les brinda soporte, pero no fue posible observarlo macroscópicamente. En machos en maduración (II) se observaron poco formados, siendo pequeños y delgados (Figura 8A); en machos maduros, no reproductivos (III), los testículos se observaron formados y lobulados pero no hinchados (Figura 8B); en machos maduros (IV), en actividad sexual, los testículos toman una textura más sólida, siendo muy prominentes e hinchados (Figura 8C,E); en

machos maduros, post-actividad sexual (V), los testículos se tornaron distencionados (Figura 8D,F).



Figura 7. Clápers (CI) de un macho adulto de *Urotrygon* sp.1. El asterisco señala el *rhipidion* abierto.

A nivel microscópico, en los testículos se pudieron diferenciar lóbulos, dentro de los cuales los espermatocistos se dispusieron en diferentes estados de desarrollo, radiando desde una zona germinal hacia la periferia, pasando por los estados de espermatogonias (que fueron poco abundantes), espermatocitos, espermatidas y espermatozoas (Figura 9, 10).

Los epidídimos, están ubicados en la parte superior de la cavidad abdominal, uno a cada lado de la columna vertebral, muy adheridos a la pared. El epidídimo se encuentra conformado por músculo liso y epitelio (no fue posible observar el tipo de célula que lo conforma), y consta de un único tubo muy contorneado (Figura 11). No presentaron espermatozoos maduros en el lumen. En la parte posterior se forma un tubo ancho y largo, el ducto deferente. Este se extiende desde la parte anterior de la cavidad abdominal hasta la parte posterior.

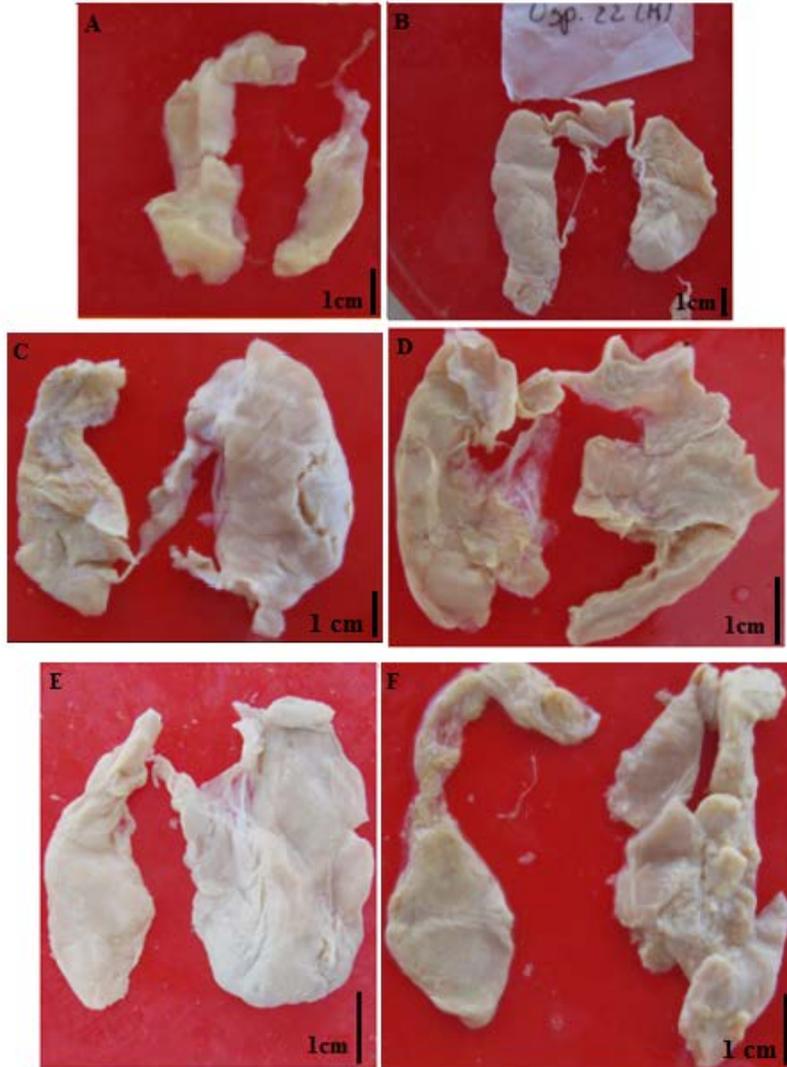


Figura 8. Testículo de machos de *Urotrygon* sp.1. A) En maduración, 22 cm AD; B) Maduro, no reproductivo, 20.5 cm AD, C) Maduro, en actividad sexual, 26.5 cm AD, D) Maduro post-actividad sexual, 24.5 cm AD, E). Maduro, en actividad sexual, 24.5 cm AD, F) Maduro post-actividad sexual, 26 cm AD.

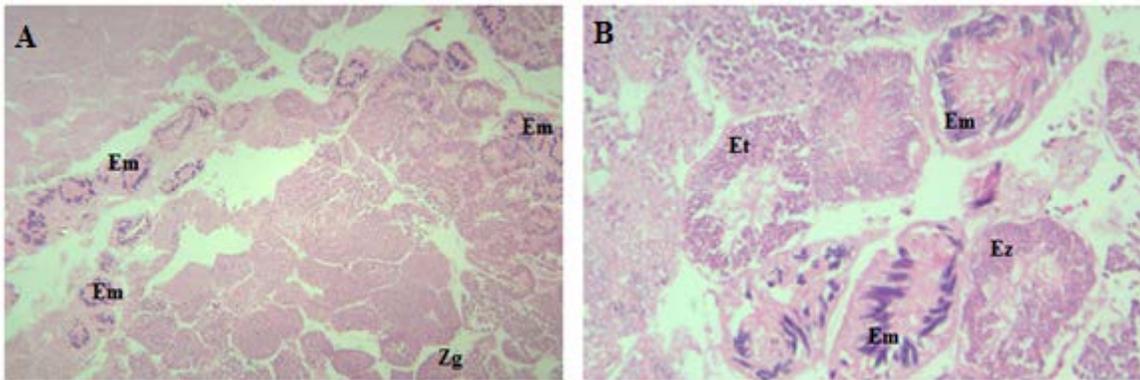


Figura 9. Sección del testículo de un macho maduro de *Urotrygon* sp.1 de 28 cm AD. Zg: zona germinal, Em: Esperma maduro. A) Objetivo 10X, B) Objetivo 40X.

### 10.3.3 Sistema reproductivo de hembras

En las hembras se observó un ovario funcional, los oviductos anteriores y los úteros (Figura 12); el órgano epigonal no pudo ser observado. El ovario se observó como un órgano alargado, en forma de jota, de textura lisa, color crema y ubicado en la parte anterior de la cavidad abdominal (Figura 13). En las dos hembras más pequeñas se observó en el lado derecho un ovario vestigial, además del funcional; muy delgado de coloración blanca, de ancho de 1 cm, sin presencia de folículos ováricos (Figura 14). En hembras adultas sólo se observó desarrollado el ovario izquierdo. En la mayoría de hembras adultas, incluyendo a hembras grávidas, se presentaron oocitos de diferentes tamaños, los más pequeños amarillos y naranja, y los más grandes color crema (Figura 13).

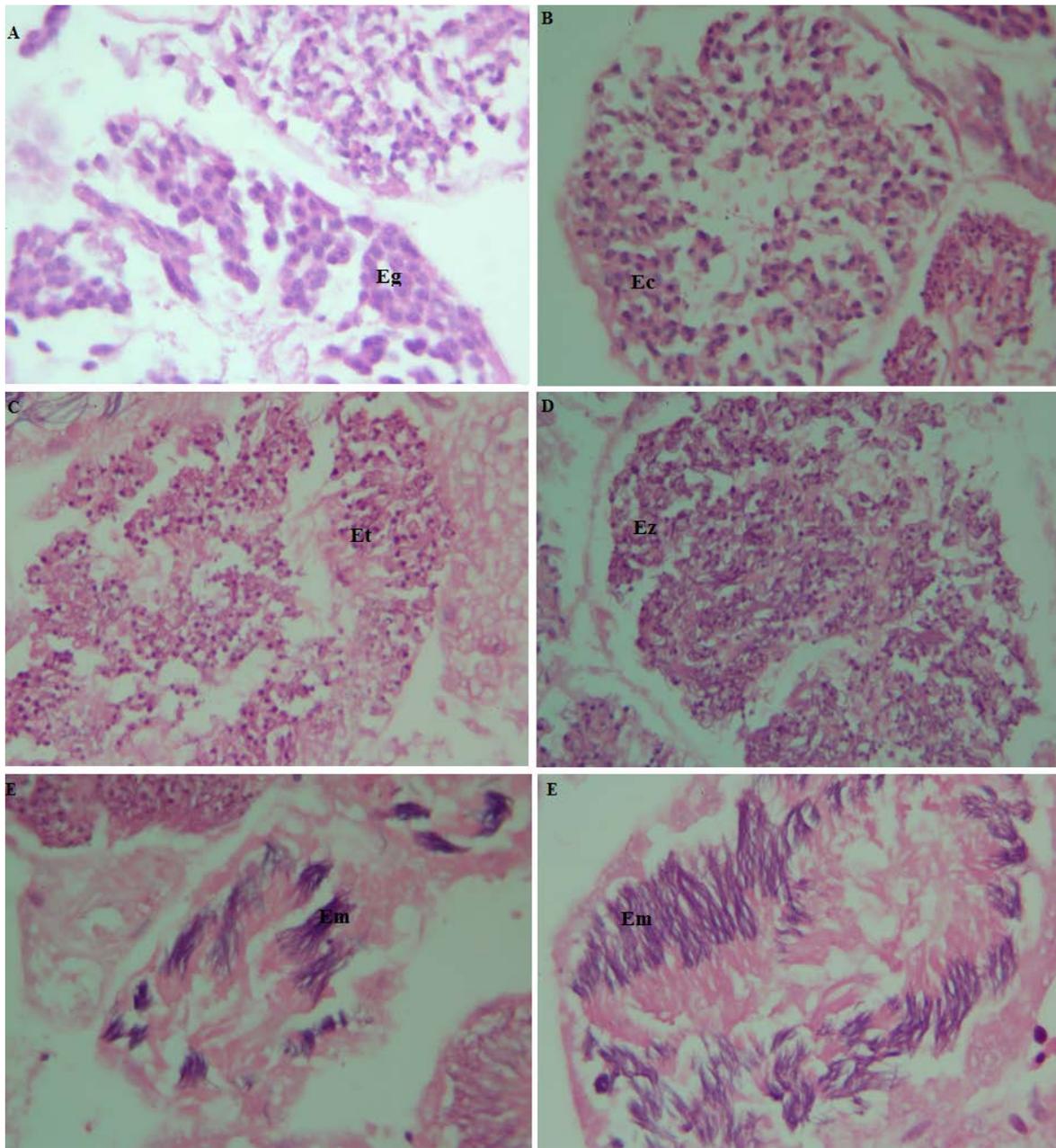


Figura 10. Sección del testículo de un macho maduro de *Urotrygon* sp.1 de 28 cm AD, con células reproductivas en diferentes estados. A) Espermatogonia (Eg), B) espermatocito (Ec), C) Espermatidas (Et), D) Espermatozoa (Ez), E) Esperma maduro (Em). A, B, C, D) Objetivo 10X, E) Objetivo 40X.

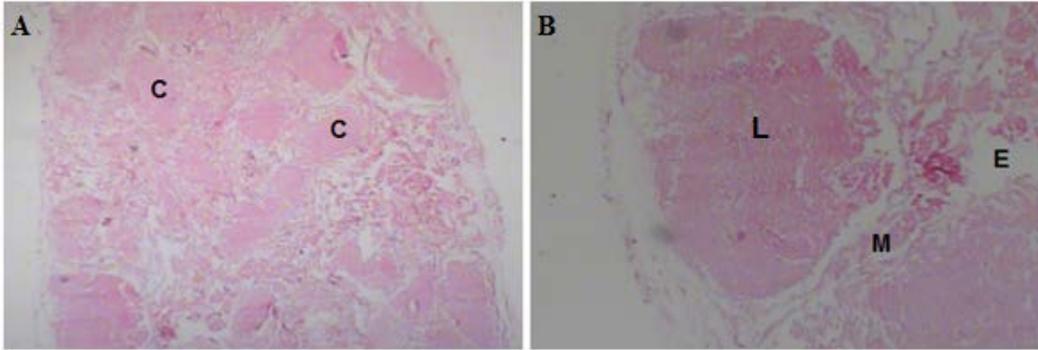


Figura 11. Sección del epidídimo de un macho maduro de 28 cm AD de *Urotrygon* sp.1. M: músculo, E: epitelio, C: conducto, L: lúmen. A). Objetivo 10X, B). Objetivo 40X.

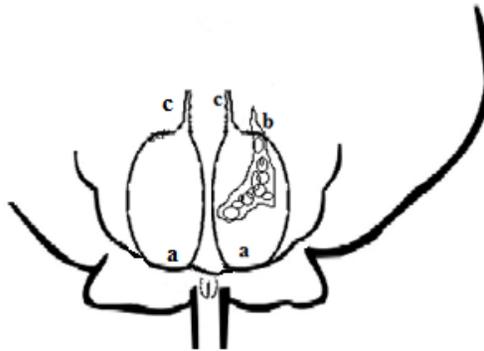


Figura 12. Esquema general del sistema reproductor de hembra de *Urotrygon* sp.1 (Vista ventral). a. Útero b. Ovario. c. Oviducto. Tomado y modificado de Mejía-Mercado (2006).



Figura 13. Vista externa del ovario de dos hembras grávidas de *Urotrygon* sp.1 con oocitos de diferente tamaño y coloración. A) Hembra de 32.5 cm AD, B) Hembra de 32.0 cm AD.



Figura 14. Ovario vestigial de una hembra inmadura de 10.2 cm AD.

El útero es la estructura más grande del sistema reproductivo. Las hembras inmaduras presentaron úteros delgados de ancho 0.5 cm de color muy claro. Las hembras adultas no grávidas y las hembras grávidas con embriones poco desarrollados, presentaron úteros con paredes más gruesas y ancho entre 2.0 y 5.0 cm (Figura 15B, C). Por lo general, en las hembras que presentaron embriones

muy desarrollados, los úteros se observaron muy distencionados, con paredes delgadas (Figura 15A). Estas estructuras presentan unas proyecciones en forma de vellosidades denominadas trofonemas, los cuales son cortos, anchos y de un color blancuzco en hembras maduras que no presentaban embriones (Figura 15C), siendo más notorios (más largos) pero delgados y de color mostaza en las hembras grávidas (Figura 15A,B, 16).

Las camadas encontradas en las diferentes hembras se observaron en diferentes estados de desarrollo. Así, en algunas hembras los embriones estaban completamente formados, con coloración oscura mientras que en otras los embriones se encontraron en desarrollo, con coloración mucho más clara, casi blanca. En ambos casos el aguijón de la cola ya estaba formado (Figura 15B,D,E).

#### **10.3.4 Estados de madurez**

Sólo dos hembras, de 10.2 y 11.5 cm AD, fueron consideradas inmaduras. Las demás hembras fueron consideradas maduras, ya que presentaron huevos y/o embriones, y trofonemas en el útero. Se decidió, por la ambigüedad en las características de los estadios III y V, ubicar a las hembras de ambos estados en uno solo (V) para facilitar el análisis. Las hembras en este estadio representaron el 60.45% y en el estadio IV el 38.06% del total de las hembras.

