

UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA



Biología trófica de especies de peces dominantes en
ecosistemas estuarinos del Golfo de México

T E S I S

Que para obtener el grado de:

Doctor en Ciencias Biológicas

P R E S E N T A :

Manuel Arnoldo Castillo Rivera

Julio 2001

UNIVERSIDAD AUTONOMA MEROPOLITANA



Casa abierta al tiempo

**Biología trófica de especies de peces dominantes en ecosistemas
estuarinos del Golfo de México**

TESIS

Que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Biológicas

PRESENTA

Manuel Arnoldo Castillo Rivera

Julio 2001

El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana está incluido en el Padrón de Posgrados de Excelencia de CONACYT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el Convenio PFP-20-93.

La presente investigación se llevó a cabo en el Laboratorio de Peces del Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. El apoyo financiero con el que se contó para su desarrollo derivó de los siguientes proyectos:

- "Estudio de los Peces de la Laguna de Pueblo Viejo, Veracruz". Proyecto de Investigación Externo. Dirección General de Investigación Científica y Superación Académica -DGICSA- de la Secretaría de Educación Pública -SEP-. Registro DGICSA No.: 900835. Bienio 1990-1991.
- "Estudio de los Peces de la Laguna de Pueblo Viejo, Veracruz". Proyecto de Investigación Externo. Dirección General de Investigación Científica y Superación Académica -DGICSA- de la Secretaría de Educación Pública -SEP-. Anexo de Ejecución No.: 91-01-09-002-778. Registro DGICSA No.: 911581. 1992.
- "Ciclos Nictemerales y Estacionales de la Ictiofauna de la Laguna de Pueblo Viejo, Veracruz." Proyecto de Investigación Interno, Universidad Autónoma Metropolitana. Bienio 1991-1992.
- "Estudio de los peces de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz". Proyecto de Investigación Interno, Universidad Autónoma Metropolitana. Convenio No. : 2115-30320. Bienio 1993-1994.
- "Biología de las especies dominantes de peces del sistema fluvio-lagunar del Pánuco-Tamesí". Proyecto de Investigación Interno, Universidad Autónoma Metropolitana. Bienio 1995-1996.
- "Diversidad de peces de las lagunas costeras de Pueblo Viejo y el Mango, Veracruz". Proyecto de Investigación Externo. Convenio No. FB341/H128/96, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. CONABIO. 1997.
- "Alimentación y reproducción de los peces dominantes del sistema Pánuco-Tamesí". Proyecto de Investigación Interno, Universidad Autónoma Metropolitana. Bienio 1997-1998.
- "Biología trófica de peces del Golfo de México". Proyecto de Investigación Interno, Universidad Autónoma Metropolitana. Bienio 1999-2000.

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las
Unidades Iztapalapa y Xochimilco aprobó la Tesis que presentó

Manuel Arnoldo Castillo Rivera

Julio del 2001

Comité Tutorial

	Nombre	Firma
Tutor	Dr. José Luis Arredondo Figueroa	_____
Asesor	Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte	_____
Asesor	Dr. José Alejandro Zavala Hurtado	_____
Sinodal	Dra. Ana Laura Ibáñez Aguirre	_____
Sinodal	Dra. Bertha Peña Mendoza	_____

Índice General

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Antecedentes	4
Objetivos	5
Materiales y Métodos	
Area estudio	6
Colecta de peces	8
Elenco sistemático	8
Biometría básica y definición de variables espacio-temporales	9
Análisis de la dieta	10
Análisis estadístico	12
Familia Clupeidae	
Resultados	17
Discusión	25
Familia Ariidae	
Resultados	31
Discusión	46
Familia Gerreidae	
Resultados	53
Discusión	70
Familia Sparidae	
Resultados	79
Discusión	93
Familia Sciaenidae	
Resultados	101
Discusión	118
Familia Batrachoididae	
Resultados	127
Discusión	137
Familia Paralichthyidae	
Resultados	141
Discusión	150
Estructura Trófica de la Comunidad	
Resultados y Discusión	155
Agradecimientos	182
Bibliografía	183
Publicaciones derivadas o relacionadas de la tesis	

RESUMEN

Considerando la ecomorfología, el reparto de recursos, la teoría de forrajeo óptimo y los niveles tróficos, como antecedentes teóricos, se estudió la biología trófica de 16 especies, *Brevoortia gunteri*, *Brevoortia patronus*, *Ariopsis felis*, *Bagre marinus*, *Cathorops melanopus*, *Diapterus auratus*, *Diapterus rhombeus*, *Eucinostomus melanopterus*, *Lagodon rhomboides*, *Archosargus probatocephalus*, *Bairdiella chrysoura*, *Bairdiella ronchus*, *Cynoscion arenarius*, *Micropogonias undulatus*, *Opsanus beta* y *Citharichthys spilopterus* en las lagunas costeras de Pueblo Viejo y Tampamachoco, Veracruz. Se analizaron los contenidos estomacales de 1,727 individuos, identificándose 64 grupos tróficos en total, siendo el detritus una fuente de alimento muy importante en la dieta de todas las especies, seguido por crustáceos y peces. Además, fueron calculados los índices de amplitud trófica y repleción. La alimentación fue analizada utilizando Análisis de Discriminantes y otras pruebas estadísticas paramétricas y no paramétricas. El comportamiento asintótico de las presas consumidas acumulativamente con respecto al porcentaje de individuos analizados, en la mayoría de las especies mostró que las dietas fueron determinadas fielmente. En las comparaciones por familia, diez de 14 parejas de especies (~71%) mostraron diferencias significativas en los hábitos de alimento, las cuales estuvieron substancialmente definidas por el consumo diferencial en el tipo y/o tamaño de alimento, relacionado con las diferencias que las especies mostraron en sus respectivas tallas y estructuras morfológicas, principalmente en el aparato branquial (Clupeidae), boca y tubo digestivo (Ariidae y Sciaenidae). Con respecto a la variación de la dieta entre sexos, sólo dos especies mostraron ligeras diferencias (~12%), mientras que la variabilidad ontogénica fue más común (~71%), la cual estuvo influenciada por el mayor consumo de presas pequeñas como copépodos (~40%) por los peces más pequeños y por el mayor consumo de presas grandes por los peces de mayor talla. Cambios ontogénicos relevantes se observaron en *L. rhomboides*, en los cuales los individuos pequeños (<40mm) se alimentaron principalmente de pequeños crustáceos, mientras los más grandes consumieron principalmente grupos vegetales, existiendo correlación con cambios en la morfología trófica. Los cambios espacio-temporales en la dieta mostraron que la variabilidad estacional (~63%) fue más común que la espacial (~47%), mientras que la variabilidad nictémera fue la menos frecuente (~20%). Entre épocas y tipos de hábitat, los hábitos de alimento de los peces variaron de acuerdo a la disponibilidad estacional y espacial de los recursos, en algunos casos influenciados por diferencias en la talla. Durante el día fueron consumidos más copépodos, detritus y plantas, mientras que en la noche fueron consumidos más decápodos y peces. La diversidad trófica fue mayor en las especies filtradoras y omnívoras, y baja en las especies de depredadores, existiendo también diferencias ontogénicas importantes, pero pocas diferencias sexuales y espacio-temporales. La intensidad de la alimentación tendió a ser mayor en los peces pequeños, pero permaneció relativamente constante entre sexos, épocas, día-noche y tipo de hábitat. A lo largo de un año algunas especies mostraron una separación en los máximos mensuales de la repleción, relacionándose esto con un reparto de recursos, y en ciclos nictémeros los omnívoros y herbívoros se alimentaron más intensamente durante el día y los depredadores en la penumbra y noche. A nivel de la comunidad se identificaron seis gremios en tres niveles tróficos. Los gremios de filtradores micrófagos (Clupeidae), herbívoros macrófitos (adultos de Sparidae) y detritívoros (*D. auratus*, *D. rhombeus* y adultos de *E. melanopterus*) correspondieron al Nivel Trófico I. El gremio de los depredadores de partícula (*B. chrysoura*, *M. undulatus* y juveniles de Sparidae y Gerreidae) constituyó el Nivel II, mientras que el gremio de los depredadores bentónicos (*B. ronchus*, *C. arenarius*, *O. beta* y *C. spilopterus*) constituyó el Nivel III. Por último, los miembros del gremio de los omnívoros (Ariidae), podrían interactuar en los tres niveles tróficos.

ABSTRACT

Considering a theoretical background, including ecomorphology, resource partitioning, optimal foraging theory and trophic levels, the feeding biology of 16 species were studied, *Brevoortia gunteri*, *Brevoortia patronus*, *Ariopsis felis*, *Bagre marinus*, *Cathorops melanopus*, *Diapterus auratus*, *Diapterus rhombeus*, *Eucinostomus melanopterus*, *Lagodon rhomboides*, *Archosargus probatocephalus*, *Bairdiella chrysoura*, *Bairdiella ronchus*, *Cynoscion arenarius*, *Micropogonias undulatus*, *Opsanus beta* and *Citharichthys spilopterus*, in the coastal lagoons of Pueblo Viejo and Tampamachoco, Veracruz, Mexico. The stomach contents of 1,727 individuals were analyzed, identifying a total of 64 trophic categories, being the detritus a most important food resource in fish diets of all species, followed by crustaceans and fish. Additionally, the trophic niche breadth and the fullness indices were estimated. The fish feeding was analyzed using Discriminant Analysis and other parametric and non-parametric statistics tests. The cumulative asymptotic behavior of ingested preys in relation to percentage of analyzed individuals, in most species showed that diets were determined accurately. In comparisons by family, ten of 14 species pairs (~71%) showed significant differences in feeding habits, which were substantially defined by differential consumption of kind and/or size of food, related with species differences in their respective size and morphological structures, principally in branchial apparatus (Clupeidae) and mouth and gut (Ariidae and Sciaenidae). With regard to diet variation between sexes, only two species showed slight differences (~12%), whereas ontogenetic variability was more common (~71%), and influenced by the main consumption of smaller preys (as copepods, ~40%) by smaller fish, and the main consumption of greater preys by larger fish. Important ontogenetic changes were observed in *L. rhomboides*, in which the smaller individuals (<40mm) ingested mainly small crustaceans, whereas larger ones consumed principally vegetable items, existing a correlation with changes in the trophic morphology. Temporal and spatial diet changes showed that the seasonal variability (~63%) was more common than the spatial one (~47%), being diel variation the least frequent (~20%). The fish feeding habits varied between seasons and habitats, according to the seasonal and spatial resources availability, and these were influenced in some cases by differences in fish size. During the day more copepods, detritus and plants were consumed, whereas in the night were consumed more decapods and fish. Trophic diversity was greater in filter and omnivorous species than in predator species, existing as well important ontogenetic differences, but few sexual, temporal, and spatial ones differences. Feeding intensity tended to be greater in smaller fish, but it was relatively constant between sexes, seasons, day-night, and habitats. Around one year, some species showed a separation in monthly maximum pulses of fullness index, related with a trophic resource partitioning, and in diel cycles, omnivorous and herbivorous were feeding with major intensity during the day and predators at dusk and night. At the community level six guilds in three trophic levels were identified. The guilds of microphage filters (Clupeidae), macrophyte herbivorous (Sparidae adults) and detritivores (*D. auratus*, *D. rhombeus* and *E. melanopterus* adults) corresponded to the Trophic Level I. The guild of particulate predators (*B. chrysoura*, *M. undulatus* and juvenile of *L. rhomboides*, *A. probatocephalus* and *E. melanopterus*) composed the Trophic Level II, whereas that guild of benthic predators (*B. ronchus*, *C. arenarius*, *O. beta* y *C. spilopterus*) were part of Trophic Level III. Finally, the guild of omnivores represented by Ariidae family members could interact in the three trophic levels.

INTRODUCCION

Los ambientes estuarinos se caracterizan por la marcada variación de sus propiedades físicas, químicas y biológicas, lo que genera un pronunciado estrés ambiental (Kennish, 1986; Wootton, 1992; Moyle & Cech, 1996). En consecuencia, las especies de peces que habitan estos ambientes presentan adaptaciones conductuales, fisiológicas y morfológicas que les permiten resistir los cambios de las diferentes condiciones ambientales (Kinne, 1973; Subrahmanyam & Coultas, 1980; Livingston, 1984; Jumars, 1993), constituyendo comunidades representadas por una mezcla de especies tolerantes, tanto marinas como dulceacuícolas y por un pequeño número de especies residentes (Wootton, 1992; Jumars, 1993). Muchas de estas especies tienen importancia comercial y/o ecológica (Warburton, 1979; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1980; Stoner 1986, 1991; Flores-Verdugo *et al.*, 1990), y se ha estimado que cerca del 75% de los peces de importancia comercial del Golfo de México, desovan a lo largo de la zona costera, utilizándola cíclicamente para el desarrollo de sus estados poslarvarios y juveniles (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1982).

Debido a la alta productividad (Schelske & Odum, 1962) y en consecuencia a la gran disponibilidad de alimento de los ambientes estuarinos, la mayoría de las especies de peces que ingresan a éstos, los utilizan como áreas de alimentación. En este sentido, el estudio de la ecología trófica de una o más especies en estos ambientes puede contribuir a un mejor manejo y aprovechamiento de las mismas. Además, el estudio comparativo de varias especies, permite conocer las estrategias de adaptación de los peces al medio en el que se desarrollan, entendiendo cómo estrategia a una serie de complejas adaptaciones, que se refieren a la evolución coordinada de todas las características biológicas en su conjunto (Stearns, 1992).

El tipo de aspectos de ecología trófica que se analizaron en la presente investigación de tesis, se relacionan con lo que Wootton (1990) y Gerking (1994) definen como el principal interés de la ecología alimentaria de peces, que es el de conocer de cuantos y cuales organismos se alimenta un pez (hábitos de alimento o dieta), donde y cuando lo hace (hábitat y época de alimentación) y como adquiere su alimento (hábitos alimenticios).

Se utilizaron cuatro conceptos como antecedentes teóricos en la organización, contenido, desarrollo y análisis del trabajo de investigación, los cuales son la ecomorfología (relacionado con el anterior concepto de morfología funcional), la teoría de forrajeo óptimo, patrones de reparto de recurso alimenticio (relacionado con la teoría de competencia) y el análisis de los niveles tróficos en una comunidad.

La morfología funcional se encarga de describir las funciones de varias estructuras anatómicas, mientras que la ecomorfología plantea que la morfología estructural de las especies determina como mínimo una parte de la ecología alimenticia. Así, se ha señalado que existe una correlación entre las características morfológicas y las presas que se consumen, debido a que la morfología determina cómo un pez se puede alimentar. Por ejemplo, la posición, tamaño y forma de la boca, así como la capacidad visual, determinan en buena medida los hábitos de alimento de los peces (Wootton, 1990; Gerking, 1994; Jobling, 1995).

La teoría de forrajeo óptimo, cuyo origen se remonta a trabajos de los 60 (Emlen, 1966; McArthur & Pianka, 1966; McArthur, 1972; Krebs & Houston, 1989) y que posteriormente se convirtió en una importante guía sobre los estudios de la ecología alimentaria, pretende explicar como se puede maximizar la diferencia entre la energía bruta contenida en los alimentos consumidos por los peces, menos la energía invertida en la adquisición de éstos, tratando a su vez de explicar por qué los organismos seleccionan un tipo de alimento en particular (Wootton, 1990; Colinvaux, 1993; Gerking, 1994; Helfman, 1994; Mittelbach & Osenberg, 1994). Aunque tradicionalmente los estudios en este campo, comprenden minuciosas evaluaciones cuantitativas a

nivel bioenergético, en el presente estudio los aspectos sobre forrajeo óptimo se limitaron a evaluaciones cualitativas.

En relación a los patrones de reparto de recursos, de acuerdo con Toft (1985) y Ross (1986) se entiende este concepto como "cualquier diferencia substancial en el uso de los recursos entre especies coexistentes". Aunque las diferencias en el uso del recurso pueden ser debidas a muchos factores, dentro de los cuales uno de ellos es la competencia, el objetivo principal de la mayoría de estudios de reparto de recurso (y uno de los particulares del presente estudio) es describir los límites que establece la competencia interespecífica para que las especies puedan coexistir establemente (Ross, 1986). En este sentido, Pianka (1969) señala que las tres dimensiones generales a lo largo de las cuales las especies se pueden segregar son tiempo, hábitat y alimento, aunque estos últimos, son los ejes en los cuales más comúnmente parece existir reparto entre especies coexistentes (Wootton, 1990), siendo otros ejes importantes aquellos que vienen determinados por las diversas condiciones ambientales, tales como la salinidad, temperatura, etc. (Begon *et al.*, 1996). El reparto de los recursos tróficos entre peces, puede darse también por el tipo y por el tamaño de la presa, habiéndose demostrado la enorme importancia de este último (Werner, 1979; Hacunda, 1981; Lavin & McPhail, 1986; Santamarina, 1993). Los patrones de reparto representan una importante característica que regula la estructura de las comunidades de peces (Ross, 1986; Gerkin, 1994).

Una piedra angular en la interpretación de los flujos de energía y del concepto de organización trófica de un ecosistema (Waring, 1989; Colinvaux, 1993; Gerking, 1994), proviene del planteamiento de los niveles tróficos, establecidos originalmente para un ecosistema lagunar por Lindeman (1942), lo que se ha convertido en una herramienta muy útil en la ecología alimentaria (Gerking, 1994). Para peces existen algunas clasificaciones de los principales niveles tróficos en comunidades, siendo una de las más útiles la de Gerking (1994), la cual determina tres niveles tróficos que son, los peces que se alimentan sobre plantas y detritus (nivel II), los peces depredadores del plancton y del bentos (nivel III) y los piscívoros (nivel IV), teniendo cada una de éstas otras subdivisiones más.¹

ANTECEDENTES

Existe una basta bibliografía sobre diferentes aspectos de la biología trófica de especies de peces, tanto a nivel de población como al de comunidad, pero ésta se ha producido principalmente en ecosistemas templados. Los ecosistemas tropicales que han sido estudiados en una forma más intensa son los arrecifes coralinos y en un menor grado los lagos epicontinentales. Se consideran

Consideraciones Gramaticales:

Debido a que recientemente en la "literatura científica" se han utilizado una serie de neologismos, los cuales en su mayor parte provienen de una incorrecta castellanización de vocablos originalmente definidos y acuñados en otra lengua (comúnmente la inglesa), se consideró importante en el presente estudio, no aportar más confusión en cuanto al uso indebido de muchos términos (nombres de organismos, estructuras, procesos, etc), tratando en lo más posible de utilizar sólo aquellos vocablos y acepciones correctas u homólogas reconocidas por la vigésima primera edición del Diccionario de la Lengua Española (Real Academia Española, 1992) o en su defecto los reconocidos por la versión en español del Diccionario McGraw-Hill de Biología (Parker, 1996). En los casos en que la terminología ictiológica ya utilizada en español, rebasó las dos obras anteriormente citadas, se optó por escribir estas palabras entre comillas simples (''). En otros aspectos de la ortografía de la lengua española, también se siguió la normatividad de al Real Academia Española (1999). No obstante estas reparos gramaticales, indudablemente los lectores apreciarán algunos la persistencia de algunos errores de este tipo, en diferentes secciones del presente manuscrito.

como antecedentes indirectos del presente trabajo, aquellos trabajos que ofrecen un marco teórico y metodológico, así como un tipo de análisis, con los que el autor se encuentra identificado. En este sentido se encuentran los trabajos de Motta (1988), Horn (1989), Wootton (1990; 1992), Gerking (1994) y Moyle y Cech (1996), como antecedentes en aspectos de la morfología funcional, ecomorfología y estructura trófica. En cuanto a los trabajos sobre teoría de forrajeo óptimo en peces, sobresalen los de Townsend y Winfield (1985), Northcote (1988), Vadas (1990), Hart (1993), Helfman (1993), Magurran (1993), Milinski (1993) y Stouder *et al.* (1994), mientras que Sale (1979), Werner (1979), Ross (1986) y Yap (1988), sintetizan la información sobre los estudios de reparto de recursos en peces.

Lamentablemente para el caso particular de México, aunque hay abundante bibliografía donde se estudian elencos sistemáticos en diferentes ecosistemas estuarinos del Golfo de México (Castillo-Rivera, 1995), existen muy pocos estudios que desarrollen aspectos de biología y ecología de especies y aborden tópicos sobre alimentación de peces. En este sentido, como antecedentes directos del presente estudio, destacan los trabajos sobre *Archosargus probatocephalus* (Chavance *et al.*, 1986), los áridos (Lara-Domínguez *et al.*, 1981; Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez, 1988; Vega-Cendejas, 1990), las mojarras (Aguirre-León & Yáñez-Arancibia, 1986), los esciénidos *Bairdiella chrysoura* (Chavance *et al.*, 1984), *Cynoscion arenarius* y *Cynoscion nothus* (Tapia-García *et al.*, 1988a, 1988b; Flores-Coto *et al.*, 1998) y los que abordan el estudio de las estructuras e interacciones tróficas en estuarios del Pacífico (Yáñez-Arancibia, 1978) y de la península de Yucatán (Vega-Cendejas *et al.*, 1994).

Particularmente para los sistemas estuarinos que se analizaron, se han publicado varios trabajos en los que se aborda la alimentación de algunas especies de peces, como son los casos de *Bairdiella ronchus* (Castillo-Rivera *et al.*, 1988), los áridos (Kobelkowsky & Castillo-Rivera, 1995), las lachas *Brevoortia patronus* y *B. gunteri* (Castillo-Rivera & Zamayoa, 1994; Castillo-Rivera *et al.*, 1996) y el lenguado *Citharichthys spilopterus* (Castillo-Rivera *et al.*, 2000). También se han realizado estudios sobre la alimentación del conjunto de peces (López-López *et al.*, 1991) y sobre dinámica trofoenergética (Rosado-Solórzano & Guzmán del Prío, 1998).

OBJETIVO GENERAL

Desarrollar el estudio de la ecología trófica de especies dominantes en ecosistemas estuarinos del Golfo de México, abordando tres niveles de complejidad, los cuales son el morfológico, el de poblaciones y el de comunidades.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Relacionar aspectos de la morfología de las especies con respecto a la dieta de las mismas, haciendo énfasis en las estructuras anatómicas específicas.
2. Analizar las posibles diferenciaciones de nicho trófico que permiten un reparto del recurso trófico, considerando principalmente el tipo y el tamaño del alimento.
3. Analizar los cambios ontogénicos en las dietas, y relacionarlos con diferentes estrategias tendientes a evitar la competencia intraespecífica entre organismos de diferentes edades.
4. Analizar los cambios temporales (nictémico y estacional) y espaciales, en los hábitos de alimento de las especies estudiadas, y su relación con la disponibilidad de los recursos tróficos y la optimización en el uso de los mismos.
5. Evaluar la variación de la diversidad trófica y la intensidad de la alimentación, haciendo énfasis en la variabilidad estacional, nictémica y espacial.
6. Determinar los principales rasgos de la estructura trófica de la comunidad de peces de los sistemas estudiados.

MATERIALES Y METODOS

AREA DE ESTUDIO

Las muestras con las que se trabajó en el presente estudio, proceden de las lagunas costeras de Pueblo Viejo y Tampamachoco, las cuales se ubican en la región occidental del Golfo de México y cuyas costas son clasificadas por Carranza-Edwards *et al.* (1975) en la Unidad I, considerada tectónicamente como de mares marginales. Estas lagunas se encuentran conectadas por un canal común a la laguna de Tamiahua, cuya barrera forma el Cabo Rojo, que tradicionalmente se ha considerado como el límite zoogeográfico entre el sur de la provincia Carolina de la Región Templada del Atlántico de Norte América y el norte de la provincia caribeña de la Región Tropical del Atlántico Occidental (Briggs, 1974; Moyle & Cech, 1996; Figura 1.1).

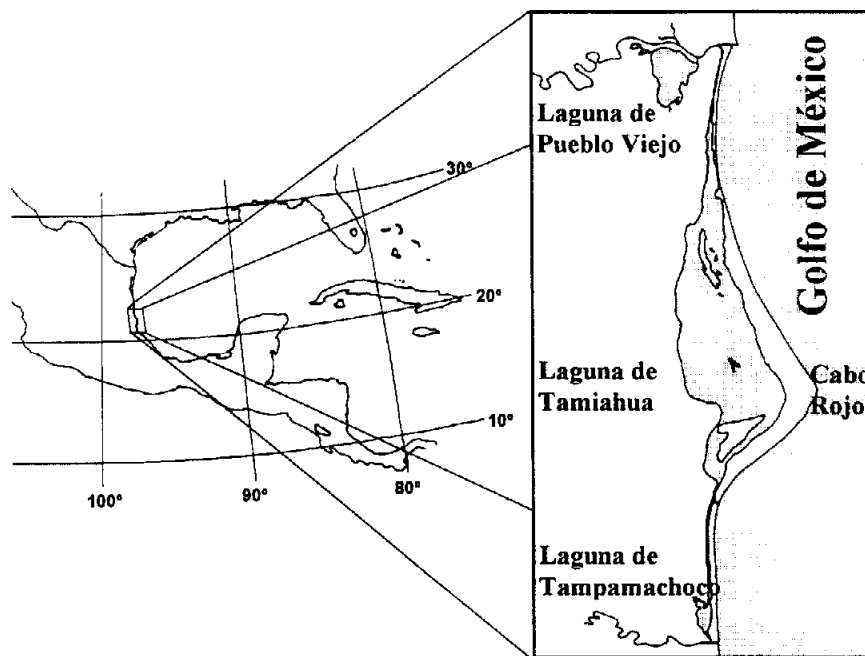


Figura 1.1. Ubicación geográfica de los sistemas estudiados, laguna de Pueblo Viejo y laguna de Tampamachoco.

La laguna de Pueblo Viejo representa el sistema estuarino-lagunar más al norte del estado de Veracruz (22° 05'-22° 13' Latitud Norte y 97° 50'-98° 00' Longitud Oeste), próxima al puerto de Tampico. Este es un sistema somero (profundidad media de 1.3 m), el cual presenta una área aproximada de 89 km² (Castillo-Rivera, 1995). La laguna se conecta en su porción norte al río Pánuco, a aproximadamente 10 km donde éste desemboca en el Golfo de México, lo que la caracteriza como una laguna de comunicación restringida con el mar. Debido a lo anterior, en el sistema se genera un ligero gradiente de salinidad que aumenta del extremo sur al extremo norte, por lo que se pueden considerar dos subsistemas estuarinos, hacia el sur el hábitat de influencia dulceacuícola, con densos lechos de *Ruppia maritima* L., y hacia el norte el hábitat de influencia marina, de substrato blando sin vegetación sumergida (Figura 1.2).

La región tiene un clima cálido y sub-húmedo con una precipitación anual entre 12.2 mm en marzo y 266.5 mm en septiembre (García, 1988). De acuerdo a los promedios de precipitación mensual de la estación de Tampico (durante 60 años), se puede definir una época de secas de noviembre a mayo, con precipitaciones promedio menores a los 50 mm y una época de lluvias de junio a octubre, con precipitaciones promedio mayores a los 120 mm. La salinidad varía de 0.5 en

septiembre a 33 en abril y la temperatura del agua va de 15°C en enero a 34°C en junio (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 1993).