En machos sólo se encontró un individuo en maduración, de 20.5 cm AD, con cláspers parcialmente calcificados, ductos bien desarrollados y testículos pequeños y poco gruesos (Figura 8A). El resto de individuos se consideraron maduros, dado que presentaron cláspers calcificados, *riphidion* abierto y testículos bien formados, duros y gruesos (Figura 8B,C,D,F). El 15.38% de los machos se ubicaron en el estadio III, por presentar testículos desarrollados, lobulados pero no gruesos (Figura 8B), el 75.82% en el estadio IV, ya que los testículos fueron muy prominentes e hinchados (Figura 8C,E), y el 8.79% en el estadio V, con testículos menos consistentes, distencionados (Figura 8D,F).

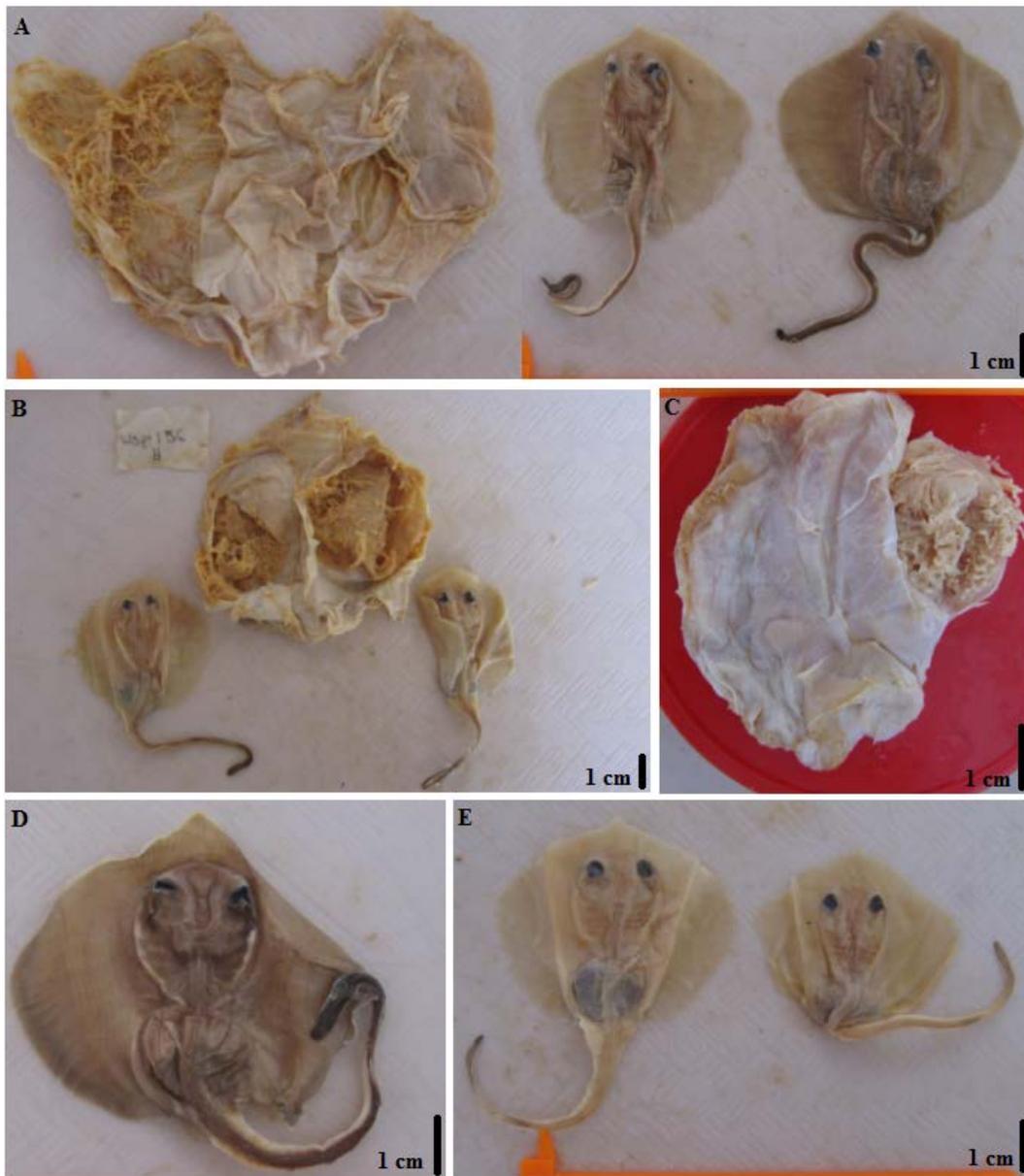


Figura 15. Úteros y embriones de hembras de *Urotrygon* sp.1 maduras de A) 30 cm AD (con 4 embriones de 6.5 cm AD en promedio), B) 33.5 cm AD (con 2 embriones de talla promedio 4.75 cm AD), C) 33.3 cm AD (sin embriones), D) embrión de 5 cm AD, E) embriones de 4 y 3 cm AD.

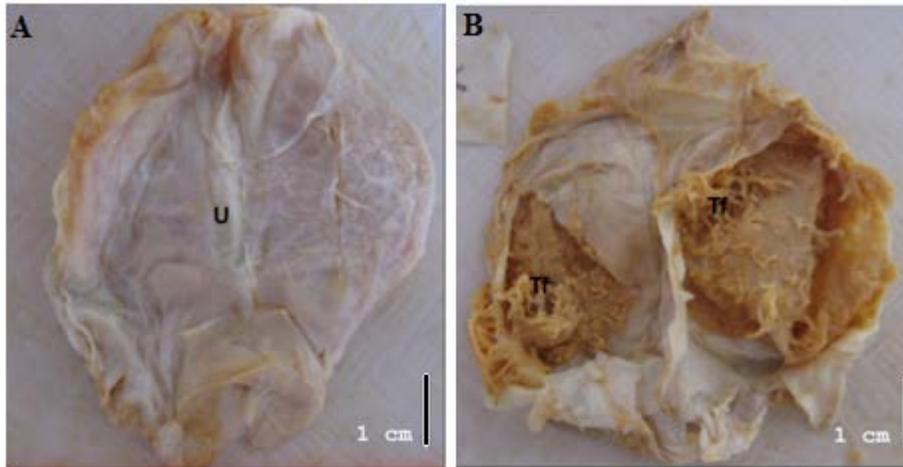


Figura 16. Vista (A) externa e (B) interna del útero de una hembra grávida de *Urotrygon* sp.1 de 33.5 cm AD. U: útero, Tf: trofonemas.

### 10.3.5 Fecundidad

No se encontraron diferencias significativas en el número de embriones por úteros ( $Z= 1.10$ ,  $gl= 50$ ,  $P= 0.27$ ); ni en la talla de los mismos ( $Z= 1.98$ ,  $gl= 36$ ,  $P= 0.05$ ), aunque en promedio los embriones del útero izquierdo (media  $\pm$  SD=  $9.66 \pm 6.46$ ) son un poco más grandes que los del útero derecho ( $8.91 \pm 6.08$ ).

Las hembras presentaron huevos sólo en el ovario izquierdo, variando en número entre 1 y 13 huevos por hembra (moda= 5,  $6.5 \pm 2.99$ ). La relación lineal observada entre el ancho de disco de la madre y el número de huevos no fue significativa ( $r^2= 0.02$ ,  $n= 43$ ,  $P= 0.423$ ) (Figura 17A), al igual que la relación con el diámetro de los huevos ( $r^2= 0.09$ ,  $n= 43$ ,  $P= 0.050$ ) (Figura 17B). Los huevos se presentaron en hembras a partir de los 16.8 cm de AD, con diámetros máximos entre 0.1 y 1.0 cm.

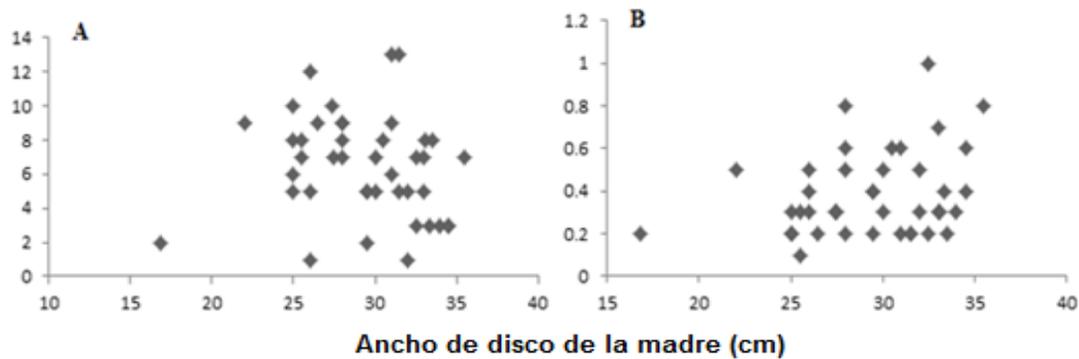


Figura 17. A) Relación entre el ancho de disco de hembras de *Urotrygon* sp.1 y el número de huevos. No. de huevos=  $-0.09 \cdot AD + 9.37$ ,  $r^2 = 0.02$ ,  $P = 0.423$ . B). Relación entre el ancho de disco de hembras de *Urotrygon* sp.1 y el diámetro del huevo más grande. Diámetro huevo=  $-0.08 + 0.01 \cdot AD$ ,  $r^2 = 0.09$ ,  $P = 0.005$ .

El 38.6% (51) de las hembras presentaron embriones. La fecundidad embrionaria varió de 1 a 7 embriones por hembra (moda= 2; media  $\pm$  SD=  $3.23 \pm 1.89$ ). El útero derecho presentó máximo 4 embriones y el útero izquierdo máximo 5 embriones, con anchos de disco desde 1.5 cm y los 9.5 cm AD ( $4.90 \pm 1.75$ ). Aunque no se observó una fuerte relación lineal entre el ancho de disco de la madre y el número de embriones, ésta si fue significativa ( $r^2 = 0.23$ ,  $n = 51$ ,  $P < 0.001$ ). El mayor número de embriones se presentó en hembras más grandes; hembras mayores a 26.5 cm AD presentaron 5 o más embriones; sin embargo, hembras más grandes presentaron también un bajo número de embriones; por ejemplo, una hembra de 33.5 cm AD presentó 2 embriones, y una hembra de 34.0 cm AD presentó 7 embriones (Figura 18).

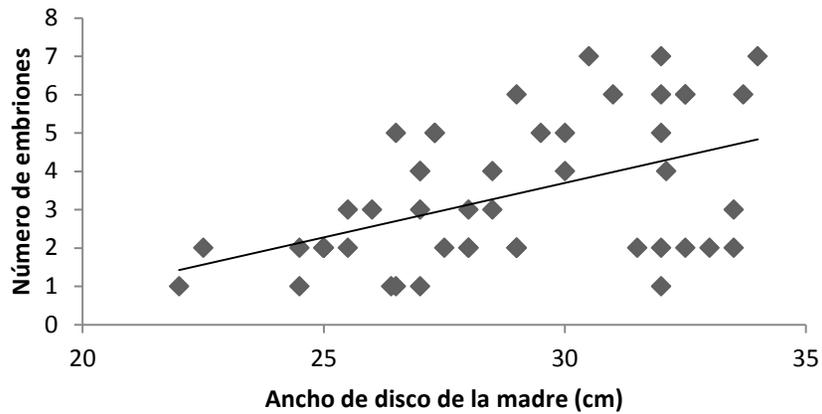


Figura 18. Relación entre el ancho de disco de hembras de *Urotrygon* sp.1 y el número de embriones. No. de embriones=  $0.28 \cdot AD - 4.83$ ,  $r^2 = 0.23$ ,  $P < 0.001$ .

Se encontró una relación significativa, pero débil y no predictiva, entre el ancho de disco de la madre y el ancho de disco de los embriones ( $r^2 = 0.08$ ,  $n = 149$ ,  $P < 0.001$ ) (Figura 19).

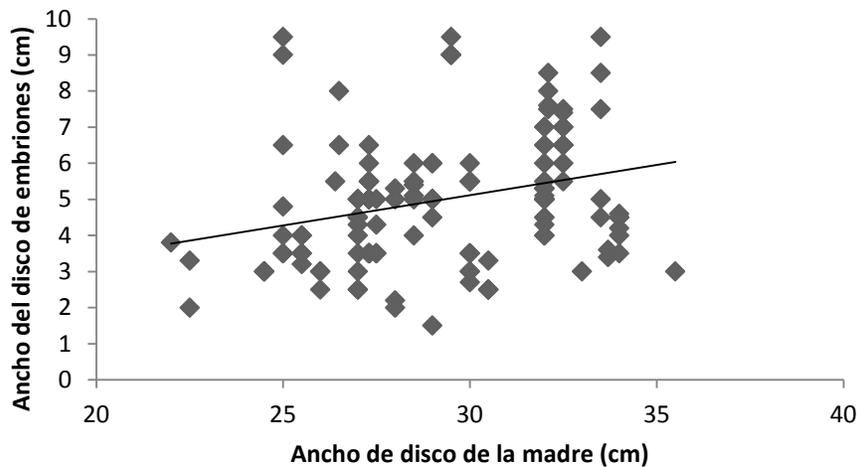


Figura 19. Relación entre el ancho de disco de hembras y el ancho de disco de los embriones de *Urotrygon* sp.1.  $AD_{\text{madre}} = 0.07 + 0.17 \cdot AD_{\text{embriones}}$ ,  $r^2 = 0.08$ ;  $P < 0.001$ .

Se encontraron 168 embriones, con pesos entre 0.16 y 7.5 g y anchos de disco entre 1.5 y 9.5 cm. Además se encontraron dos individuos de vida libre de ancho de disco de 7.7 cm y 8.4 cm, sugiriéndose como abortos. De acuerdo a los dos individuos con menor ancho de disco encontrados: 10.2 y 11.5 cm, se sugiere que la talla de nacimiento de la especie puede estar entre 9.5 y 10.2 cm AD.

## 11.4 HÁBITOS ALIMENTARIOS

### 11.4.1 Tamaño de muestra

Se analizaron 215 estómagos de *Urotrygon* sp.1, los cuales resultaron suficientes para describir con precisión la dieta de la especie, ya que la curva de acumulación de presas alcanzó la asíntota a los 181 estómagos (Figura 20). También fueron suficientes para describir con precisión la dieta de las hembras (Figura 21a) y machos (Figura 21B) y las dos clases de tallas establecidas (Figura 21C, D,E,F).