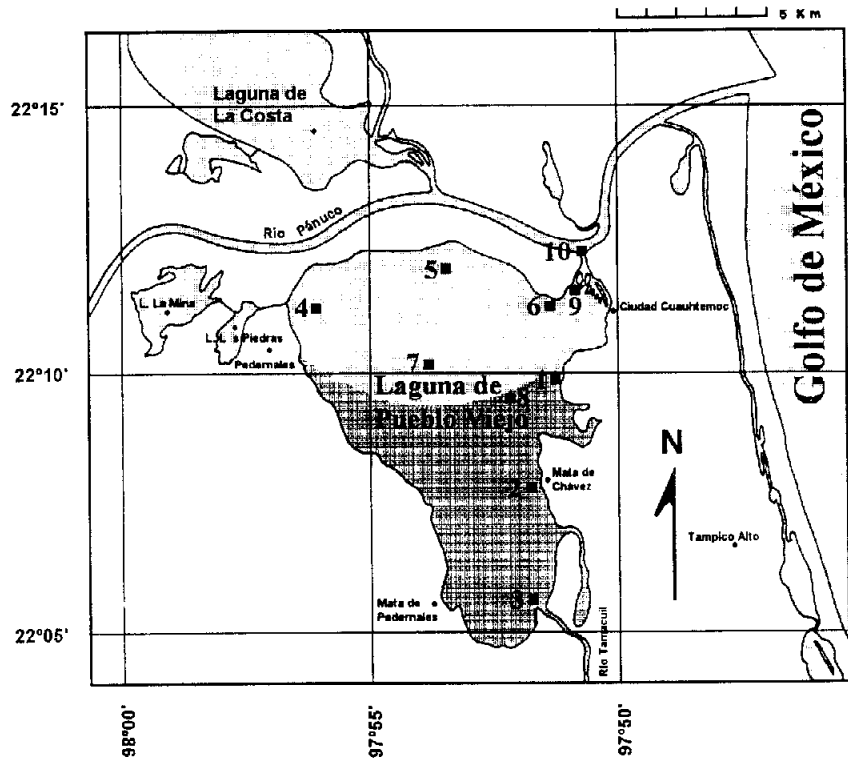


Figura 1.2. Red de localidades de colecta y toponimia relevante de la laguna de Pueblo Viejo. También se señalan el hábitat de influencia marina sin vegetación sumergida (sombreado claro) y el hábitat de influencia dulceacuicola con presencia de pastos (sombreado oscuro).

La laguna de Tampamachoco se localiza en el estado de Veracruz (21°03'-06' Latitud Norte y 97° 18'-24' Longitud Oeste), a aproximadamente 200 km al sur de la laguna de Pueblo Viejo, cerca del puerto de Tuxpam. Este sistema es poco profundo (profundidad media 1.5 m), con una área cercana a los 15 km² (Figura 1.3).

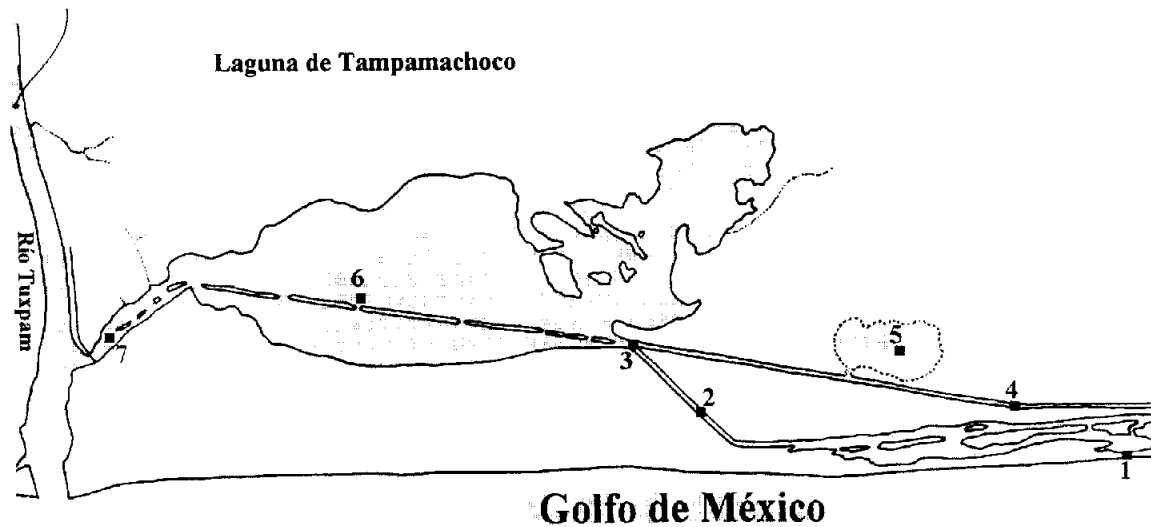


Figura 1.3. Red de localidades de colecta de la laguna de Tampamachoco.

En su extremo sur, la laguna esta laguna se comunica con el río Tuxpam, aproximadamente 1 km donde éste desemboca en el mar y de acuerdo al sistema de clasificación climática de Köppen (García, 1988), la región tiene un clima caluroso y húmedo, con lluvias anuales que oscilan entre los 33.5 mm en enero y los 314.5 mm en septiembre. Bajo los mismos criterios establecidos para la laguna de Pueblo Viejo, se definen la época de secas (de noviembre a mayo) y la de lluvias (de junio a octubre). La salinidad varía de 15.33 en octubre a 33.75 en febrero, mientras que la temperatura del agua va de 18.3°C en febrero a 32.1°C en julio (Contreras, 1983).

COLECTA DE PECES

El material procedente de la laguna de Pueblo Viejo, se derivó de colectas bastante regulares, que abarcaron dos ciclos de muestreos. El primer ciclo comprendió una primera etapa de colectas las cuales se realizaron mensualmente de agosto de 1987 a marzo de 1988 (exceptuando febrero) en 10 diferentes localidades (Figura 1.2), utilizando una red a la deriva ('agallera') de 60 m de longitud por 1 m de fondo y 3 cm de luz de malla (70 colectas). Una segunda etapa de muestreos dentro de este primer ciclo comprendió 12 muestreos mensuales de marzo de 1988 a abril de 1989, en seis de las anteriores localidades (1 a 6, Figura 1.2), utilizando un chinchorro playero de 30 m por 1m y 1cm de luz de malla, además de la red a la deriva utilizada en las mismas 10 localidades escogidas en la primera etapa (192 colectas).

Para evaluar los aspectos de la variación nictémera, se desarrolló un segundo ciclo en esta laguna, el cual comprendió muestreos bimensuales que se realizaron de septiembre de 1989 a septiembre de 1990, colectando cada dos horas en un día completo (ciclos de 24 horas), en dos localidades diferentes (1 y 6; Figura 1.2), utilizando el chinchorro playero anteriormente descrito (~144 colectas). En ambos ciclos, las localidades fueron seleccionadas procurando tomar un número equitativo de muestras en los dos tipos de hábitat característicos del sistema (Figura 1.2).

El material procedente de la laguna de Tampamachoco, comprendió alrededor de 50 muestras tomadas entre 1977 y 1986. Aunque estos muestreos no presentaron una regularidad mensual, algunas especies como *Citharichthys spilopterus* registraron altas abundancias (Kobelkowsky, 1985), lo que permitió el adecuado desarrollo del estudio de la biología trófica de esta especie. Las colectas se realizaron con una red de arrastre de luz de malla de 1 cm, en siete localidades de estudio (Figura 1.3).

Inmediatamente después de cada colecta en ambas lagunas, los especímenes se fijaron en formalina al 10% y posteriormente en el laboratorio fueron lavados con agua y conservados en alcohol etílico al 70%. Todo el material biológico colectado se encuentra depositado en la Colección del Laboratorio de Peces, del Departamento de Biología, de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa.

ELENCO SISTEMÁTICO

Se analizó la biología trófica de 15 especies de la laguna de Pueblo Viejo y de una sola especie de la laguna de Tampamachoco (*C. spilopterus*). Estas especies se seleccionaron para tener representado el más amplio espectro posible de los hábitos de alimento más importantes, que de acuerdo con Gerking (1994) podrían ser tipificados como filtradores, herbívoros, detritívoros, depredadores bentónicos y de partículas. Además, por su abundancia las especies seleccionadas revisten de importancia en sus correspondientes comunidades de peces. Particularmente para la laguna de Pueblo Viejo, las 15 especies son de las más abundantes dentro de la comunidad ictiológica del sistema (Castillo-Rivera, 1995) y similarmente para la laguna de Tampamachoco

la especie seleccionada es una de las más importantes (Kobelkowsky, 1985; Castro-Aguirre *et al.*, 1986).

La determinación taxonómica de las especies se realizó de acuerdo a literatura idónea, siguiendo los criterios de identificación de Whitehead (1985) para Clupeidae, Deckert y Greenfield (1987) para el género *Diapterus*, Chao (1978a) para Sciaenidae, Topp y Hoff (1972) para *C. spilopterus* y Fischer (1978) para el caso particular de las especies *O. beta*, *E. melanopterus*, y para las familias Ariidae y Sparidae. Otros aspectos sobre la taxonomía de estas especies se muestran en la Tabla 1.1.

Tabla 1.1. Orden, familia, subfamilia, nombre científico, autor y año, de las 16 especies cuya biología trófica fue analizada en el presente estudio.

Orden	Familia	Subfamilia	Nombre científico	Autor y año
Clupeiformes	Clupeidae	Alosinae	<i>Brevoortia gunteri</i>	Hildebrand, 1948
			<i>Brevoortia patronus</i>	Goode, 1878
Siluriformes	Ariidae		<i>Ariopsis felis</i>	(Linnaeus, 1766)
			<i>Bagre marinus</i>	(Mitchill, 1815)
			<i>Cathorops melanopus</i>	(Günther, 1864)
Batrachoidiformes	Batrachoididae	Batrachoidinae	<i>Opsanus beta</i>	(Goode & Bean, 1879)
Perciformes	Gerreidae		<i>Diapterus auratus</i>	Ranzani, 1840
			<i>Diapterus rhombeus</i>	(Cuvier, 1829)
			<i>Eucinostomus melanopterus</i>	(Bleeker, 1863)
	Sparidae	Diplodinae	<i>Archosargus probatocephalus</i>	(Walbaum, 1792)
			<i>Lagodon rhomboides</i>	(Linnaeus, 1766)
	Sciaenidae		<i>Bairdiella chrysoura</i>	(Lacepède, 1803)
			<i>Bairdiella ronchus</i>	(Cuvier, 1830)
			<i>Micropogonias undulatus</i>	(Linnaeus, 1766)
			<i>Cynoscion arenarius</i>	Ginsburg, 1929
Pleuronectiformes	Paralichthyidae	Paralichthinae	<i>Citharichthys spilopterus</i>	Günther, 1862

Algunas de estas especies presentan problemas de sinonimias, identificación o cambios en su sistemática. Así, las especies *C. melanopus* y *A. felis*, son incluidas ambas en el género *Arius* por muchos autores, por lo que en el presente trabajo se siguió el criterio de Fischer (1978) y Nelson (1994). Por otro lado, los individuos considerados como *M. undulatus* (especie del género con distribución principalmente septentrional), presentaron caracteres taxonómicos que se sobreponen con los correspondientes a la especie del mismo género, pero de distribución más meridional *M. furnieri*, el cual es un problema ya señalado por Chao (1978a), por lo que se decidió dejar el primer nombre en atención a los patrones de distribución de estas especies. Por último, la especie *C. spilopterus* se había ubicado en la subfamilia Paralichthinae dentro de la familia Bothidae, pero de acuerdo a la morfología de la aleta caudal, esta subfamilia fue elevada a la categoría de familia, por lo que ahora se considera este nuevo *status*, siguiendo los criterios de Nelson (1994).

BIOMETRÍA Y DEFINICIÓN DE VARIABLES ESPACIO-TEMPORALES

En general, a cada espécimen se le determinó la longitud patrón, el peso total, el peso eviscerado, el peso del estomago lleno y vacío. Además, considerando que la forma del cuerpo, la morfología

de la boca, dientes, espinas branquiales y la estructura del tubo digestivo contribuyen de manera importante en la determinación de los hábitos de alimento de los peces (Wootton, 1990; Jobling, 1995), se evaluaron y analizaron algunas de estas características, cuando en el tratamiento de la biología trófica de algunas especies se consideró adecuado. Así, en los casos necesarios se evaluó en forma cualitativa la posición y tamaño de la boca, el tipo de dentición y de estómago; y en forma cuantitativa, el número de espinas branquiales y ciegos pilóricos, la longitud del intestino y el peso del hígado. Debido a que estas últimas estructuras tienden a cambiar de acuerdo a la talla del pez, la longitud del intestino se expresó en relación porcentual con la longitud patrón (longitud relativa de intestino) y el peso del hígado se expresó en su relación porcentual con el peso total (peso relativo del hígado, también conocido como índice 'hepatosomático'). Las medidas de longitud se determinaron con un calibrador de 0.05 mm de precisión y los pesos con una balanza semianalítica OHAUS GT 480, con precisión de milésimas de gramo.

Para evaluar los cambios en la biología trófica de las especies entre los sexos, se revisaron las gónadas de cada individuo para ser asignados como machos o hembras, y en los casos que estas estructuras fueran muy pequeñas o no habían madurado, los individuos fueron catalogados como indeterminados, correspondiendo a la categoría de juveniles.

Debido a que la dieta y en general las estrategias alimenticias de los peces cambian a medida que éstos crecen (Livingston, 1982; Ross, 1986; Wootton, 1990; Gerking, 1994), para evaluar los cambios ontogénicos, se definieron grupos de talla, procurando seguir el criterio de formarlos cada 40.00 mm de acuerdo con la experiencia personal del autor. Así, en general el grupo 1 se constituyó preferentemente por individuos cuyas tallas fueron igual o menores a los 40.00 mm de longitud patrón, el grupo 2 por aquellos entre 40.01 y 80.00 mm y el grupo 3 por los individuos entre 80.01 y 120.00 mm. En las especies, cuyos intervalos de longitud patrón excedieron ampliamente estos intervalos, se procedió a formar más grupos de talla bajo el mismo criterio. En algunos casos, cuando fue necesario mantener el tamaño de cada uno de los grupos formados lo más equitativo posible, se hicieron ligeras modificaciones a este criterio.

Los cambios temporales fueron evaluados a dos niveles, el estacional y el nictémero. El primero comprendió análisis por mes y por época climática (secas y lluvias), de acuerdo con el comportamiento del régimen de precipitación pluvial de los sistemas estudiados. El segundo, comprendió análisis por hora y entre el día (de las 06:00 a las 18:00 horas) y la noche (de las 19:00 a las 05:00 horas).

Con respecto a los cambios espaciales, para el caso particular de la laguna de Pueblo Viejo en ambos ciclos, se consideró la distancia a la que cada una de las localidades se encuentra alejada de la boca y los dos tipos de hábitat característicos, el que presenta densos lechos de *R. maritima* y baja salinidad y el que presenta substratos blandos sin vegetación sumergida y con salinidad relativamente mayor (Figura 1.2). Para el caso de la laguna de Tampamachoco, debido a que el arte de pesca utilizado en este sistema es poco eficiente en zonas con densos lechos de vegetación sumergida, los aspectos de alimentación en este tipo de ambiente no fueron evaluados, pero las localidades consideradas (Figura 1.3), comprendieron también dos tipos de hábitat, el somero (localidades 1, 5 y 7) y el de canal, con profundidades relativamente mayores (localidades 2, 3, 4 y 6).

ANÁLISIS DE LA DIETA

En el presente estudio, todas las especies de una misma familia fueron analizadas en conjunto y el orden de tratamiento de las familias se abordó procurando seguir, por un lado una secuencia filogenética (Tabla 1.1) de acuerdo con Nelson (1994), y por otro lado tratando de que quedaran ordenadas de acuerdo a los principales tipos de hábitos de alimento, siguiendo en lo general los

critérios de Gerking (1994). En este sentido (Tabla 1.2) primero fueron abordados los organismos tradicionalmente considerados como filtradores (Clupeidae), seguidos por los omnívoros bentónicos (Ariidae). Posteriormente se analizaron los detritívoros (Gerreidae), seguidos por los que mostraron mayor tendencia a ser herbívoros (Sparidae). Por último se analizaron los depredadores (Sciaenidae, Batrachoididae y Paralichthyidae). Con este orden de tratamiento, la secuencia filogenética se vio sólo alterada en el caso *O. beta*, mientras que la secuencia de acuerdo a los hábitos de alimento también sufre alteraciones en algunos casos, como el de *E. melanopterus* que no puede ser considerada como detritívora *sensu stricto*. En la tabla 1.2 muestra los tipos de análisis que fueron realizados para cada especie.

Tabla 1.2. Secuencia y tipo de análisis de biología trófica (indicado por una X), que fue realizado para cada una de las especies estudiadas.

Especie	Análisis de dieta e índices de amplitud trófica y repleción					
	General	Sexo	Talla	Epoca	Día-noche	Hábitat
<i>Brevoortia gunteri</i>	X	X		X		X
<i>Brevoortia patronus</i>	X	X		X		X
<i>Cathorops melanopus</i>	X	X	X	X		X
<i>Ariopsis felis</i>	X	X	X	X		X
<i>Bagre marinus</i>	X	X	X	X		X
<i>Diapterus auratus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Diapterus rhombeus</i>	X	X	X	X		X
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Lagodon rhomboides</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Archosargus probatocephalus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Bairdiella chrysoura</i>	X	X	X	X		X
<i>Bairdiella ronchus</i>	X	X	X	X		X
<i>Cynoscion arenarius</i>	X	X	X	X		X
<i>Micropogonias undulatus</i>	X	X	X	X		X
<i>Opsanus beta</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Citharichthys spilopterus</i>	X	X	X	X		X

Para evaluar la dieta de las especies, en cada caso los estómagos fueron disecados y sus contenidos esparcidos sobre un porta-objetos, procurando que todo el contenido se distribuyera homogéneamente. Después, los contenidos estomacales fueron examinados bajo un microscopio estereoscópico (40x) y en el caso de los organismos filtradores, también se utilizó un microscopio compuesto (400x) con ocular micrométrico. El material ingerido fue identificado y agrupado en categorías tróficas, que variaron desde un amplio nivel taxonómico (v.g. clase) hasta género o especie, de acuerdo a las posibilidades reales de identificación. La determinación de estas categorías tróficas se realizó de acuerdo con guías de identificación, utilizando los criterios de Gosner (1971; 1978), Meglitsch (1972) y Fischer (1978) para la identificación general de invertebrados, y con los criterios particulares de Felder (1973) y Wood (1974) para la identificación de decápodos, Campos y Suárez (1994) para copépodos y Reguero y García-Cubas (1994) para moluscos. Para la identificación de macroalgas se siguieron los criterios de Dawes (1986) y para peces se utilizaron las claves de Fischer (1978). En la mayoría de los casos, se

contó con la ayuda de colegas especialistas para la determinación taxonómica de los grupos, la cual fue particularmente relevante con los componentes planctónicos y con las macroalgas. Por último, toda la materia orgánica no identificable que correspondía a tejido animal o vegetal amorfo, fue determinada como detritus.