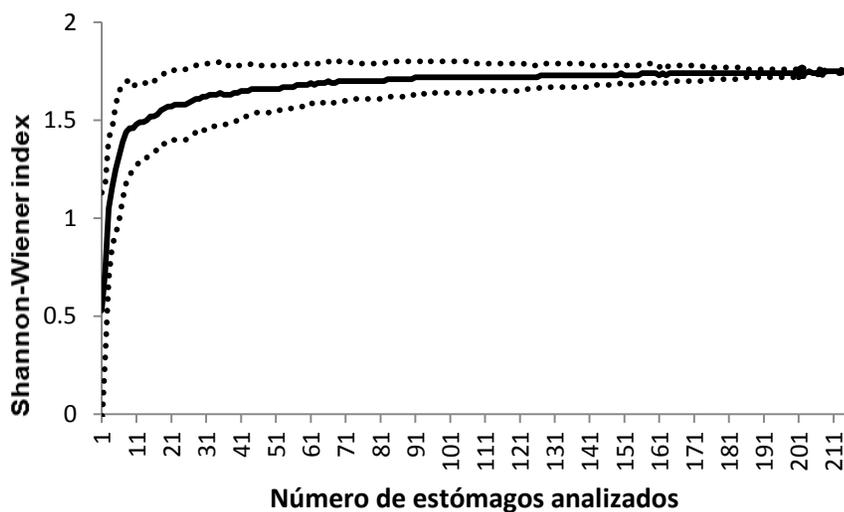


Figura 20. Curva de acumulación de presas (Shannon–Wiener index —; S.D.----) para *Urotrygon* sp.1

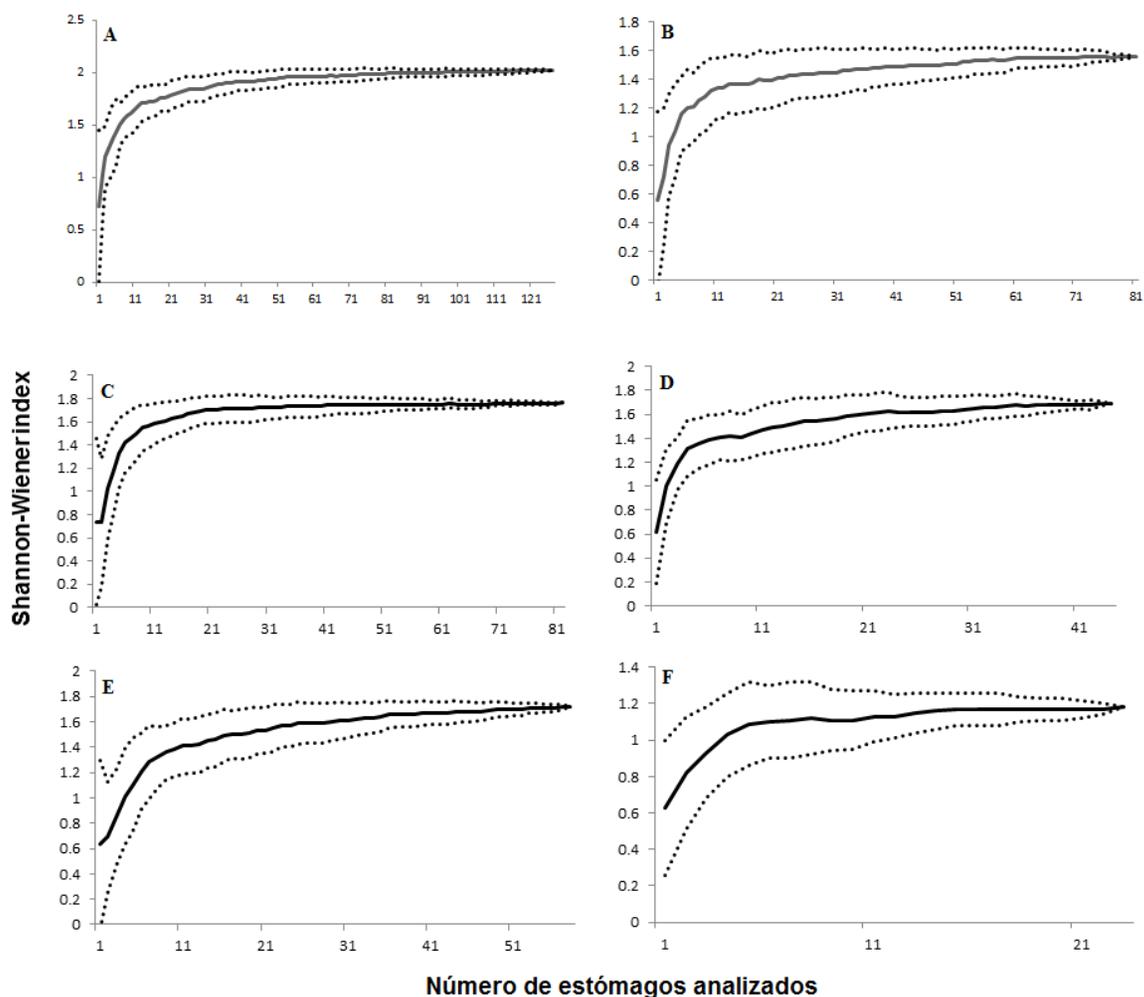


Figura 21. Curva de acumulación de presas (Shannon–Wiener index —; S.D ----) para hembras (A) y machos (B) de clase de talla I (C,E) y II (D,F) respectivamente.

#### 10.4.2 Índices alimentarios

De los 215 estómagos analizados, dos no presentaron ningún indicio de alimento, obteniendo un índice de vacuidad de 0.93%.

Se identificaron 19 ítems alimenticios en la dieta de la especie, los cuales fueron agrupados en 5 grandes grupos: Clase Actinopterygii (Peces óseos), representada

por dos familias y por restos de peces no identificados; Orden decápoda (camarones), representado por una superfamilia, cuatro familias y dos géneros; Estomatópodos, representados por dos familias y dos especies, Brachyura (cangrejos) y Anélidos representados por la clase Polychaeta. Además de ítems poco frecuentes como restos de conchas y semillas, los cuales fueron eliminados del análisis por su baja contribución en número, peso y ocurrencia.

Las categorías dietarias más importantes para *Urotrygon* sp.1 considerando los 5 grandes grupos identificados fueron el orden Estomatópoda (%IIR=36.09), en segundo lugar la clase decápoda (%IIR=33.20) y en tercer lugar los peces óseos (%IIR=30.50) (Tabla 4, Figura 22).

El peso total de las presas consumidas fue de 117.55 g, del cual el 41.84% correspondió a peces óseos seguido por el grupo de los camarones decápodos (39.15%) y por los Estomatópodos (18.63%), con el menor aporte por parte del grupo de los cangrejos Brachyuros (0.25%) y Polychaeta (0.13%) (Tabla 4).

En cuanto al porcentaje en número se destacaron los Estomatópodos (48.80%), el grupo de camarones decápodos (25.40%) y los peces óseos (22.40%). La familia Squillidae (36.73%) fue la familia de estomatópodo con mayor aporte numérico en la dieta de *Urotrygon* sp.1, seguida por los restos de estomatópodos (6.63%) y la especie *Squilla panamensis* (3.22%). La familia Penaeidae (2.34%) fue el decápodo más importante aunque su aporte fue muy bajo (Tabla 4).

En términos del porcentaje de ocurrencia, estomatópodos (33.05%), camarones decápodos (31.90%) y peces óseos (29.31%) fueron los grupos más representativos. Nuevamente la familia Squillidae (21.35%) fue la familia de estomatópodo más frecuente al igual que los restos de peces (29.24%) (Tabla 4). Los grupos de poliquetos y Brachyuros presentaron el aporte más bajo en número, peso y ocurrencia, y por tanto se pueden considerar como presas raras u

ocasionales. Aunque los estomatópodos predominan en porcentaje de ocurrencia y número, presentando el mayor %IIR, el porcentaje en peso fue muy bajo comparado con el grupo de camarones decápodos y peces óseos, en los cuales el porcentaje en peso fue mucho mayor (Tabla 4, Figura 22).

Así, se sugiere que *Urotrygon* sp.1 presenta una dieta heterogénea y con una clara preferencia por los crustáceos: estomatópodos y camarones decápodos (Figura 22).

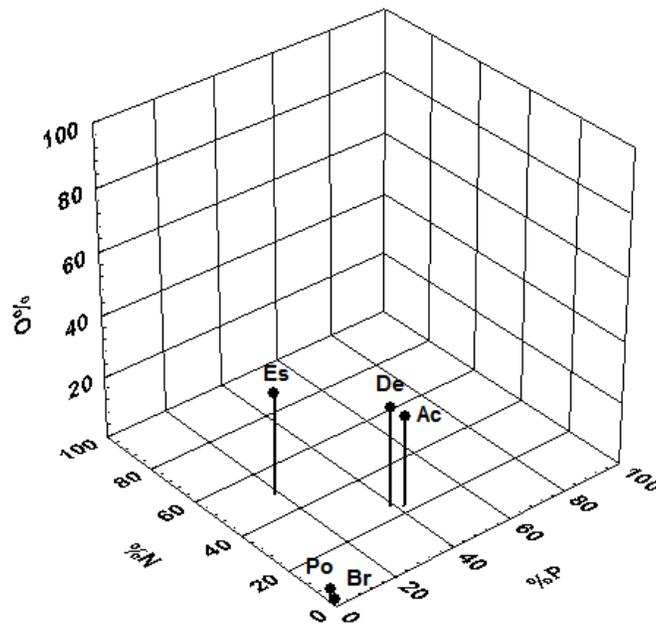


Figura 22. Porcentaje en número (%N), porcentaje en peso (%P) y porcentaje de ocurrencia (%O) de los ítems dietarios de *Urotrygon* sp.1. (ES: estomatópodo; De: camarones decápodos; Ac: Actinopterygii; Br: cangrejos Brachyuros; Po: poliquetos).

Tabla 4. Porcentaje de frecuencia (%O), porcentaje en peso (%P), porcentaje en número (%N) e índice de importancia relativa (%IIR) de los ítems dietarios de *Urotrygon* sp.1.

CATEGORÍA	%O	%N	%P	IIR	%IIR
<b>Phylum Annelida</b>					
<b>Clase Polychaeta</b>	<b>4.02</b>	<b>2.56</b>	<b>0.13</b>	<b>10.81</b>	<b>0.18</b>
<b>Phylum Arthoropoda</b>					
<b>Clase Crustacea</b>					
<b>Orden Estomatópoda</b>	<b>33.05</b>	<b>48.80</b>	<b>18.63</b>	<b>2228.45</b>	<b>36.09</b>
Familia Squillidae	21.35	36.73	14.79	1099.67	17.81
<i>Squilla mantoidea</i>	0.58	0.32	0.04	0.21	0.01
<i>Squilla panamensis</i>	3.22	5.02	2.26	23.40	0.55
Familia Lysiosquillidae	1.17	0.65	0.06	0.82	0.01
Restos de estomatópodo	7.31	6.63	1.49	59.40	0.96
<b>Orden Decápoda</b>	<b>31.90</b>	<b>25.40</b>	<b>39.15</b>	<b>2049.93</b>	<b>33.20</b>
Superfamilia Penaeoideae	0.29	0.16	1.46	0.47	0.01
Familia Penaeidae	2.34	1.62	2.39	9.37	0.15
Género Trachypenaeus	0.88	0.49	2.53	2.64	0.04
Género Parapenaeopsis	1.46	0.81	0.94	2.56	0.04
Familia Pandalidae	0.29	0.16	1.90	0.60	0.01
Familia Procesidae	0.29	0.16	0.13	0.09	0.00
Familia Solenocerida	0.29	0.16	0.52	0.20	0.00
Restos de camarón	26.61	21.84	29.29	1360.58	22.04
<b>Infraorden Brachyura</b>	<b>1.72</b>	<b>1.12</b>	<b>0.25</b>	<b>2.36</b>	<b>0.04</b>
<b>Clase Actinopterygii</b>	<b>29.31</b>	<b>22.40</b>	<b>41.84</b>	<b>1882.92</b>	<b>30.50</b>
Orden Gadiformes					
Familia Macrouridae	0.29	0.16	4.00	1.22	0.02
Orden Ophidiiformes					
Familia Ophidiidae	0.29	0.16	3.53	1.08	0.02
Restos de pez óseo	29.24	22.33	34.30	1655.91	26.82

### 10.4.3 Diferenciación en la dieta por sexos y tallas

Se encontraron diferencias significativas ( $P=0.008$ ) de la dieta entre sexos (Figura 30A,B). Entre las categorías dietarias principales para hembras se destacaron los peces óseos (%IIR=47.84), seguido de camarones decápodos (%IIR=38.30) y de estomatópodos (%IIR=13.81) y dentro de este grupo la familia Squillidae (%IIR=18.42) (Figura 23A). Para machos los principales ítems consumidos fueron los estomatópodos (%IIR=47.9) y dentro de este grupo la familia Squillidae (%IIR=44.8); seguido por camarones decápodos (%IIR=31.9) y por peces óseos (%IIR=20.04) (Figura 23B).

Para machos y hembras se establecieron dos clases de tallas, una para individuos maduros jóvenes y otra para individuos maduros mayores, de acuerdo al ancho de disco. En las hembras las clases de tallas fueron: clase I (20-30 cm AD) que incluye 82 individuos y la clase II (30-40 cm AD) con 45 individuos, en las cuales se encontraron diferencias significativas ( $P=0.020$ ) de la dieta.

Entre las categorías dietarias principales para hembras de la clase I se encuentran los camarones (%IIR=46.27), seguido de los estomatópodos (%IIR=38.81) y de peces óseos (%IIR=14.33) (Figura 30C), mientras que para hembras de la clase II las categorías dietarias más importantes son los peces óseos (%IIR=46.85), decápodos (%IIR=27.14), y estomatópodos (%IIR=25.95) (Figura 23D).

Para machos las clases de tallas fueron: clase I (20.5-25.6 cm AD) que incluye 57 individuos y la clase II (25.6-30.7 cm AD) con 23 individuos, entre las cuales se encontraron diferencias significativas ( $P=0.002$ ) en la dieta (Figura 23E,F).

Entre las categorías dietarias principales para machos de la clase I se encontraron los camarones (%IIR=59.38), seguido por los estomatópodos (%IIR=33.27) y dentro de este grupo la familia Squillidae (%IIR=29.67) y por peces óseos (%IIR=7.29) (Figura 23E). Para machos de la clase II las categorías dietarias más importantes fueron los estomatópodos (%IIR=55.64) y dentro de estos la familia

Squillidae (%IIR=51.55), seguido por peces óseos (%IIR=38.64) y por decápodos (%IIR=5.41) (Figura 23F).

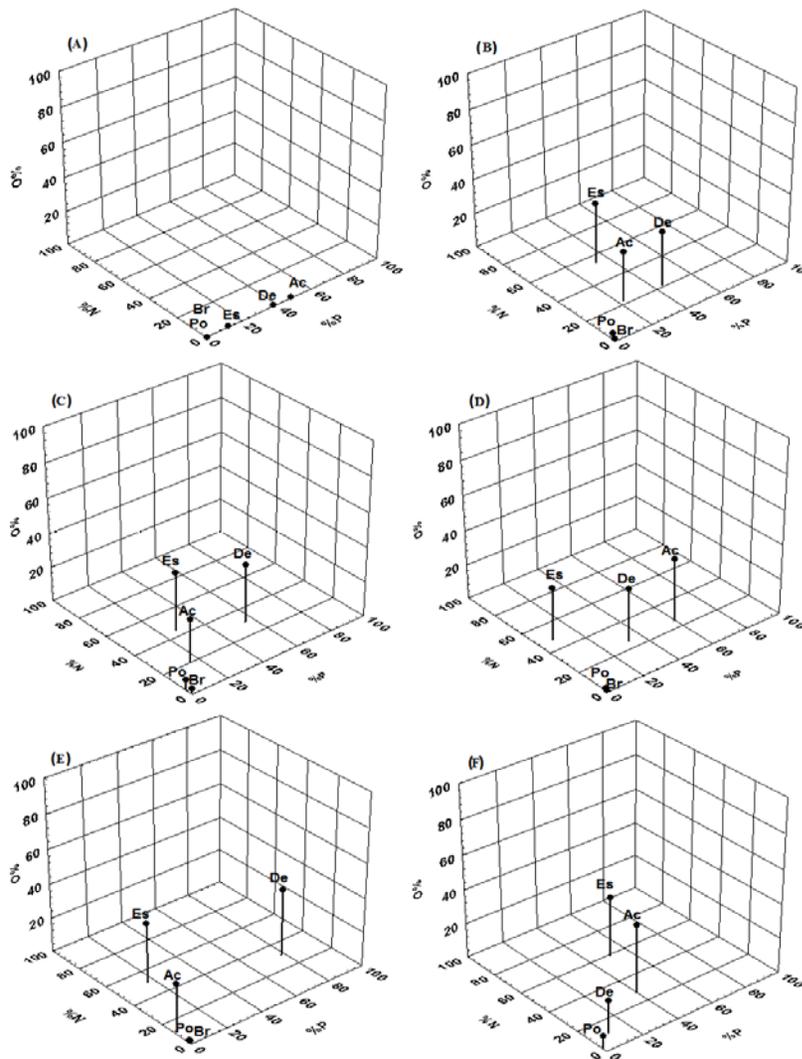


Figura 23. Porcentaje en número (%N), porcentaje en peso (%P) y porcentaje de ocurrencia (%O) de los ítems presa de las clases de tallas I (C,E) y II (D,F) de hembras (A) y machos (B) de *Urotrygon sp.1*. (ES: estomatópodos; De: camarones decápodos; Ac: Actinopterygii (peces óseos); Br: cangrejos Brachyuros; Po: poliquetos).