Posteriormente, el área correspondiente que cada grupo trófico cubrió en el portaobjetos fue medida de acuerdo al método para el análisis de volúmenes estomacales pequeños, establecido por Hyslop (1980) y la importancia relativa de cada grupo fue evaluada y expresada como un porcentaje. Complementariamente en las dietas generales también se reportó la frecuencia de ocurrencia con la que cada especie consumió un ítem en particular, expresándose como el porcentaje de estómagos donde apareció este ítem, con respecto al número total de estómagos analizados (Hyslop, 1980).

Para determinar si el número de grupos tróficos encontrados en los estómagos de cada especie, podría representar fielmente la dieta de la misma, se desarrolló una gráfica entre el número de presas consumidas acumulativamente y el número de contenidos estomacales progresivamente analizados (en orden cronológico) -de forma similar a las curvas de especies acumuladas en los estudios de comunidades (Magurran, 1988)-, la cual si llega a adquirir una forma de asíntota, indica que el número de especímenes considerados es suficiente.

Para determinar la cantidad de alimento ingerido por cada individuo, en todos los especímenes se determinó el peso del contenido estomacal (el peso del estómago lleno menos el peso del estómago vacío) y posteriormente se les determinó el índice de repleción (o de plenitud) de acuerdo con la ecuación: $IR = (PCE/PT) \times 100$, donde: IR=Índice de repleción; PCE=Peso del contenido estomacal; y PT= Peso total del pez.

Este índice es muy importante para evaluar la intensidad de la alimentación (Hyslop, 1980; Prejs & Colomine, 1981), sobre todo en el análisis temporal, pues puede indicar hora y época en la que tienen efecto la alimentación más intensa de los organismos. Por último, la amplitud de nicho trófico se estimó con el índice de Shannon-Wiener (H') a las importancias relativas de cada uno de los grupos tróficos de cada organismo, según Krebs (1989): $ANT = - \sum_{i=1}^r p_i * \log_e p_i$, donde: ANT= amplitud de nicho trófico de cada individuo; p_i = proporción en que el individuo utiliza el i -ésimo recurso trófico; y r = número total de recursos tróficos.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

En este análisis, se emplearon diferentes técnicas estadísticas de inferencia, para poder discernir los eventos aleatorios y contingentes, de aquellos que pueden obedecer a un patrón causal (Siegel, 1972; Siegel & Castellan, 1988; Méndez-Ramírez, 1989). Aunque regularmente se consideran como pruebas con significación estadística aquellas que presentan un nivel $P < 0.05$, se pueden obtenerse resultados significativos a un nivel de 0.050 o 0.099 (Méndez-Ramírez, 1993). Debido a esto, en el presente estudio se reporta el nivel exacto de significación de cada prueba (excepto en aquellos menores a 0.001, los cuales se generalizan con la notación $P < 0.001$) y cuando se sintetizan resultados, éstos se reportan a los niveles de $P < 0.05$ y $P < 0.1$.

Comparación de muestras

Tradicionalmente este tipo de análisis es considerado por muchos autores como 'univariado', pero en el presente estudio se considera que la variable cuyo comportamiento se desea analizar (variable dependiente o respuesta), depende de otra variable (variable independiente, clasificadora o factor), la cual puede tener dos niveles (v.g. macho-hembra, día-noche, secas-

lluvias, etc.) o más (v.g. grupos de talla, meses, horas, localidades, etc.), por lo que en *sensu stricto* son análisis bivariados.

Para comparar valores promedio de variables tróficas y anatómicas entre especies, sexos, grupos de talla, meses, épocas, horas, día-noche, localidades y hábitat, inicialmente se evaluó si existía 'homoscedasticidad' entre las muestras, por medio de una prueba de Levene (1960) al 95%, la cual es menos dependiente de los supuestos de normalidad que la mayoría de otras pruebas que con este fin se utilizan (Brown & Forsythe, 1974; Conover *et al.*, 1981). En los casos necesarios se efectuaron transformaciones logarítmicas (logaritmo base e X o logaritmo base e X+1, según las características de las variables). Para los datos con varianzas homogéneas entre grupos, las diferencias significativas entre los promedios fueron evaluadas por medio de un Análisis de Varianza -F- (ANDEVA). En el caso de la amplitud de nicho trófico, debido a que se utilizó el índice de Shannon-Wiener, alguna literatura sugiere que para evaluar la significación en la comparación de dos valores de este índice, se debe emplear modelos específicamente necesarios derivados de la t-student (Hutcheson, 1970). Pero en el presente caso, tomando en cuenta que se dispuso de bastantes repeticiones, ya que la determinación de la amplitud se hizo por cada individuo (y no global por especie, sexo, talla, época, día-noche o hábitat), se puede considerar que los valores de sus respectivos índices tenderían a comportarse normalmente. Así, si se cumplían los supuestos subyacentes al ANDEVA, los valores promedio de estos índices también fueron evaluados con este modelo como sugiere Magurran (1988).

Cuando un ANDEVA para más de dos muestras mostró diferencias significativas, para evaluar las diferencias entre parejas de datos, se procedió a utilizar la prueba de comparaciones múltiples de Tukey (también conocida como prueba de Tukey-Kramer) al 95%, la cual es la más robusta y recomendada para muestras que no presentan el mismo tamaño (Dunnnett, 1980a; Zar, 1996), que fue el caso más común.

Si los datos presentaron 'heteroscedasticidad', aún después de las transformaciones logarítmicas de las variables, se empleó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis -H-, evaluándose la significación por medio de una *ji*-cuadrada $-\chi^2-$ (Sokal & Rohlf, 1995; Zar, 1996). Si el anterior estadístico resultó significativo cuando se compararon más de dos grupos, fue utilizada para evaluar la significación entre parejas de datos, la prueba de T2 de Tamhane (95%) por ser esta técnica la más robusta y adecuada cuando se tienen evidencia de varianzas heterogéneas (Tamhane, 1979; Dunnnett, 1980b). Dentro de esta misma línea de análisis, cuando una variable mostró un cambio progresivo (ascendente o descendente) entre los diferentes niveles de la variable independiente (factor), la significación de este cambio progresivo fue evaluada por medio de la prueba no paramétrica de Jonckheere-Terpstra -JT- (Keeping, 1995).

En el caso particular del examen del aparato branquial de los clupeidos, debido a que este se caracteriza por presentar estructuras de tamaño pequeño cuya variabilidad puede depender de la talla del pez, se utilizó un Análisis de Covarianza (Steel & Torrie, 1980; Sokal & Rohlf, 1995) para evaluar las diferencias entre especies, empleando como covariables longitudes corporales y de estructuras del aparato branquial.

En las comparaciones de dos grupos, donde uno de ellos quedo representado por un solo dato, se utilizó una t-student de una sola muestra (Zar, 1996). Además, eventualmente se pudo comparar los resultados de la biometría de estructuras anatómicas obtenidas en el presente estudio, con las reportadas en otros trabajos, cuando como mínimo los autores consultados reportaron el número de observaciones, con sus correspondientes promedios y varianzas. Bajo estas condiciones se evaluaron las diferencias de los valores promedio de las estructuras anatómicas entre parejas de especies, por medio de una de t-student para dos muestras, utilizando la aproximación t' de Welch cuando fue detectada 'heteroscedasticidad' en los datos (Zar, 1996).

Por último, además de comparar la longitud patrón promedio de dos grupos de peces, también fue evaluada la significación de las diferencias de sus correspondientes distribuciones de talla, por medio de una prueba de Kolmogorov-Smirnov, de acuerdo con Steel y Torrie (1980), estandarizando los valores del estadístico D_{\max} a valores de la distribución Z (Norusis/SPSS, 1988).

Asociación entre variables

Para evaluar el grado de asociación entre variables (tanto tróficas como anatómicas), se aplicó la técnica de correlación simple, utilizando el coeficiente de correlación como un indicador de la fuerza de la asociación. Por medio de un análisis de residuos (Berenson *et al.*, 1983; Chatterjee & Price, 1991; Mendenhall & Sincich, 1996), se determinó si se cumplía con los supuestos del análisis paramétrico de correlación (linealidad, normalidad, 'homoscedasticidad' e independencia). Si se cumplía con estos requisitos fue utilizada la correlación de Pearson $-r$ -, pero si se detectaron serias violaciones a los supuestos, aún después de transformaciones logarítmicas de las variables, se utilizó la correspondiente correlación no paramétrica de Spearman $-r_s$ - (Siegel, 1972; Siegel & Castellan, 1988; Zar, 1996).