#### 10.4.4 Sobreposición de la dieta entre sexos y tallas

Para hembras y machos se obtuvo un valor de sobreposición observado de 0.50; valor que no fue significativamente mayor al valor simulado ( $P > 0.05$ ) (Tabla 5).

Entre las dos clases de tallas establecidas para las hembras también se identificó un valor de sobreposición observado alto de 0.64, pero no fue significativamente mayor al valor simulado ( $P > 0.05$ ). Para los machos, el valor de sobreposición entre las dos clases de tallas fue relativamente bajo, de 0.36, y no fue significativamente mayor al valor simulado ( $P > 0.05$ ) (Tabla 5).

Estas sobreposiciones no significativas indican que pueden existir efectos de azar en los resultados obtenidos, siendo necesario incrementar el tamaño de muestra de cada uno de los intervalos usados.

Tabla 5. Valores de la media de los datos observados (Ojobs) y simulados (Ojsim) para la sobreposición de dietas de la clases de talla I y II de hembras y machos, y el valor de su significancia estadística (P). La significancia está dada con  $\alpha = 0.05$ .

		Valores de la media					
		Ojobs	Ojsim	Ojobs< Ojsim	P	Ojobs> Ojsim	P
	Machos vs hembras	0.50	0.38	70	0.93	930	0.07
Machos	Clase I Vs Clase II	0.32	0.13	9	0.90	901	0.09
Hembras	Clase I Vs Clase II	0.64	0.61	126	0.87	874	0.12

#### 10.4.5 Amplitud de nicho

Se calculó el valor de amplitud de nicho ( $B= 3.18$ ;  $Ba= 0.13$ ) a partir de los 19 ítems de presas encontrados, indicando (de acuerdo con la escala propuesta por Krebs (1999) para este índice) una dieta especializada.

En cuanto a la amplitud de nicho por sexos, el índice de Levin's estandarizado ( $Ba$ ) para las hembras generó un valor de 0.12, y para los machos un valor de 0.16.

En relación a las clases de tallas, para hembras de la clase I se obtuvo un valor de 0.16 y para la clase II de 0.12. Para machos de la clase I el valor del índice fue de 0.11, y para la clase II fue de 0.24, indicando que al igual que en el análisis por sexos, *Urotrygon* sp.1 es una especie especialista, que posee un espectro trófico poco amplio (Tabla 6).

Tabla 6. Índice de Levin's estandarizado ( $Ba$ ) de las clases de talla I y II para hembras y machos.

	Índice de Levin's ( $Ba$ )
Especie	0.13
Hembras	0.12
Clase I	0.16
Clase II	0.12
Machos	0.16
Clase I	0.11
Clase II	0.24

#### **10.4.6 Nivel trófico**

Se obtuvo para *Urotrygon* sp.1 un nivel trófico alto de 3.8. Para hembras y machos el nivel trófico fue 3.9. En la clase I el nivel trófico para hembras fue 3.9 y para machos 3.7. En la clase II, el nivel trófico encontrado para hembras y machos fue 3.9.

## 11. DISCUSIÓN

### 11.1 TALLAS DE CAPTURA

Las hembras de *Urotrygon* sp.1 presentaron mayores tallas que los machos, particularidad común en elasmobranquios (Mellinger 1989, Cortés 2000, Frisk 2010) que ha sido reportada para muchas especies de rayas (Capapé y Zaouali 1994, Braccini y Chiaramonte 2002, Mabragaña et al. 2002, Rubio-Lozano 2009, entre otros). Este rasgo se atribuye a una adaptación a la viviparidad, pues al aumentar el tamaño del disco aumenta la cavidad abdominal, permitiendo albergar un mayor número de crías o pocas crías pero más grandes (Lucifora 2003).

### 11.2 CRECIMIENTO

Los individuos adultos de ambos sexos, presentaron crecimiento de tipo isométrico, caso contrario al encontrado para los embriones, las cuales presentaron crecimiento de tipo alométrico; hecho que está indicando un cambio en el tipo de crecimiento de ambos sexos a través de los estados de desarrollo de la especie *Urotrygon* sp.1. Tresierra y Culquichicon (1993) y Gómez et al. (2002) plantean que el tipo de crecimiento puede variar entre las especies y estar relacionado con el tamaño de la muestra, época del año, alimentación, estado de madurez, factores ambientales y con el rápido crecimiento de las primeras etapas de vida. La isometría no significa crecimiento constante a lo largo de la vida y la alometría tampoco va de la mano con la estacionalidad, por lo que en un crecimiento alométrico, por ejemplo, lo que puede suceder es que algunos animales no dejen de crecer isométricamente sino que al presentar tasas de crecimiento diferentes en algunas épocas del año, o inclusive en algunas etapas de su vida, este crecimiento no continúe siendo el mismo (Martin y Caillet 1988).

El crecimiento isométrico es común en diferentes especies de rayas, siendo reportado para *Rhinobatos horkelli* (Texeira 1982), *Rhinobatos leucorhynchus* (Navia 2002; Soler 2006), *Raja velezi*, *Zapteryx exasperata*, machos de *Psammobatis extenta* (Braccini y Chiaramonte 2002), entre otras; mientras que el crecimiento de tipo alométrico ha sido reportado para *Urotrygon chilensis* (Rubio-Lozano 2009).

La diferencia significativa que se presentó en la relación AD-WT entre sexos es un rasgo reportado para muchas especies de rayas (Almeida et al. 2000, White et al. 2001, 2002, Braccini y Chiaramonte 2002, Mabragaña et al. 2002, Mabragaña y Cousseau 2004, Ordoñez 2004, Seck et al. 2004, Guzmán 2006, Hazin et al. 2006, Oddone et al. 2007, Smith et al. 2007, Tovar-Ávila et al. 2007, Estalles et al. 2008, López 2009). De acuerdo a esta relación, se espera que al ser más grandes las hembras, éstas sean ligeramente más pesadas que los machos (Rubio-Lozano 2009), incluso sin considerar estados de preñez de las mismas.

## **11.3 ASPECTOS REPRODUCTIVOS**

### **11.3.1 Proporción sexual**

La proporción sexual encontrada en adultos, indica una leve dominancia de hembras en la población que se genera en algún momento del ciclo de vida (dado la proporción sexual encontrada en embriones). Esto sugiere además que existe segregación espacial entre sexos. Una proporción similar fue reportada para *Urotrygon aspidura* y *Urotrygon rogersi* en el Pacífico vallecaucano (Mejía-Mercado 2006). Esta proporción sexual muestra que el área de estudio está siendo más usada por hembras que por machos, seguramente debido a las condiciones del área, las cuales les permiten llevar a cabo el nacimiento de los embriones, con una mayor probabilidad de supervivencia de los mismos en sus estadios tempranos de vida. Esto, basado en el supuesto que los individuos de zonas tropicales no dependen tanto de los factores ambientales para un desarrollo

reproductivo exitoso, sino que el componente que prima es el control de la depredación sobre los embriones (Saborido y Junquera 2001).

Adicionalmente, y dado que la mayoría de individuos capturados estaban maduros, con el 38.06% de hembras preñadas, se sugiere que el área de estudio es zona de actividad reproductiva para la especie, presentando además segregación por tallas de cada sexo. Sin embargo, se debe ser cuidadoso con este resultado debido a que el tiempo de muestreo fue muy corto, obteniendo resultados muy puntuales.

Es común en los elasmobranquios la segregación por sexo, tamaño o edad. Pratt y Carrier (2005) plantean que la segregación sexual se atribuye a comportamientos de apareamiento y a la agresividad de los machos durante el mismo. Por otro lado, Gray et al. (1997) sugieren que la segregación por edad o talla responde a un cambio en la dieta respecto al crecimiento, como parte de un mecanismo para que la especie pueda cohabitar el mismo espacio. Estas segregaciones ya han sido reportadas para varias especies de rayas (Fitz y Daiber 1963, Richards et al. 1963, Holden 1975, Braccini y Chiaramonte 2002, Navia 2002, Mabragaña y Cousseau 2004, Ebert et al. 2008).

### **11.3.2 Sistema reproductor machos**

En cuanto al sistema reproductor masculino, su conformación no varía mucho entre las diferentes especies de elasmobranquios. En los testículos, los espermatocistos, unidad funcional y estructural de los testículos (Hamlett 1999) están acomodados en orden consecutivo en el espacio según sus estados sucesivos de desarrollo (Engel y Callard 2005). Aunque no fue tan claro debido al tiempo de fijación de las gónadas, los machos de *Urotrygon* sp.1 presentaron a nivel microscópico, testículos lobulados, dentro de los cuales los espermatocistos se dispusieron en diferentes estados de desarrollo, radiando hacia los bordes, pasando por los estados de espermatogonias, espermatocitos, espermáticas y

espermatozoas (células más desarrolladas) ubicadas en la periferia. De acuerdo al patrón generado por los espermatocistos, Pratt (1988) clasifica los testículos en dimétrico, compuesto y radial. El patrón observado en la especie de estudio concuerda con los testículos de tipo radial, presentes también en *Urotrygon venezuelae*, *Dasyatis guttata* (Acero et al. 2008), *Dasyatis americana* y *Myliobatis californica* (Pratt 1988).

Por otro lado, se observó crecimiento gradual de los testículos y cláspers conforme aumenta el ancho del disco. Este aumento progresivo, pero sin un cambio abrupto, es dado a la ausencia de individuos inmaduros, lo que dificultó además obtener la talla mediana de madurez de los machos de esta especie.

### **11.3.3 Sistema reproductor hembras**

Las hembras presentaron huevos a partir de los 16.8 cm AD y embriones a partir de los 22 cm AD; sin embargo, la ausencia de individuos entre estos valores no permite estimar una talla de primera madurez. En estudios realizados en otras zonas del Pacífico colombiano para especies del mismo género que *Urotrygon* sp.1, se estimó para la especie *Urotrygon rogersi* una talla mediana de madurez para hembras entre 11.8 y 12.3 cm y para machos entre 11.5 y 12.0 cm (Mejía-Falla et al. en prensa). Para *Urotrygon aspidura* (Mejía-Falla datos no publ.) especie de talla media (ADmax= 24 cm, LTmax= 48 cm) se ha reportado una talla mediana de madurez de 30 cm LT para machos y de 34 cm LT para hembras. De acuerdo a estos valores y sabiendo que la especie en estudio presenta mayores tallas, se podría sugerir que la talla mediana de madurez de *Urotrygon* sp.1 es mayor a estos valores, para ambos sexos.

La funcionalidad en ambos úteros, pero principalmente en el útero izquierdo, es una característica común de Urotrygónidos y Urolópidos, y ha sido encontrado en *Urobatis halleri*, *Urotrygon rogersi*, *Urolophus lobatus*, *Urotrygon chilensis*, *Urotrygon jamaicensis*, *Trygonoptera mucosa* y *Trygonoptera personata* (Babel

1967, White et al. 2001, 2002, Mejía-Falla et al. en prensa, Rubio-Lozano 2009), caso contrario a lo observado para *Urotrygon* sp.1, ya que presenta funcionalidad en ambos úteros.

Dentro del grupo de los peces cartilagosos, existen variaciones marcadas con respecto a la distribución y desarrollo del sistema reproductor, principalmente en hembras (Wourms 1977). Diversos estudios en rayas demuestran que existen especies con ovarios pareados y funcionales, otras con sólo uno funcional, sea el izquierdo o el derecho, fenómeno que también se presenta en el oviducto, la glándula oviducal y el útero (Lutton et al. 2005, Wourms 1981, Hamlett y Koob 1999, Pratt y Carrier 2005). En este estudio las hembras presentaron un solo ovario funcional, el izquierdo, mientras que el derecho se presentó como vestigial en las hembras más pequeñas. López (2009) reporta el mismo caso para *Dasyatis longa*, ya que además del ovario izquierdo funcional, las hembras inmaduras presentaron un ovario derecho vestigial casi del mismo tamaño del izquierdo, que desaparece al alcanzar la madurez sexual.

Se ha documentado que el ovario puede presentar funcionalidad en el lado izquierdo y derecho, como se reporta para *Centroscymnus coelolepsis*, *Centrophorus squamosus* (Girard y Du Buit 1999), *Psammobatis extenta* (Braccini y Chiaramonte 2002), *Psammobatis rudis* y *Psammobatis normani* (Mabragaña y Cousseau 2004), o presentar reducción o pérdida del ovario y oviducto derecho, como se observa en *Myliobatis californica* (Martin y Cailliet 1988), *Dasyatis sabina* (Snelson et al. 1988), *Dasyatis violacea* (Hemida et al. 2003), *Urotrygon chilensis* (Rubio-Lozano 2009), entre otras, y como sucede en el presente estudio para *Urotrygon* sp. 1. Este desarrollo y funcionalidad del ovario izquierdo es un rasgo común entre Urotrygónidos y Urolópidos (White et al. 2001, 2002, Ordoñez 2004). Otras especies pertenecientes al orden Myliobatiformes, como *Urotrygon rogersi* (Mejía-Mercado 2006), *Potamotrygon circularis* y *Potamotrygon motoro* (Thorson

et al. 1983) presentan un solo ovario funcional pero ambos lados del conducto reproductivo funcionales.

El oviducto se observó más consistente y grueso en hembras maduras, lo cual es dado por su papel fundamental en el transporte de los huevos durante la ovulación, donde aumentan sus dimensiones en etapas de madurez. Como ejemplo, en el estadio II no se presentan folículos ováricos, en el estadio III se comienzan a observar y en el estadio IV se pueden comenzar a observar oocitos ovulados.

Los Myliobatiformes, orden al cual pertenece *Urotrygon* sp.1, presentan un patrón de desarrollo conocido como matrotrofismo, en el cual el embrión es alimentado por la madre (Wourms 1981) por medio de unas vellosidades (trofonemas) generadas paulatinamente en toda la superficie del útero, con lo que aumenta la superficie disponible para la producción de secreciones uterinas o "leche intrauterina" (histótrofo), secretada dentro del lumen del útero y la cual es muy rica en lípidos (Hamlett y Koob 1999). Esta característica fue observada en *Urotrygon* sp.1, donde en todas las hembras maduras los trofonemas se encontraron desarrollados, tornándolas aptas para la gestación.