Análisis de Discriminantes

Tradicionalmente se han aplicado varios métodos para evaluar las diferencias o similitudes en la composición de la dieta de dos conjuntos de organismos, siendo los modelos más comúnmente utilizados los índices de similitud o superposición de nicho trófico, tales como los Schoener, Horn, Morisita, Pianka, etc. (Washington, 1984; Krebs 1989), los cuales también han sido utilizados frecuentemente en los análisis tróficos de peces (Prejs & Colomine, 1981). Aunque ampliamente utilizados con estos fines, estos métodos presentan a juicio del autor dos problemas básicos. El primero es que estos índices son fundamentalmente medidas descriptivas y no estimadores de algún parámetro estadístico, lo que impide el establecimiento de intervalos de confianza fiables o pruebas de significación estadística (Ludwig & Reynolds, 1988; Krebs 1989). El segundo problema, es que estos métodos lamentablemente tienen la característica de ser bivariados, es decir, independientemente del número de observaciones que se tengan para cada uno de dos conjuntos o grupos (v.g. las respectivas dietas de dos especies), los ítems de cada grupo se presentan como promedios de todos los individuos analizados, resumiendo así los datos y en consecuencia dejándose de evaluar información importante. Esto representa una clara limitación, pues las comparaciones entre las dietas de peces es un problema *per se* multivariado, porque son muchos peces y cada uno de ellos consume varios grupos tróficos (aún en el caso más sencillo de la comparación de las dietas de dos grupos de peces). Por esta razón, un análisis multivariado representa una mejor aproximación para evaluar las diferencias entre dietas de grupos de peces.

En este sentido, recientemente se han aplicado algunas técnicas multivariadas de ordenación, tales como Análisis de Factores, Análisis de Componentes Principales y Análisis de Correspondencia, para comparar las dietas de peces (Graham & Vrijenhoek, 1988). Pero desgraciadamente, estas técnicas carecen de medidas satisfactorias para evaluar diferencias entre grupos. Otras técnicas multivariadas también se han utilizado para evaluar las diferencias en hábitos de alimentos, tales como el Análisis de Varianza Múltiple (Somerton, 1991; Toepfer & Fleeger, 1995a) y el Análisis de Discriminantes o de Variables Canónicas (Desselle *et al.*, 1978; Govoni *et al.*, 1983; Labropoulou & Eleftheriou 1997; Castillo-Rivera *et al.*, 1996; 2000). Estos análisis multivariados tienen la ventaja de proporcionar varios criterios con los cuales se pueden

determinar diferencias multivariadas entre grupos, como las distancia de Mahalanobis, T^2 de Hotelling y Lambda de Wilks (Tatsuoka, 1988; Hair *et al.*, 1995).

De estos dos últimos métodos, en el presente trabajo se prefirió utilizar el Análisis de Discriminantes sobre el Análisis de Varianza Multivariado, por las ventajas claras que ofrece el primero, con una solución gráfica (espacio de discriminantes y mapa de territorios), la cual permite mostrar con un máximo de claridad las diferencias entre varios lotes de datos (Poole, 1974; Green & Vascotto, 1978; Pielou, 1984).

Aunque con este análisis se puede comparar las dietas de más de dos grupos (Análisis de Discriminantes Múltiple), se presenta el inconveniente de que existen tantos niveles de significación como funciones discriminantes derivadas, cuyo número es igual al número de niveles de la variable clasificadora (factor) menos uno. Por ejemplo, en la comparación de la dieta de cuatro especies, se generarían tres funciones discriminantes, pudiendo mostrar diferencias significativas sólo la primera, lo que genera una incertidumbre en la decisión, aún considerando que se tiene el criterio de variabilidad acumulada en cada una de estas funciones discriminantes. Debido a lo anterior, en las comparaciones hechas por familia se prefirió utilizar el Análisis de Discriminantes Simple, el cual sólo compara dos grupos y en consecuencia se genera una sólo función discriminante, la cual puede o no ser significativa, lo que permite tener una certeza (eliminando la incertidumbre anteriormente citada), en el momento de tomar la decisión. Estas y otras ventajas de este análisis aplicado a dietas de peces, han sido señaladas por varios autores (Desselle *et al.*, 1978; Govoni *et al.*, 1983; Yap, 1988; Castillo-Rivera & Zamayoa, 1994; Castillo-Rivera *et al.*, 1996; 2000).

Los objetivos específicos en la utilización del Análisis de Discriminantes simple, fueron: 1) determinar si existían diferencias estadísticas significantes entre las dietas de dos grupos definidos de peces, y 2) identificar los grupos tróficos más importantes en la diferenciación de las dietas. Para el efecto se utilizaron como variables discriminatorias las importancias relativas de cada uno de grupos tróficos de las dietas de los peces y como variables clasificadoras se usaron especie, sexo, talla, época, día-noche y hábitat. Para evitar problemas de no-linealidad, se aplicaron transformaciones logarítmicas (logaritmo base e) a las variables discriminatorias, como sugieren Green y Vascotto (1978), y para prevenir multicolinealidad, en cada análisis se eliminaron las variables con una tolerancia menor a 0.01, de acuerdo con Hair *et al.* (1995).

Las diferencias en las dietas fueron medidas directamente utilizando el criterio de la Lambda de Wilks $-\lambda-$ (también referida como estadístico U o criterio de máxima probabilidad), la cual representa la proporción entre las sumas de cuadrados dentro de grupos y la suma de cuadrados total (Norusis/ SPSS Inc., 1988; Tatsuoka, 1988; Hair *et al.*, 1995). Así, este estadístico es tan fácil de interpretar como un índice de superposición de nicho trófico, porque el intervalo de sus posibles valores va de 1 (dietas iguales entre grupos) a 0 (dietas diferentes entre grupos). Se usó una prueba de *ji*-cuadrada (χ^2) de acuerdo al valor de Lambda de Wilks, para evaluar la significación de las diferencias globales entre los 'centroides' de las dietas y adicionalmente se reportaron los casos correctamente clasificados (c.c.c.) producto de la clasificación.

La importancia que cada grupo trófico tiene en la separación de las dietas de los peces, se puede evaluar por medio de dos criterios derivados del Análisis de Discriminantes (Hair *et al.*, 1995). El primero y más comúnmente utilizado con este objetivo, lo representan los pesos estandarizados ("standarized weights"), también llamados coeficientes, porque representan los coeficientes que este análisis les asigna, a cada grupo trófico en cada una de las funciones discriminantes lineales generadas, siendo equivalentes a un coeficiente de regresión y por lo tanto estando sujetos a las mismas críticas. De tal manera, un valor bajo de un coeficiente puede indicar que la

correspondiente variable es irrelevante en la determinación de la relación, pero su valor también puede ser bajo debido a que la variable en cuestión presente un alto grado de multicolinealidad con otras variables, por lo que ésta es parcialmente relegada. Otro problema con el uso de estos coeficientes es que pueden ser altamente inestables (Hair *et al.*, 1995). El segundo criterio, lo representa la matriz de correlación ("structure matrix"), la cual está constituida por las correlaciones entre las variables originales (importancia de cada grupo trófico) y las correspondientes funciones discriminantes. Así, mientras más grande es cada coeficiente de correlación, más grande es la incidencia de un grupo trófico particular en la separación de las dietas.

En el presente estudio, se siguieron los dos criterios, pero cuando se compararon ambos resultados, con la descripción cuantitativa de las dietas (mostradas en las correspondientes tablas), fue evidente que la información derivada de la matriz de correlaciones fue ligeramente más representativa, a pesar que en algunos casos con ambos criterios se llegaba a la misma conclusión. Así, considerando las desventajas los pesos estandarizados y las ventajas de la matriz de correlaciones, en la presente tesis se decidió reportar sólo los resultados brindados por esta última.

Análisis de la estructura trófica de la comunidad

Para evaluar el comportamiento alimenticio de todas las especies en conjunto (estructura trófica de la comunidad de peces), todos los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de cada individuo fueron conjuntados y reducidos al nivel de *taxa* superiores. Posteriormente, el examen de la variabilidad en conjunto (por especie, sexo, talla, época, día-noche y hábitat) de los hábitos de alimento de todos los individuos de la comunidad, fue evaluado exclusivamente en estos casos, por medio de un Análisis de Discriminantes Múltiple, apoyándose en sus soluciones gráficas como el espacio discriminantes y el mapa de territorios.

Asimismo, debido a que cuando se compararon dietas de dos grupos de peces cuyos tamaños de muestras fueron fuertemente asimétricos, se observó que se presentaron algunos casos significativos con valores Lambda de Wilks muy altos (lo que puede deberse a un sesgo), en la evaluación global de toda la comunidad, se decidió reducir el número de datos originales de las especies que presentaron muchas observaciones (*L. rhomboides* y *D. auratus*), a una cifra de 200 datos. La reducción de las muestras implicó una selección aleatoria (por números al azar) y posteriormente las proporciones de cada grupo trófico en la dieta original de cada una de estas especies, se correlacionaron con la correspondiente de la muestra tomada al azar, por medio de una π de Kendall. Se tomaron tantas muestras al azar como fuera necesario, para que el valor del estadístico (π) fuera igual o mayor a 0.9. Se prefirió utilizar este estadístico sobre una prueba de bondad de ajuste, debido por un lado, que a pesar que se trata de variables discretas (categorías tróficas de las dietas), éstas están expresadas en proporciones, por lo que no es conveniente la aplicación de una *ji*-cuadrada. Por otro lado, debido al carácter discreto de los datos, el uso de la prueba de Kolmogorov-Smirnov no resultaría lo más adecuado.