#### **11.3.4 Estados de madurez**

El alto porcentaje de individuos maduros sugiere a la temporada de muestreo como parte de la temporada reproductiva para *Urotrygon* sp.1.

Se debe tener en cuenta que los análisis microscópicos son fundamentales para definir los estados de madurez de un organismo. Este estudio se basó principalmente en características macroscópicas de los sistemas reproductores de machos y hembras, que, aunque llegan a ser buenos indicadores del estado de madurez, necesitan ser soportados con análisis histológicos.

### 11.3.5 Fecundidad

La fecundidad embrionaria de *Urotrygon* sp.1 presentó dependencia significativa, aunque débil, con la talla de la madre. Esta baja relación lineal pudo estar sesgada por el bajo número de embriones encontrados en algunas hembras más grandes, hecho que pudo ser influenciado por la conducta común en Myliobatiformes de abortar los embriones próximas a nacer, en el momento de la captura (Conrath 2005). De cualquier forma, hembras más grandes presentan cavidades más amplias y por tanto mayor capacidad para albergar embriones (Lucifora 2003). Esta relación positiva entre la fecundidad y la talla de la madre ha sido encontrada en otras especies de batoideos (Villavicencio-Garayzar 1993, 1995, Capapé y Zaouali 1994, Ordoñez 2004, Rubio-Lozano 2009, Mejía-Falla et al. en prensa), generalmente en hembras vivíparas, como *Myliobatis californica*, *Urotrygon aspidura* (Mejía-Falla y Navia 2008) y *Urotrygon rogersi* (Mejía-Falla et al. en prensa). Lucifora (2003) señala que un tamaño corporal grande en las hembras será seleccionado siempre que las hembras más grandes produzcan más y/o mayores embriones, lo que se ha considerado una característica evolutivamente ventajosa.

De otro lado, ha sido planteado que la baja fecundidad es comúnmente hallada en hembras que producen histótrofo (Hamlett y Koob 1999), como las especies de la familia Urotrygonidae (Babel 1967, Almeida et al. 2000, Guzmán 2006, Tellez et al. 2006, Fahy et al. 2007, Rubio-Lozano 2009, Mejía-Falla et al. en prensa), donde el promedio de embriones por camada es aproximadamente tres, valor muy cercano al encontrado para *Urotrygon* sp.1, el cual fue de 3.23. Una baja fecundidad está asociada a la producción de embriones de talla grande, lo cual es una estrategia reproductiva importante para incrementar la supervivencia de los neonatos, puesto que los hace menos susceptibles a la depredación, ya que los individuos más pequeños están sujetos a una depredación proporcionalmente más alta que los individuos más grandes (Peterson y Wroblewski 1984, Chen y Watanabe 1989, Cortés 2004). Según Dodd (1983) la morfología de batoideos en forma de disco,

parece restringir el espacio celómico y por lo tanto restringir aún más la capacidad uterina.

En cuanto a la relación de la talla de la madre con el diámetro de los huevos, no se presentó dependencia entre ellos, hecho que se puede deber al desarrollo asincrónico de ellos.

## **11.4 HÁBITOS ALIMENTARIOS**

### **11.4.1 Tamaño de muestra**

El tamaño de la muestra fue suficiente para describir la dieta de la especie, tanto para machos, hembras y para las tallas establecidas. Es importante la elaboración de las curvas de acumulación de presas cuando se quieren analizar los hábitos alimentarios de una especie, pues así se tendrá la seguridad de estar describiendo adecuadamente las dietas. La literatura también recomienda que este mismo procedimiento debe ser aplicado en los análisis de cambios ontogénicos, para determinar si los tamaños de muestra utilizados en cada uno de los intervalos de talla o los estados de madurez son adecuados para la comparación de la dieta (Ferry y Cailliet 1996, Ellis y Musick 2007), análisis que se llevó a cabo en este estudio.

### **11.4.2 Índices alimentarios**

El coeficiente de vacuidad de esta especie fue bajo teniendo en cuenta que en especies de elasmobranquios se presentan altos índices de vacuidad debido en cierta medida a la expulsión del contenido estomacal como una respuesta fisiológica del animal al estrés producido por la captura. Además, estudios dietarios en rayas sugieren que la proporción de estómagos vacíos es generalmente baja (Kamura y Hashimoto 2004, Scenna et al. 2006, Rinewalt et al. 2007, Robinson et al. 2007). Esto quizás se deba a que las especies de batoideos parecen alimentarse de manera constante en el tiempo (Robinson et al. 2007) y a

que son capturadas con artes de pesca que no inducen altas tasas de regurgitación.

*Urotrygon* sp.1 presenta una dieta carnívora basada principalmente en invertebrados epibentónicos como los estomatópodos y camarones, siendo los peces óseos el tercer grupo en importancia. Los poliquetos y cangrejos brachyuros fueron presas que tuvieron un aporte muy bajo en su dieta.

Resultados similares fueron reportados para varias especies del Pacífico colombiano. Payan et al. (2011) y Navia et al. (2011) reportan que *Rhinobatos leucorhynchus* y *Urotrygon rogersi* basan su dieta en camarones. Navia (2002) encontró que la dieta de *Dasyatis longa*, *Raja velezi*, *Rhinobatos leucorhynchus* y *Zapteryx exasperata* se caracteriza por ser carnívora y basarse principalmente en el consumo de estomatópodos, camarones y peces.

En la plataforma continental de Jalisco, Pacífico Mexicano, se reportaron datos similares para *Urotrygon asterias* y *Urobatis halleri* (Valadez-González 2001, Valadez-González et al. 2001). Estas especies presentaron una dieta dominada por estomatópodos. En Australia Platell et al. (1998) reportaron a crustáceos y poliquetos como representantes de más del 95% del volumen de presas de cuatro especies de *Urolophus* (género hermano de *Urotrygon*) al igual que Yick et al. (2011) reportaron para *Urolophus cruciatus*. En Brasil, Almeida et al. (2000) y Lobato y da Silva (2003) registraron para *Urotrygon microphthalmum* una dieta casi preferencial por poliquetos y crustáceos, los cuales aportaron cerca del 40% del total de presas consumidas. Estos resultados obtenidos en otras zonas geográficas muestran la importancia de los camarones en la dieta de estos batoideos sin importar la latitud.

La similitud en las preferencias alimentarias es característica de especies relacionadas filogenéticamente y ha sido señalada como una estrategia evolutiva

para evitar fuertes procesos de competencia por los recursos alimentarios (Evans 1983).

El tamaño y la morfología de la boca es una característica que determina de manera directa el consumo de cierto tipo de presas, ya que cada especie ha desarrollado comportamientos y estrategias de acuerdo a la estructura de su aparato bucal (Hyndes y Potter 1997, Platell et al. 1998, Platell y Potter 1999). Al respecto, *Urotrygon asterias*, *Urotrygon rogersi* y *Urotrygon halleri* son especies que presentan una boca en la región ventral, equipada con papilas carnosas y dientes pequeños dispuestos en numerosas series que forman bandas o placas empedradas o pavimentadas permitiendo que los caparazones quitinosos de camarones decápodos y estomatópodos sean fácilmente triturados (Lagler et al. 1984). Pero en este estudio se carece de este tipo de datos para poder hacer inferencias al respecto. Por otro lado, según Main (1985) y McDonald y Green (1986) la especificidad o selectividad por ciertos componentes alimentarios de una especie en particular no solo se debe a características morfológicas del depredador, o a la disponibilidad de las presas en espacio y tiempo, sino también a otros factores que pueden incidir de manera directa sobre la preferencia de presas en la dieta de las especies como la conducta y tipo de microhábitat de la presa y el tamaño y palatabilidad de la presa.

En esta descripción dietaria hay que tener en cuenta que el muestreo fue en un periodo de tiempo corto, por lo que lo descrito anteriormente es el reflejo de las condiciones ambientales de la época de muestreo sin poder realizar generalizaciones de la dieta de *Urotrygon* sp1. Pero debido a la concordancia con la dieta de otras especies en la misma zona se podría sugerir que las principales presas consumidas son las obtenidas en este trabajo.

#### **11.4.3 Diferenciación en la dieta por sexos y tallas**

La dieta de machos y las hembras de *Urotrygon* sp.1 presentó diferencias significativas. Los machos consumen principalmente estomatópodos, camarones decápodos y peces óseos, y las hembras peces óseos y camarones decápodos. Además se observó que entre las dos clases de tallas seleccionadas tanto para machos como para hembras, no hay similitud en sus dietas. Numerosos estudios han establecido la relación entre el dimorfismo sexual en estructuras dentales de machos y hembras como una causa de diferencias tróficas intra-específicas en varias especies de batoideos (Kyne y Bennett 2002, Scenna et al. 2006).

#### **11.4.4 Sobreposición dieta entre sexos y tallas**

Los análisis de la dieta por tallas permitieron observar no se sobreponen significativamente, sugiriendo una posible partición de recursos. Existen diversos ejemplos en los que una gran diversidad y abundancia de crustáceos permiten la explotación de éstos por un gran número de depredadores, evitando relaciones competitivas entre las especies de depredadores (Platell et al. 1998, Marshall et al. 2008). Colwell y Futuyma (1971) plantean que la coexistencia entre especies con dietas similares puede ser posible por el hecho de que las poblaciones de dichas especies puedan permanecer por debajo de la capacidad de carga, por lo que los recursos no serían un factor limitante.

Se ha reportado que esta partición de recursos ocurre intraespecíficamente en elasmobranquios a través de la segregación de individuos en diferentes estados de historia de vida (Talent 1976) y a través de cambios ontogénicos dietarios (Talent 1976, Smale y Cowley 1992, Ellis et al. 1996, Gray et al. 1997, Platell et al. 1998, Brickle et al. 2003, Ebert y Cowley 2003, Morato et al. 2003, Wetherbee y Cortés 2004, White et al. 2004, Navia et al. 2011) evitando alguna presión por competencia. Platell et al. (1998) y Ebert y Cowley (2003) encontraron que las diferencias en la sobreposición por tallas de crecimiento están asociadas a cambios de hábitat a medida que los peces cambian de tamaño ya que estos a lo

largo de su ciclo de vida pueden cambiar sus hábitos alimentarios, en busca de nuevos recursos que suplan sus necesidades biológicas, como una mayor demanda metabólica, o por las diferencias en la habilidad de capturar las presas (Babel 1967, Keast 1977, Smale y Cowley 1992, Platell et al. 1998, White et al. 2004). En este sentido, se ha reportado que los principales cambios en la dieta están en función del tamaño del depredador (Ebert y Cowley 2003, Bizarro et al. 2007, Barbini et al. 2010) y de la morfología de la boca (Smith y Merriner 1985, Farias et al. 2006, Collins et al. 2007, Treloar et al. 2007, Marshall et al. 2008, Barbini et al. 2010).

#### **11.4.5 Amplitud de nicho**

En términos generales *Urotrygon* sp.1 es una especie con una baja amplitud de nicho trófico, aunque no presenta una marcada dominancia de una sola presa. Numerosas especies de rayas han sido consideradas como depredadores especialistas en varios estudios (Smith y Merriner 1985, Ebert et al. 1991, Bruno et al. 2000, Braccini y Perez 2005, Mabragaña et al. 2005, Scenna et al. 2006, San Martín et al. 2007, Sampson et al. 2010). Así mismo se conoce de reportes sobre cambios del nicho trófico relacionados con la talla (Brickle et al. 2003, Braccini y Perez 2005, Treloar et al. 2007, Marshall et al. 2008, Moura et al. 2008). Macpherson (1981) sugiere la especialización para las especies bentónicas, al considerar su hábitat como un sistema maduro (poco fluctuante). Payan (2006) reporta para *Rhinobatos leucorhynchus* en el Pacífico colombiano, una baja amplitud de nicho con preferencia por los camarones, al igual que Navia (2009) para la especie *Urotrygon rogersi* y López (2009) para la especie *Dasyatis longa*. En contraste varios estudios de hábitos alimentarios de rayas las han descrito como depredadores generalistas (McEachran et al. 1976, Orlov 1998). En el Pacífico colombiano Navia (2002) reportó gran amplitud de nicho para *Zapteryx exasperata*.

#### **11.4.6 Nivel trófico**

Según el nivel trófico encontrado para *Urotrygon* sp.1, se considera un consumidor secundario al igual que otras especies de rayas (Cortés 1999, Ebert y Bizzarro 2007). Al respecto, Ebert y Bizzarro (2007) proponen que rayas de tallas menores a 100 cm de LT tienen la tendencia a comportarse como consumidores secundarios mientras que rayas con tallas superiores a este valor se ubican como consumidores terciarios. Un patrón general para los hábitos alimenticios de batoides fue sugerido por Braccini y Perez (2005), en el cual los individuos más pequeños (especies pequeñas o los individuos jóvenes de las especies más grandes) depredan principalmente sobre crustáceos ( $TL < 4$ ), mientras que los individuos más grandes se alimentan de peces y cefalópodos, ocupando los niveles tróficos más altos ( $TL > 4$ ). Sin embargo no se encontraron diferencias tan marcadas entre el nivel trófico de las dos clases de tallas analizadas para hembras y machos, y esto es debido a que el análisis se hizo sobre tallas de individuos ya maduros.

Se debe tener en cuenta que todos los resultados relacionados a la dieta pueden estar asociados al nivel taxonómico de identificación, pues el grado de digestión de algunas presas encontradas impidió determinar el tipo de organismos observados en los estómagos y si no hay buenos niveles de identificación y los análisis se hacen sobre categorías taxonómicas altas (familias para arriba) se corre el riesgo de sobre estimar los valores obtenidos.

## 12. CONCLUSIONES

- La zona del Bajo de Pasacaballos en la época de muestreo, indicó que es una zona con importancia reproductiva para la especie y hembras preñadas; sin embargo, se recomienda realizar un estudio a mayor escala temporal, con el fin de evaluar su importancia a lo largo del año.
- *Urotrygon* sp.1 presentó segregación sexual, con un leve aporte de hembras, sugiriendo un posible particionamiento de recursos en esta zona.
- Las diferencias significativas halladas en la relación talla-peso entre sexos estaría reflejando la necesidad de las hembras de alcanzar mayores tallas para albergar los embriones.
- La composición del sistema reproductor de las hembras, refleja la gran variabilidad que se puede presentar en las diferentes estructuras reproductivas, entre las diferentes especies de rayas.
- *Urotrygon* sp.1 es una especie de nivel trófico intermedio, con preferencias alimentarias similares a la de varias especies reportadas para el Pacífico colombiano, hecho que estaría reflejando la importancia de la fauna de crustáceos para muchas de las poblaciones de batoideos esta zona.
- La variación de las preferencias alimentarias encontrada entre sexos y tallas, podría estar indicando una posible partición de recursos.
- Los análisis dietarios son muy sensibles al número de presas y a su nivel de identificación, por lo que se debe ser muy cuidadoso en el análisis de los resultados obtenidos y en las conclusiones a realizar.

### 13. BIBLIOGRAFÍA

- **Abilhoa V, Bornatowski H, Oliveira MF.** 2007. Some information on reproduction and embryonic development of the lesser guitarfish *Zapteryx brevirostris* in Southern Brazil. *Acta Adriatica*, 48:185–190.
- **Aceró P, Grijalba-Bendeck M, Moreno F, Acevedo K, González E.** 2008. Histología comparada del sistema reproductivo de cuatro especies de rayas caribeñas (Chondrichthyes: Batoidea). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 32:581-596.
- **Alcock A.** 1892. On the utero-gestation in *Trygon bleekeri*. *Annals and Magazine of Natural History*, 9:417–427.
- **Allen GR, Robertson RD.** 1994. *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. University of Hawaii Press. Honolulu, Hawaii.
- **Allen GR, Robertson RD.** 1998. *Peces del Pacífico oriental tropical*. Conabio. Ciudad de México.
- **Almeida ZS, Nuñez JS, Costa CL.** 2000. Presencia de *Urotrygon microphthalmum* (Elasmobranchii: Urolophidae) en aguas bajas de Maranhão y notas sobre su biología. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 29:67-72.
- **Amezcuá F, Soto C, Green Y.** 2006. Age, growth, and mortality of the spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* from the southeastern Gulf of California. *Fisheries Research*, 77:293-300.

- **Amoroso EC.** 1960. Viviparity in fishes. Symposia of the Zoological Society of London, 1:153–180.
- **Babel JS.** 1967. Reproduction, life history and ecology of the round stingray *Urolophus halleri* (Cooper, 1863). *Fish-B NOAA*, 137:104
- **Baeck GW, Park CI, Choi HC, Huh CH, Park JM.** 2011. Feeding habits of ocellate spot skate, *Okamejei kenojei* (Müller and Henle, 1841), in coastal waters of Taean, Korea. *Journal of Applied Ichthyology*, 27:1079–1085.
- **Barbini S.** 2006. Hábitos alimentarios y selectividad de hábitat de la guitarra chica, *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae), en el ecosistema costero bonaerense y uruguayo. Universidad Nacional de Mar del Plata. Tesis de Grado en Licenciatura en Ciencias Biológicas. Mar del plata, Argentina.
- **Barbini SA, Lucifora LO.** 2011. Feeding habits of the Rio Skate, *Rioraja agassizi* (Chondrichthyes, Rajidae), from off Uruguay and north Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91:1175-1184.
- **Barbini SA, Scenna LB, Figueroa DE, Cousseau MB, De Astarloa JMD.** 2010. Feeding habits of the Magellan skate: Effects of sex, maturity stage, and body size on diet. *Hydrobiología*, 641:275-286.
- **Barbini SA, Lucifora LO, Hozbor NM.** 2011. Feeding ecology and habitat selectivity of the *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae) off north Argentina and Uruguay. *Marine Biology Research*, 7:365-377.

- **Belleggia M, Mabragaña E, Figueroa DE, Scenna LB, Barbini SA, Díaz de Astarloa JM.** 2008. Hábitos alimentarios de la raya de cola corta, *Bathyraja brachyurops* (Chondrichthyes, Rajidae), en el Atlántico Sudoccidental. *Scientia Marina*, 72:701-710.
- **Bizzarro JJ, Robinson HJ, Rinewalt CS, Ebert Da.** 2007. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, United States of America. *Environmental Biology of Fishes*, 80:197-220.
- **Blanco-Parra M, Márquez-Farías JF, Galván-Magaña F.** 2009. Reproductive biology of the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata*, from the Gulf of California, México. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89:1655-1662.
- **Blanco-Parra MP, Galván-Magaña F, Márquez-Farías JF, Niño-Torres CA.** 2011. Feeding ecology and trophic level of the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata*, inferred from stable isotopes and stomach contents analysis. *Environmental Biology of Fishes*, 4 June:1-13.
- **Bonfil R.** 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper*, 341:1-119.
- **Bornatowski H, Abilhoa V, Freitas MO.** 2005. Alimentação *Zapteryx brevirostris* na Bahía de Ubatuba-Ensenada, São Francisco do sul, Santa Catarina, Brasil. *Estudos de Biologia*, 27:31-36.
- **Braccini JM, Chiaramonte GE.** 2002. Biología de la raya *Psammobatis extenta*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75:179-188.

- **Braccini JM, Perez JE.** 2005. Pp. 449-470. *En:* Carrier JF, Musik JA, Heithaus M (eds.). *Biology of sharks and their relatives*. CRC press. United States of America.
- **Braccini JM, Gillanders BM, Walker TI.** 2006. Hierarchical approach to the assessment of fishing effects on non-target chondrichthyans: case study of *Squalus megalops* in south-eastern Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63:2456–2466.
- **Brickle P, Laptikhovsky V, Pompert J, Bishop A.** 2003. Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajids species on the Falkland Islands shelf. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83:1119-1125.
- **Bruno C, Cousseau MB, Bremec C.** 2000. Contribution of the polychaetes annelids to the diet of *Cheilodactylus bergi* (Pisces, Cheilodactylidae) in Argentina. *Bulletin of Marine Science*, 67:277-286.
- **Bulman C, Althaus F, He X, Bax NJ, Williams A.** 2001. Diets and trophic guilds of demersal fishes of the south-eastern Australian shelf. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 52:537–548.
- **Butler RA.** 2009. Fish species in Peru-Galápagos Waters. <[http://fish.mongabay.com/data/ecosystems/saltwater\\_Peru:galapagos.htm](http://fish.mongabay.com/data/ecosystems/saltwater_Peru:galapagos.htm)> . Fecha de consulta: 10 de Septiembre de 2011.
- **Capapé C, Zaouali J.** 1994. Distribution and reproductive biology of the blackchin guitarfish, *Rhinobatos cemiculus* (Pisces: Rhinobatidae), in Tunisian waters (central Mediterranean). *Australian Journal of Marine Freshwater Research*, 45:551-561.

- **Carrier J, Musick J, Heithaus M.** 2004. *Biology of sharks and their relatives*. CRC press. United States of America.
- **Casey JM, Myers RA.** 1998. Near extinction of a large, widely distributed fish. *Science*, 281:690-692.
- **Castillo LF.** 1998. Fluctuación poblacional (composición y abundancia) de la ictiofauna acompañante del camarón de aguas someras en el Golfo de Tortugas, Pacífico colombiano. Tesis de Grado. Facultad de Ciencias, Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- **Castro JI.** 1987. The importance of sharks in marine biological communities an overview. Pp. 11-17. *En: Cook S. (eds.). Sharks: An inquiry into biology, behavior, fisheries, and use.* Oregon State University Extension Service. Corvallis.
- **Chatchavalvanich K, Visuttipat R.** 1997. Gross and microscopic structure of the female reproductive system in the whip-tail stingray *Dasyatis bleekeri*. *Thammasat International Journal of Science and Technology*, 2:47-55.
- **Chen S, Watanabe S.** 1989. Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics. *Nippon Suisan Gakkaishi/Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 55:205-208.
- **Collins AB, Heupel MR, Hueter RE, Motta PJ.** 2007. ¿Hard prey specialists or opportunistic generalists? An examination of the diet of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. *Marine and Freshwater Research*, 58:135.

- **Colwell RK, Futuyma DJ.** 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52:567–576.
- **Colwell RK.** 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- **Compagno LJV.** 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes*, 28:33-75.
- **Compagno LJV.** 1999. Systematics and body form. Pp. 1-42. *En: Hamlett WC (ed.). Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes.* John Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- **Compagno LJV.** 2005. Checklist of living Chondrichthyes. Pp. 509-548. *En: Hamlett WC (ed.). Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes. Sharks, Batoids and Chimaeras.* Enfield Science Press.
- **Conrath CL.** 2005. Nursery delineation, movement patterns, and migration of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in the Eastern Shore of the Virginia coastal bays and lagoons. Ph.D. Dissertation. College of William and Mary, Williamsburg, Virginia.
- **Cortés E.** 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54:726-738.
- **Cortés E.** 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*, 56:707-717.

- **Cortés E.** 2000. Life History patterns and correlations in sharks. *Review Fishery Science*, 8:229-344.
- **Cortés E.** 2004. Life history patterns, demography and population dynamics. Pp. 449-470 *En: Carrier JF, Musik JA, Heithaus M (eds.). Biology of sharks and their relatives.* CRC press. United States of America.
- **Dambacher JM, Young J W, Olson R J, Allain V, Galván-Magaña F, Lansdell MJ, Bocanegra-Castillo N, Alatorre-Ramírez V, Cooper SP, Duffy LM.** 2010. Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: A graph-theoretic approach. *Progress in Oceanography*, 86:152–165.
- **Davenport SR, Bax NJ.** 2002. A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59:514–530.
- **De La Cruz Agüero J, Martínez MA, Gómez VMC, De la Cruz-Agüero G.** 1997 *Catálogo de los peces marinos de Baja California Sur.* Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- **Díaz J, Gómez D.** 2000. Programa nacional de investigación en biodiversidad marina y costera. PNIBM, INVEMAR; FONADE, MMA. Santa Marta, Colombia.
- **Dodd JM.** 1983. Reproduction in cartilaginous fishes (Chondrichthyes). Pp. 31-95. *En: Hoar WS, Randall DJ, Donaldson EM (eds.). Fish physiology.* Academic Press. New York.

- **Dolgov AV.** 2005. Feeding and food consumption by the Barents Sea skates. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, V35, art 34.
- **Ebert DA, Cowley PD.** 2003. Diet, feeding behavior and habitat utilization of the blue stingray *Dasyatis chrysonata* (Smith, 1828) in South African waters. *Marine and Freshwater Research*, 54:957-965.
- **Ebert DA, Bizarro J.** 2007. Standardized diet compositions and trophic level of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes*, 80:221-237.
- **Ebert DA, Compagno LJV, Cowley PD.** 2008. Aspects of the reproductive biology of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) from southern Africa. *ICES Journal of Marine Science*, 65:81–102.
- **Ellis JR, Pawson MG, Shackley SE.** 1996. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 76:89-106.
- **Ellis JK, Musick JA.** 2007. Ontogenetic changes in the diet of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in lower Chesapeake Bay and Virginia (USA) coastal waters. *Environmental Biology of Fishes*, 80:51-67.
- **Engel KB, Callard GV.** 2005. The testis and spermatogenesis. Pp. 171-200. *En: Hamlett WC (ed.). Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras.* Science Publishers, Enfield, NH, USA.

- **Estalles M, Perez Comesaña JE, Tamini LL, Chiaramonte GE.** 2008. Reproductive biology of the skate, *Rioraja agassizii* (Müller and Henle, 1841), off Puerto Quequén, Argentina. *Journal of Applied Ichthyology*, 25:60-65.
- **Evans S.** 1983. Production, predation and food niche segregation in a marine shallow soft-bottom community. *Marine Ecology Progress Series*, 10:147-157.
- **Fahy DP, Spieler RE, Hamlett WC.** 2007. Preliminary observations on the reproductive cycle and uterine fecundity of the yellow stingray, *Urobatis Jamaicensis* (Elasmobranchii :Myliobatiformes: Urolophidae) in southeast Florida, United States of America. *The Raffles Bulletin of Zoology, Supplement*, 14:131-139.
- **FAO.** 2000. *Fisheries Management: Conservation and Management of Sharks*. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries (Supplement 1).
- **Farias I, Figueiredo I, Moura T, Gordo LS, Neves A, Serra-Pereira B.** 2006. Diet comparison of four ray species *Raja clavata*, *Raja brachyura*, *Raja montagui* and *Leucoraja naevus* caught along the Portuguese continental shelf. *Aquatic Living Resources*, 19:105-114.
- **Ferry LA, Cailliet GM.** 1996. ¿Sample size and data: are we characterizing and comparing diet properly?. Pp. 71-80. *En: Makinlay D, Shearer K (eds.). Feeding ecology and nutrition in fish*. Proceedings of the symposium on the feeding ecology and nutrition in fish, international congress on the biology of fishes. San Francisco. American Fisheries Society.

- **Fischer W, Krupp F, Schneider W, Sommer C, Carpenter KE, Niem VH.** 1995 *Guía para la identificación de especies para los fines de la pesca, Pacífico Centro Oriental*. Vol. II Vertebrados. FAO, Roma, 647-1200.
- **Fitz ES, Daiber FC.** 1963. An introduction to the biology of *Raja eglanteria* (Bosc, 1802) and *Raja erinacea* (Mitchill, 1825) as they occur in Delaware Bay. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*, 18:69–96.
- **Flores-Ortega JR, Godínez-Domínguez E, González-Sansón G, Rojo-Vázquez JA, Corgos A, Morales-Jáuregui MY.** 2011. Hábitos alimentarios de tres especies de raya (Rajiformes: Urotrygonidae) en el Pacífico central mexicano. *Ciencias Marinas*, 37:279–292.
- **Fratini L.** 1953. Osservazioni sulla spermatogenesis di *Scyliorhinus canicula*. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 24:201-216.
- **Frisk MG, Miller TJ, Fogarty MJ.** 2001. Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 58:969-981.
- **Frisk MG, Miller TJ, Dulvy NK.** 2005. Life histories and vulnerability to exploitation of elasmobranchs: inferences from elasticity, perturbation and phylogenetic analyses. *Journal of the Northwest Atlantic Fishery Science*, 35:27-45.
- **Frisk MG.** 2010. Life History Strategies of Batoids. Pp. 283-318. *En: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds.). Sharks and their relatives II: Physiological Adaptations, Behavior, Ecology, Conservation and Management*. CRC Press. Boca Ratón.

- **Fyson J.** 1982. Proyectos de embarcaciones pesqueras: Arrastreros pequeños. FAO. *Documento Técnico de Pesca*, N ° 188.
- **Gasalla MA, Rossi-Wongtschowski CLDB.** 2004. Contribution of ecosystem analysis to investigating the effects of changes in fishing strategies in the South Brazil Bight coastal ecosystem. *Ecological Modelling*, 172:283-306.
- **Girard M, DU Buit MH .**1999. Reproductive biology of two deep-water sharks from the British Isles, *Centroscymnus coelolepis* and *Centrophorus squamosus* (Chondrichthyes:Squalidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79:923-931.
- **Glynn PW, Prah H, Guhl F.** 1982. Coral reefs of Gorgona Island, with special reference to corallivores and their influence on community structure and reef development. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*, 12:185-214.
- **Gómez G, Guzmán R, Chacón R.** 2002. Algunos aspectos de la biología reproductiva y poblacional del torroto, *Genyatremus luteus*, (Bloch, 1797) (Pisces: Haemulidae) en el Golfo de Paria, Venezuela. *Zootecnia Tropical*, 20:223-234.
- **Gómez LS, Mejía-Falla PA.** 2008. Aspectos pesqueros de los batoideos capturados artesanalmente en las localidades de Juanchaco y la Bocana, Pacífico vallecaucano. En: Memorias del I Encuentro colombiano sobre condriictios. Bogotá, Colombia.
- **Gotelli NJ, Graves GR.** 1996. Null Models in Ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- **Gotelli NJ, Entsminger GL.** 2005. EcoSim. Null models software for ecology. Version 7.0. *Acquired Intelligence Inc. y Kesey-Bear.*
- **Gray AE, Mulligan TJ, Hannah RW.** 1997. Food habits, occurrence, and population structure of the bat ray, *Myliobatis californica*, in Humboldt Bay, California. *Environmental Biology of Fishes*, 49:227-238.
- **Guzmán AB.** 2006. Biología de la raya *Urotrygon nana* (Miyake and McEachran, 1988) (Myliobatidae: Urolophidae) durante el período de veda de camarón en el Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de Licenciatura en Biología Marina. Universidad del Mar, Oaxaca, México.
- **Guzmán AB.** 2010. Estudio del contenido estomacal de la raya *Urotrygon chilensis* (Günther, 1871) (Myliobatiformes: Urolophidae) en el golfo de Tehuantepec, México. Tesis de maestría. Instituto politécnico nacional. Centro interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional unidad Oaxaca, México.
- **Hamlett WC, Musick JA, Eulitt AM, Jarell RL, Kelly MA.** 1996. Ultrastructure of uterine trophonemata accommodation for uterolactation and gas exchange in the southern stingray, *Dasyatis americana*. *Canadian Journal of Zoology*, 74:1417-1430.
- **Hamlett WC.** 1999. Male reproductive system. Pp. 445-469. *En:* Hamlett WC (ed.). *Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes.* John Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- **Hamlett WC, Jezior M, Spieler R.** 1999. Ultrastructural analysis of folliculogenesis in the ovary in the yellow spotted stingray *Urolophus jamaicensis*. *Annals of Anatomy*, 181:159-172.

- **Hamlett WC, Koob TJ.**1999. Female reproductive system. Pp. 398-443. *En: Hamlett WC (ed.). Sharks, Skates and Rays: The biology of elasmobranchs fishes.* Enfield Science Press. Estados Unidos.
- **Hamlett WC, Kormanik G, Storrie M, Stevens B, Walker TI.** 2005. Chondrichthyan parity, lecithotrophy and matrotrophy. Pp. 395-434. *En: Hamlett WC (ed.). Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras.* Enfield, NH: Science Publishers.
- **Hazin FHV, Fischer AF, Broadhurst MK.** 2006. Notes on the reproduction of *Squalus megalops* off northeastern Brazil. *Fisheries Research*, 79:251–257.
- **Hemida F, Seridji R, Ennajar S, Bradaï MN, Guelorget O, Capapé C.** 2003. New observations on the reproductive biology of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1832) (Chondrichthyes: Dasyatidae) from the Mediterranean Sea. *Acta Adriatica*, 44:193-204.
- **Henningsen AD.** 2000. Notes on Reproduction in the Southern Stingray, *Dasyatis americana* (Chondrichthyes: Dasyatidae), in a captive environment. *Copeia*, 3:826-828.
- **Hleap JS.** 2010. Heredabilidad y potencial evolutivo en tres poblaciones de *Urotrygon rogersi* presentes en la costa central del Pacífico colombiano. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- **Hoar WS.** 1969. Reproduction. Pp. 1-72. *En: Hoar WS, Randall DJ (eds.). Fish physiology.* Academic Press. New York.

- **Holden MJ.** 1974. Problems in the Rational Exploitation of Elasmobranch Populations and Some Suggested Solutions. Pp. 117-137. *En: Harden Jones FR (eds). Sea fisheries research.* Logos Press. London.
- **Holden MJ.** 1975. The fecundity of *Raja clavata* in British waters. *Journal du Conseil International pour l' Exploration de la Mer*, 36:110–118.
- **Hyndes GA, Potter IC.** 1997. Age, growth and reproduction of *Sillago schomburgkii* in south Western Australia nearshore waters and comparison of life history styles of a suite of *Sillago* species. *Environmental Biology of Fishes*, 49:435-447.
- **Hyslop EJ.** 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17:411-429.
- **Jeziar MR, Hamlett WC.** 1994. Ultrastructure of the uterus and shell gland in the yellow spotted ray: A model for reproductive toxicology. Notre Dame Undergraduate Research Symposium, University of Notre Dame, Notre Dame, Indiana. *Notre Dame Science Quarterly*, 23:9-11.
- **Joung Shoou-Jeng, Che-Tsung Chen.** 1995. Reproduction in the sand bar, *Carcharhinus plumbeus*, in the waters off Northeastern Taiwan. *Copeia*, 3:659-665.
- **Kajiura SM, Sebastian AP, Tricas TC.** 2000. Dermal bite wounds as indicators of reproductive seasonality and behaviour in the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*. *Advances*, 58:23-31.
- **Kamura S, Hashimoto H.** 2004. The food habits of four species of triakid sharks, *Triakis scyllium*, *Hemitriakis japonica*, *Mustelus griseus* and

*Mustelus manazo*, in the central Seto Inland Sea, Japan. *Fisheries Science*, 70:1019–1035.

- **Keast A.** 1977. Diet overlaps and feeding relationships between the year classes in the yellow perch *Perca flavensces*. *Environmental Biology of Fishes*, 2:53-70.
- **Koen-Alonso M, Crespo EA, Garcia NA, Pedraza SN, Mariotti PA, Veron-Vera B, Mora NJ.** 2001. Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces:Rajidae) off Patagonia, Argentina. *ICES Journal of Marine Science*, 58:288-297.
- **Krebs CJ.** 1999. *Ecological methodology*. Second edition. Menlo Park California. Addison Wesley Longman.
- **Krebs CJ.** 2002. *Ecological methodology*. Second edition. Version 6.1. Department of Zoology, University of British Columbia. CD-ROM.
- **Kume G, Furumitsu K, Tanaka S, Yamaguchi A.** 2009. Reproductive biology of the guitarfish *Rhinobatos hynnicephalus* (Batoidea: Rhinobatidae) in Ariake Bay, Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 85:289-298.
- **Kyne PM, Bennett MB.** 2002. Diet of the eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata* (Shaw and Nodder, 1794), from Moreton Bay, Queensland, Australia. *Marine and Freshwater Resources*, 53:679-686.
- **Lagler KF, Bardach JE, Miller RR, May-Passino DR.** 1984. *Ictiología*. Primera edición en español. Agt editor. México.

- **Lemaitre R, Álvarez LR.** 1992. Crustáceos decápodos del Pacífico colombiano: lista de especies y consideraciones zoogeográficas. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras INVEMAR*, 21:33-76.
- **Liu, Kwang-Ming, Che-Tsung Chen, Tai-Hsiang Liao, Shoou-Jeng Joung.** 1999. Age, growth, and reproduction of the pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus* in the Northwestern. *Copeia*, 1:68-71.
- **Lobato C, Da Silva Z.** 2003. Hábito alimentar de *Urotrygon microphthalmum* Delsman, 1941 (Elasmobranchii, Urolophidae) em Tutoia Maranhão. *Boletín do laboratorio de Hidrobiología*, 16:47-54.
- **López J.** 2009. Biología de *Dasyatis longa* (Elasmobranchii: Dasyatidae) en la zona central del Pacífico colombiano. Tesis de pregrado. Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- **Lowe CJ, Wetherbee BM, Crow GL, Tester AL.** 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behaviour of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes*, 47:203–211.
- **Lucifora LO, Valero JL, Bremec CS, Lasta ML.** 2000. Feeding habits and prey selection by the skate *Dipturus chilensis* (Elasmobranchii: Rajidae) from the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80:953-954.
- **Lucifora LO.** 2003. Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Mar de Plata. Argentina.

- **Lutton BV, George J St, Murrin CR, Fileti LA, Callard IP.** 2005. The elasmobranch ovary. Pp. 237-281. *En*: Hamlett WC (ed.). *Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes: Sharks, batoids and chimaeras*. Science Publishers, Enfield, NH, USA.
- **Mabragaña E, Lucifora LO, Massa AM.** 2002: The reproductive ecology and abundance of *Sympterygia bonapartii* endemic to the south-west Atlantic *Journal Fish Biology*, 60:951–967.
- **Mabragaña E, Cousseau MB.** 2004. Reproductive biology of two sympatric skates in the south-west Atlantic: *Psammobatis rudis* and *Psammobatis normani*. *Journal of Fish Biology*, 65:559–573.
- **Mabragaña E, Giberto D, Bremec C.** 2005. Feeding ecology of *Bathyraja macloviana* (Rajiformes: Arhynchobatidae): a polychaete-feeding skate from the South-west Atlantic. *Scientia Marina*, 69:405-413.
- **Mabragaña E, Giberto DA.** 2007. Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* (McEachran, 1983) and the smallthorn sand skate *Psammobatis rudis* (Günther, 1870) (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 64:1017–1027.
- **Macpherson E.** 1979. Ecological overlap between macrourids in the Western Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 53:149–159.
- **Macpherson E.** 1981. Resource partitioning in a Mediterranean demersal fish community. *Marine Ecology Progress Series*, 4:183-193.

- **Main KL.** 1985. The influence of prey identity and size on selection of prey for two marine fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 88:145-152.
- **Márquez-Farías JF.** 2007 .Reproductive biology of shovelnose guitarfish *Rhinobatos productus* from the eastern Gulf of California México. *Marine Biology*, 151:1445-1454.
- **Marshall LJ, White WT, Potter IC.** 2007. Reproductive biology and diet of the southern fiddler ray, *Trygonorrhina fasciata* (Batoidea: Rhinobatidae), an important trawl bycatch species. *Marine and Freshwater Research*, 58:104-115.
- **Marshall AD, Kyne PM, Bennett MB.** 2008. Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranchs *Trygonoptera testacea* (Muller and Henle) and *Urolophus kapalensis* (Yearsley and Last): evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning. *Journal of Fish Biology*, 72:883–898.
- **Martin LK, Cailliet GM.** 1988. Aspects of the reproduction of the bat ray, *Myliobatis californica* in central California. *Copeia*, 3:754-762.
- **McDonald J, Green R.** 1986. Food resource utilization of five species of benthic fish in Passamaquoddy Bay, New Brunswick. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43:1534-1546.
- **McEachran JD, Boeschand DF, Musick JA.** 1976. Food division within two sympatric species-pairs of skates. *Marine Biology*, 35:301-317.

- **McEachran JD, Di Sciara N.** 1995. Peces Batoideos. Pp. 746-792. *En:* Fischer W, Krupp F, Schneider W, Sommer C, Carpenter KE, Niem VH (eds.). *Guía para la identificación de especies para los fines de la pesca, Pacífico Centro Oriental.* FAO. Roma.
- **McEachran JD, Aschliman N.** 2004. Phylogeny of Batoidea. Pp. 115-135. *En:* Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds.). *Biology of sharks and their relatives.* CRC Press. Boca Ratón, Florida.
- **Mejía-Mercado BE.** 2006. Aspectos taxonómicos y biológicos de las rayas espinosas del género *Urotrygon* en el Pacífico vallecaucano, Colombia. Tesis de pregrado. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá, Colombia.
- **Mejía-Falla PA, Navia AF, Giraldo A.** 2006. Notas biológicas de la raya ocelada *Zapteryx xyster* en la zona central de pesca del Pacífico colombiano. *Investigaciones Marinas*, 34:181-185.
- **Mejía-Falla PA, Navia AF, Mejía-Ladino LM, Acero AP, Rubio EA.** 2007. Tiburones y rayas de Colombia (Pisces Elasmobranchii): lista actualizada, revisada y comentada. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 36:111-149.
- **Mejía-Falla, PA, Navia AF.** 2008. Aspectos reproductivos y de crecimiento de la raya espinosa *Urotrygon aspidura* en el Pacífico Vallecaucano. *En:* Memorias del I Encuentro colombiano sobre condriictios. Bogotá, Colombia.
- **Mellinger J.** 1965. Studies de la spermatogenese chez *Scyliorhinus caniculus* (L). Description donnees histochimiques, variations normales et experimental. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 67:653-673.

- **Mellinger J.** 1989. Reproduction et développement des Chondrichthyens (Reproduction and development of Chondrichthyan fishes). *Océanis*, 15:283-303.
- **Morato T, Solá E, Grós MP, Menezes G.** 2003. Diets of thornback ray *Raja clavata* and tope shark *Galeorhinus galeus* in the bottom longline fishery of the Azores, northeastern Atlantic. *Fishery Bulletin*, 101:590-602.
- **Moreno F, Acevedo K, Grijalba-bendeck M, Polo Silva C, Acero A P.** 2009. Espectro trófico de la raya eléctrica *Narcine bancroftii* (Griffith y Smith 1834) (Elasmobranchii, Narcinidae) en playa Salguero, Santa Marta, Caribe Colombiano. *Pan-American Journal of Aquatic Science*, 4:413-422.
- **Moreno F, Acevedo K, Grijalba Bendeck M, Acero A, Paramo J.** 2010. Reproducción de la raya eléctrica *Narcine bancroftii* (Torpediniformes: Narcinidae) en Santa Marta, Caribe colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38:27-36.
- **Moura T, Figueiredo I, Farias I, Serra-Pereira B, Neves A, Borges MF, Gordo LS.** 2008. Ontogenetic dietary shift and feeding strategy of *Raja undulata* (Lacepède, 1802) (Chondrichthyes: Rajidae) on the Portuguese continental shelf. *Scientia Marina*, 72:311-318.
- **Mull CG, Lowe CG, Young KA.** 2008. Photoperiod and water temperature regulation of seasonal reproduction in male round stingrays *Urobatis halleri*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 151:717–725.
- **Musick JA.** 1999. Ecology and conservation of long-lived marine animals. Pp. 1-10. En: Musick JA (eds.). *Life in the Slow Lane: Ecology and*

*Conservation of Long-Lived Marine Animals, symposium 23. American Fisheries Society, Bethesda, MD.*

- **Muto EY, Soares LSH, Gotein R.** 2001. Food resource utilization of the skates *Rioraja agassizii* (Muller y Henle, 1841) and *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) on the continental shelf off Ubatuba, south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biología*, 61:217-238.
- **Myers RA, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP, Peterson CH.** 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, 315:1846–1850.
- **Navia AF.** 2002. Aspectos de la biología de los elasmobranquios capturados como fauna acompañante del camarón en aguas someras del Pacífico colombiano. Tesis de Grado. Facultad de Ciencias, Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- **Navia AF, Mejía-Falla PA, Giraldo A.** 2007. Feeding ecology of elasmobranchs fishes captured in the central fishing zone of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecology*, 7:8.
- **Navia AF.** 2009. Hábitos alimentarios, relaciones tróficas y función ecológica de *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: batoidea) de la zona central del océano Pacífico colombiano. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- **Navia AF, Cortés E, Mejía-Falla PA.** 2010. Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: the Gulf of Tortugas food web, Colombian pacific ocean, as a case study. *Ecological Modelling*, 221:2918-2926.

- **Navia AF, Torres A, Mejía-Falla PA, Giraldo A.** 2011. Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects in the feeding ecology of *Urotrygon rogersi* in the Colombian Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology*, 78:1213–122.
- **Oddone MC, Amorin AF, Mancini PL, Norbis W, Velasco G.** 2007. The reproductive biology and cycle of *Rioraja agassizi* (Müller and Henle, 1841) (Chondrichthyes: Rajidae) in southeastern Brazil, SW Atlantic Ocean. *Scientia Marina*, 71:593-604.
- **Ordoñez J.** 2004. Aspectos reproductivos y alimenticios de la raya pinta *Urotrygon chilensis* (Günther, 1871) (Pisces: Urolophidae) en el Pacífico central mexicano. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. México.
- **Orlov AM.** 1998. The diet and feeding habits of some Deep-Water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the Northern Kuril Islands southeastern Kamchatka. *Alaska Fisheries Research Bulletin*, 5:1-17.
- **Orlov AM.** 2003. Diets, feeding habits, and trophic relations of six deep-benthic skates (Rajidae) in the western Bering Sea. *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*, 7:45-60.
- **Pauly D.** 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. FAO. *Documento técnico de pesca 234*, Roma.
- **Pauly D.** 1984. Fish population dynamics in tropical water. *A manual for use with programable calculators International Center for Living Aquatic Resource Management*. ICLARM, Manila.

- **Payán LF, Navia AF, Rubio EA, Mejía-Falla PA.** 2011. Biología de la raya guitarra *Rhinobatos leucorhynchus* (Günther, 1867) (Rajiformes: Rhinobatidae) en el Pacífico colombiano. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39:286-296.
- **Pedersen SA.** 1995. Feeding habits of starry ray (*Raja radiata*) in West Greenland waters. *ICES Journal of Marine Science*, 52:43-53.
- **Peterson I, Wroblewski JS.** 1984. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41:1117-1120.
- **Piercy A, Gelsleichter J, Snelson FF Jr.** 2004. Morphological and histological changes in the genital ducts of the male Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*, during the seasonal reproductive cycle. *Fish Physiology and Biochemistry*, 29:23-35.
- **Pinheiro DV, Vaske JrT, Hazin FH, Lessa RP, Travassos PE, Travassos M T, Martins TB.** 2009. Stomach contents of the pelagic stingray (*Pteroplatytrygon violacea*) (Elasmobranchii: Dasyatidae) from the tropical atlantic. *Brazilian Journal of Oceanography*, 57:339-343.
- **Pinkas LM, Oliphant S, Inverson ILK.** 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *California Fish and Game*, 152:1-105.
- **Platell ME, Potter IC, Clarke KR.** 1998. Resource partitioning by four species of elasmobranchs (Batoidea: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. *Marine Biology*, 131:719-734.

- **Platell ME, Potter IC.** 1999. Partitioning of habitat and prey by abundant and similar-sized species of the *Triglidae* and *Pempheridae* (Teleostei) in coastal waters. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 48:235–25.
- **Platell ME, Potter IC.** 2001. Partitioning of food resources amongst 18 abundant benthic carnivorous fish species in marine waters on the lower west coast of Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 261:31-54.
- **Polo-Silva C, Grijalba-Bendeck M.** 2008. Espectro trófico de la raya guitarra *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) (Elasmobranchii: Rhinobatidae) en Santa Marta, Caribe Colombia. *Revista Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 169:21-33.
- **Pratt HL.** 1979. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. U.S. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service*, 77:445-470.
- **Pratt HL Jr.** 1988. Elasmobranch gonad structure: a description and survey. *Copeia*, 3:719-729.
- **Pratt HL, Carrier JC.** 2005. Elasmobranch courtship and mating behavior. *En: Hamlett WC (ed.). Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes.* Science publishers Inc. India.
- **Quiñonez AM.** 2011. Estandarización de las condiciones de PCR para la amplificación de citocromo oxidasa C, subunidad I (COI) y evaluación de su contenido informativo en dos poblaciones de *Urotrygon aspidura* del pacífico vallecaucano. Tesis de pregrado. Universidad del Valle. Cali, Colombia.

- **Richards SW, Merriman D, Daiber LH.** 1963. Studies on the marine resources of southern New England. 9. The biology of the little skate, *Raja erinacea*. *The Bingham Oceanographic Collection*, 18:5–65.
- **Rincón G, Vaske Junior T, Vooren CM.** 2008. Stomach contents and notes on the reproduction of the Onefin Skate *Gurgesiella dorsalis* (Chondrichthyes: Rajidae) off Southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 6:689-692.
- **Rinewalt CS, Ebert DA, Cailliet G.** 2007. Food habits of the sandpaper skate, *Bathyraja kincaidii* (Garman, 1908) off central California: seasonal variation in diet linked to oceanographic conditions. *Environmental Biology of Fishes*, 80:147-163.
- **Robinson HJ, Cailliet GM, Ebert DA.** 2007. Food habits of the longnose skate, *Raja rhina* (Jordan and Gilbert, 1880), in central California waters. *Environmental Biology of Fishes*, 80:165–179.
- **Rubio-Lozano MS.** 2009. Aspectos reproductivos de la raya *Urotrygon chilensis* (Gunther, 1871) en las costas de Sinaloa, México. Tesis de pregrado. Universidad autónoma de México. Facultad de ciencias. México.
- **Ruocco NL, Lucifora LO, Díaz de Astarloa JM, Bremec C.** 2009. Diet of the white-dotted skate, *Bathyraja albomaculata*, in waters of Argentina. *Journal of Applied Ichthyology*, 25:94–97.
- **Saborido F, Junquera S.** 2001. Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos. Curso doutoramento do bienio 2001–2003. Universidade de Vigo.

- **Sampson L, Galván-Magana F, DE Silva-Daávila R, Aguíniga-García S, O'sullivan JB.** 2010. Diet and trophic position of the devil rays *Mobula thurstoni* and *Mobula japanica* as inferred from stable isotope analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90:969-97.
- **San Martin MJ, Braccini MJ, Tamini LL, Chiaramonte GE, Pérez J.** 2007. Temporal and sexual effects in the feeding ecology of the marbled sand skate *Psammobatis bergi* Marini, 1932. *Marine Biology*, 151:505–513.
- **Scenna LB, García de la Rosa SB, Díaz de Astarloa JM.** 2006. Trophic ecology of the Patagonian skate, *Bathyraja macloviana*, on the Argentine continental shelf. *ICES Journal of Marine Science*, 63:867-874.
- **Sea around us project.** 2006. Marine trophic index in lme: pacific central-american coastal.
- **Sea around us project.** 2004. Marine Trophic Index for Egypt.
- **Seck AA, Diatta Y, Diop M, Guélorget O, Reynaud C, Capapé C.** 2004. Observations on the reproductive biology of the blackchin *Rhinobatos cemiculus* (Saint-Hilaire, 1817) (Chondrichthyes, Rhinobatidae) from the coast of Senegal (Eastern Tropical Atlantic). *Scientia Gerundenses*, 27:19-30.
- **Serrano A, Velasco F, Olaso I, Sanchez F.** 2003. Macrobenthic crustaceans in the diet of demersal fish in the Bay of Biscay in relation to abundance in the environment. *Sarsia*, 88:36-48.

- **Shibuya A, Souza R, Soares MC.** 2005. Note on the diet of the guitarfish *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1972) (Elasmobranchii: Rhinobatidae) from the coast of Paraíba, Brazil. *Acta Biologica Leopoldensia*, 27: 63-64.
- **Skjaeraasen JE, Bergstad OA.** 2000. Distribution and feeding ecology of *Raja radiata* in the northeastern North Sea and Skagerrak (Norwegian Deep). *ICES Journal of Marine Science*, 57:1249-1260.
- **Smale MJ, Cowley PD.** 1992. The feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the Cape South Coast, South Africa. *South African Journal of Marine Science*, 12:823–834.
- **Smith JW, Merriner JV.** 1985. Food habits and feeding ecology of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the lower Chesapeake Bay. *Estuaries*, 8:305-310.
- **Smith WD, Cailliet GM, Melendez EM.** 2007. Maturity and growth characteristics of a commercially exploited stingray, *Dasyatis dipterura*. *Marine and Freshwater Research*, 58:54-66.
- **Smith WD, Bizarro JJ, Cailliet GM.** 2009. The artisanal elasmobranchs fishery on the east coast of Baja California, México: characteristics and management considerations. *Ciencias Marinas*, 35:209-236.
- **Snelson FF Jr, Williams-Hooper SE, Schmid TH.** 1988. Reproduction and ecology of the atlantic stingray, *Dasyatis sabina*, in Florida Coastal Lagoons, *Copeia*, 3:729-739.

- **Snelson FF Jr, Williams-Hooper SE, Schmid TH.** 1989. Biology of the bluntnose stingray, *Dasyatis sayi*, in Florida Coastal Lagoons. *Bulletin of Marine Science*, 45:15-25.
- **Snelson FF, Rasmussen LEL, Johnson MR, Hess DL.** 1997. Serum concentrations of steroid hormones during reproduction in the Atlantic stingray, *Dasyatis sabina*. *General and Comparative Endocrinology*, 108:67–79.
- **Soler M.** 2006. Técnicas para la observación y conteo de bandas vertebrales y estimación de edad y crecimiento de la raya guitarra *Rhinobatos leucorhynchus* (PISCES: ELASMOBRANCHII). Tesis de Pregrado. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias. Cali, Colombia.
- **Stevens JD, Wayte SE** 1999. A review of Australia's pelagic shark resources. Final Report to the Fisheries Research and Development Corporation for Project 98/107.
- **Stevens JD, Bonfil R, Dulvy NK, Walker P A.** 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57:476–494.
- **Stillwell CE, Kohler NE.** 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the short mako *Isurus oxyrinchus* in the northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 39:407-41.
- **Talent LG.** 1976. Food habits of the leopard shark, *Triakis semifasciata*, in Elkhorn Slough, Monterey Bay, California. *California Fish and Game*, 62:286–298.

- **Tamelander T, Renaud PE, Hop H, Carroll ML, Ambrose WG, Hobson KA.** 2006. Trophic relationships and pelagic-benthic coupling during summer in the Barents Sea marginal ice zone revealed by stable carbon and nitrogen isotope measurements. *Marine Ecology Progress Series*, 310:33-46.
- **Tellez LC, Vargas M, Grijalba-Bendeck.** 2006. Algunos aspectos biológicos de *Urotrygon venezuelae* (Schultz, 1949), (Elasmobranchii, Rajiformes, Urolophidae) capturada en Playa Salguero, Santa Marta, Caribe de Colombia (Abstract). Universidad de ciencias aplicadas y ambientales, Colombia.
- **Texeira RP.** 1982. Biologie et dynamique des populations de *Rhinobatos horkelli* (Muller and Henle, 1841) du plateau continental du rio grande du sul (brasil). These du doctorat de specialite en oceanografie. Universite de bretaigne occidentale. Francia.
- **Thorson TB, Langhammer JK, Oetinger MI.** 1983. Reproduction and development of the South American freshwater stingrays, *Potamotrygon circularis* and *Potamotrygon motoro*. *Environmental Biology of Fishes*, 9:3-24.
- **Torres A.** 2008. Hábitos alimentarios de la raya espinosa *Urotrygon rogersi* en el Pacífico Vallecaucano, Pacífico de Colombia. Tesis de pregrado. Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.
- **Torres KP.** 2010. Técnicas morfométricas aplicadas al estudio taxonómico de rayas espinosas americanas del género *Urotrygon* (Batoidea: Urotrygonidae), del Pacífico Centro-Sur Colombiano. Tesis de pregrado. Universidad del Valle. Cali, Colombia.

- **Treloar MA, Laurenson LJB.** 2006. Preliminary observations on the reproduction, growth and diet of *Urolophus cruciatus* (Lacepède, 1804) and *Urolophus expansus* (McCulloch, 1916) (Urolophidae) in Southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 117:341–347.
- **Treloar MA, Laurenson LJ, Stevens JD.** 2007. Dietary comparisons of six skate species (Rajidae) in south-eastern Australian waters. *Environmental Biology of Fishes*, 80:181-196.
- **Tresierra A, Culquichicon Z.** 1993. *Biología Pesquera*. Libertad, Trujillo, Perú.
- **Tricas TC, Maruska KP, Rasmussen LE.** 2000. Annual Cycles of Steroid hormone production, gonad development and reproductive behavior in the atlantic stingray. *General and Comparative Endocrinology*, 225:209-225.
- **Urban HJ.** 2000. *Métodos y conceptos de la ecología de poblaciones*. Universidad del Valle. Cali, Colombia.
- **Valadez-González C.** 2000. Hábitos alimentarios de las rayas (Chondrichthyes: Rajiformes) capturadas en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. Tesis de posgrado. Universidad de Colima, México.
- **Valadez-González C, Aguilar-palomino B, Hernández-Vásquez S.** 2000. Dieta de la raya *Narcine entemedor* en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Boletín Centro Investigaciones Biológicas*, 34:1-80.

- **Valadez-González C.** 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urotrygon asterias* en la costa de Jalisco y Colima, México. *Biología Pesquera*, 29:7-14.
- **Valadez-González C, Aguilar-palomino B, Hernández-Vásquez S.** 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urobatis halleri* (Cooper, 1863) (Chondrichthyes: Urolophidae) capturada en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Ciencias Marinas*, 27:91-104.
- **Valadez-González C.** 2007. Distribución, abundancia y alimentación de las rayas bentónicas de la costa de Jalisco y Colima, México. Tesis de posgrado. IPN-Cicimar, México.
- **Villavicencio-Garayzar CJ.** 1993. Biología reproductiva de *Rhinobatos productus* (Pisces: Rhinobatidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 41:777-782.
- **Villavicencio-Garayzar CJ, Hoffmann CD, Melendez EM.** 1994. Tamaño y reproducción de la raya *Dasyatis longus* (Pisces: Dasyatidae), en Baja Almejas, Baja California Sur, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 42:375-377.
- **Villavicencio-Garayzar CJ.** 1995. Distribución temporal y condición reproductiva de las rayas (Pisces: Batoidei), capturadas comercialmente en Bahía Almejas, B.C.S., México. *Revista de Investigaciones Científicas Serie Ciencias Marinas*, 6:1-12.
- **Volkoff H, Wourms JP, Amesbury E, Snelson FF, Carolina S.** 1999. Structure of the thyroid gland, serum thyroid hormones, and the

reproductive cycle of the atlantic stingray, *Dasyatis sabina*. *Journal of Experimental Zoology*, 516:505-516.

- **Walker PA, Hislop G.** 1998. ¿Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. *ICES Journal of Marine Science*, 55:392–402.
- **Weihls D, Keyes RS, Stalls DM.** 1981. Voluntary swimming speeds of two species of large carcharhinid sharks. *Copeia*, 1:219–222.
- **Wenner AM.** 1992. Sex ratio as function of size in marine crustacea. *The American Naturalist*, 136:321-351.
- **Wetherbee BM, Cortés E.** 2004. Food consumption and feeding habits. Pp 223-244. En: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds.). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Ratón, Estados Unidos.
- **White WT, Platell ME, Potter IC.** 2001. Relationship between reproductive biology and age composition and growth in *Urolophus lobatus* (Batoidea: Urolophidae). *Marine Biology*, 138:135-147.
- **White WT, Hall G, Potter C.** 2002. Reproductive biology and growth during pre- and postnatal life of *Trygonoptera personata* and *Trygonoptera mucosa* (Batoidea: Urolophidae). *Marine Biology*, 140:699-712.
- **White WT, Platell ME, Potter IC.** 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranchs in a subtropical embayment: implications for resource partitioning. *Marine Biology*, 144:439–448.

- **Winemiller KO, Pianka ER.** 1990. Organization and natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monograph*, 60:27-55.
- **Wourms JP.** 1977. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. *American Zoology*, 17:379-410.
- **Wourms JP.** 1981. Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. *Ibid*, 21:473-515.
- **Yang MS.** 2007. Food habits and diet overlap of seven skate species in the aleutian islands. *NOAA Technical Memorandum. Fisheries (Bethesda)*.
- **Yañez-Arancibia A, Amezcua-Linares F.** 1979. Ecología de *Urolophus jamaicensis* (CUVIER, 1816) en la laguna de términos, un sistema estuarino del sur del golfo de México. (Pisces: Urolophidae). *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, 6:123-136.
- **Yeon IJ, Hong SH, Cha HK, Kim ST.** 1999. Feeding habits of *Raja pulchra* in the Yellow Sea. *Bulletin of Korea Ocean Research and Development Institute*, 57:1–11.
- **Yick JL, Tracey SR, White RWG.** 2011. Niche overlap and trophic resource partitioning of two sympatric batoids co-inhabiting an estuarine system in southeast Australia. *Journal of Applied Ichthyology*, 27:1272-1277.
- **Zar JH.** 1999. *Biostatistical analysis*. 4th edition. Pearson Education. India.
- **Zares T, Rand A.** 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52:336-342.