Por último se aplicó un Análisis de Discriminantes Simple como anteriormente se describió, aplicado a los datos originales y la muestra tomada al azar, siendo en todos los casos los valores de λ mayores a 0.97 y las probabilidades mayores a 0.98. Sólo después de haber cumplido con estos criterios se consideró que la muestra tomada al azar, representaba lo más exacto posible a los datos originales.

FAMILIA CLUPEIDAE

RESULTADOS

DIETA GENERAL

Para cada una de las dos especies de *Brevoortia* analizadas fueron seleccionados aproximadamente 100 especímenes para el análisis de sus hábitos de alimento, de los cuales sólo en 38 individuos de *Brevoortia gunteri* y en 62 de *Brevoortia patronus*, se encontró la suficiente cantidad de contenido estomacal para poder ser identificado. Esto probablemente debido a que estas especies son filtradoras y en consecuencia las presas que principalmente consumen corresponden a elementos constituyentes del plancton (en general tamaño <1mm).

Los intervalos de talla de los peces usados para los análisis morfológicos y dietéticos, se sobrepusieron considerablemente (128-177 mm de longitud patrón para *B. gunteri* y de 115-162 mm de longitud patrón para *B. patronus*), no existiendo diferencias significativas en sus respectivas distribuciones de tallas ($Z=0.645$; $P=0.799$). Además, el promedio de longitud patrón (LP) y longitud cefálica (LC) de *B. gunteri* (140.07 mm de LP; 44.28 mm de LC) y de *B. patronus* (137.83 mm de LP; 43.48 mm de LC), no presentaron diferencias significativas ($F=0.860$; g.l.=1/58; $P=0.358$ para LP; $F=1.333$; g.l.=1/58; $P=0.253$ para LC).

Con respecto a la morfología trófica, el aparato branquial de *B. gunteri* y *B. patronus* esta formado por huesos de origen cartilaginoso, los cuales incluyen (como en otros clupeidos) los siguientes elementos: basibranquiales del 1 al 4, hipobranquiales del 1 al 3, ceratobranquiales del 1 al 5, epibranquiales del 1 al 4 e infrafaríngeobranquiales del 1 al 4 (Figura 2.1a). En estas especies se presenta un cartilago mediofaríngeobranquial y las placas de dientes están ausentes.

Hay un número relativamente grande de espinas branquiales en los huesos hipo, cerato, epi e infrafaríngeobranquiales, la mayoría de las cuales son muy largas (Figura 2.2a). Las estructuras más importantes en la retención de las partículas alimenticias, son la espinas branquiales y sus pequeñísimas proyecciones perpendiculares, llamadas 'branquiespinulas' -la castellanización de este término procede del nombre que parece ser, fue utilizado originalmente por Friedland (1985) como branchiospinules- (Figura 2.1c).

Para cada especie se examinaron con detalle seis características morfológicas del aparato branquial y de la estructura del tubo digestivo. Las características del aparato branquial evaluadas (Figura 2.1), fueron: 1) el número de espinas branquiales en el limbo inferior del primer arco branquial, 2) la longitud de la espina branquial intermedia (justo en la unión de los huesos hipo y ceratobranquiales), 3) el número de 'branquiespinulas' por milímetro en la espina branquial intermedia, y 4) la longitud del órgano epibranquial. Las características consideradas de la morfología del tubo digestivo (Figura 2.2), fueron: 1) la estructura del estómago y 2) la longitud y el patrón de enrollamiento del intestino.

La biometría del aparato branquial de las dos especies de clupeidos se muestra en la Tabla 2.1 y considerando las longitudes de diferentes estructuras anatómicas del aparato branquial, un análisis de covarianza mostró que no existieron diferencias significativas entre especies en relación al número de espinas branquiales (covariable: longitud cefálica; $F=0.162$; g.l.=1/57; $P=0.689$), pero por el contrario estas especies si mostraron diferencias significativas en el número promedio de 'branquiespinulas' por mm (covariable: longitud del primer arco branquial; $F=68.216$; g.l.=1/57; $P<0.001$). Así, *B. patronus* presentó un mayor número de 'branquiespinulas' por mm y en consecuencia éstas están más cerca unas de otras, comparado con aquellas de *B. gunteri*, que al tener menor número de 'branquiespinulas' estas se encuentran más separadas entre sí (Tabla 2.1).

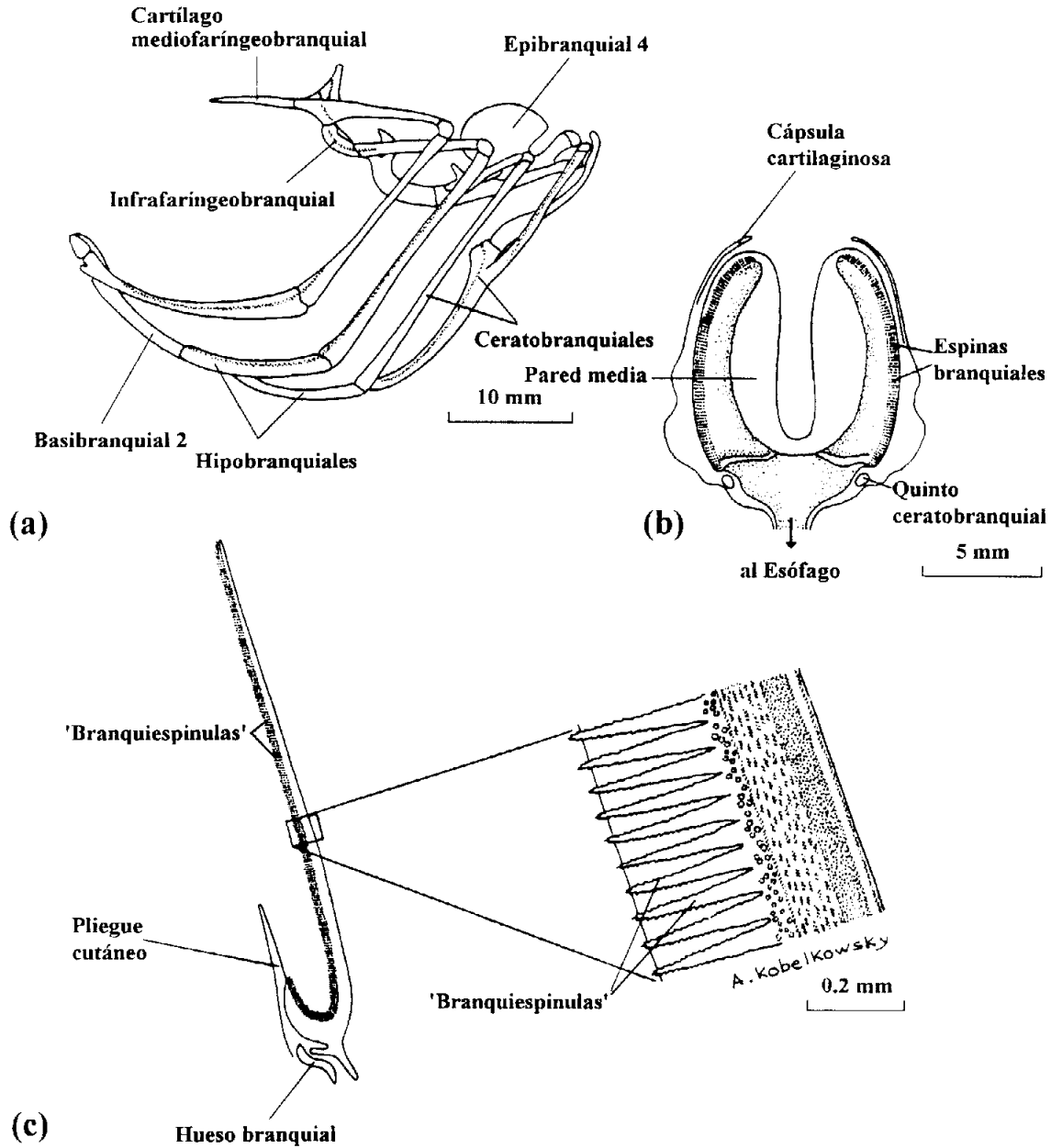


Figura 2.1. Aparato branquial de *Brevoortia patronus*. (a) Osteología de los arcos branquiales en vista lateral. (b) Organos epibranchiales en sección frontal. (c) Espina branquial en vista lateral, con un aumento que detalla a las 'branquiespinulas'.

Entre especies también existieron diferencias significativas en la longitud de la espina branquial intermedia (covariable: longitud del primer arco branquial; $F=52.435$; g.l.=1/57; $P<0.001$) y en la longitud de los órganos epibranchiales (covariable: longitud cefálica; $F=4.70$; g.l.=1/17; $P=0.045$).

El tracto digestivo de ambas especies presentó una morfología similar, exhibiendo un estómago que se extiende posteriormente como un saco ciego (Figura 2.2 b y c). El estómago pilórico está parcialmente modificado como una molleja y el intestino es largo presentando el mismo patrón de enrollamiento concéntrico en las dos especies (Figura 2.2a). El intestino de *B. patronus* fue

considerablemente más largo ($\bar{x}=553.70$ mm) que el de *B. gunteri* ($\bar{x}=451.11$ mm), presentándose diferencias significativas entre especies (covariable: longitud patrón; $F=5.725$; g.l.=1/16; $P=0.029$).

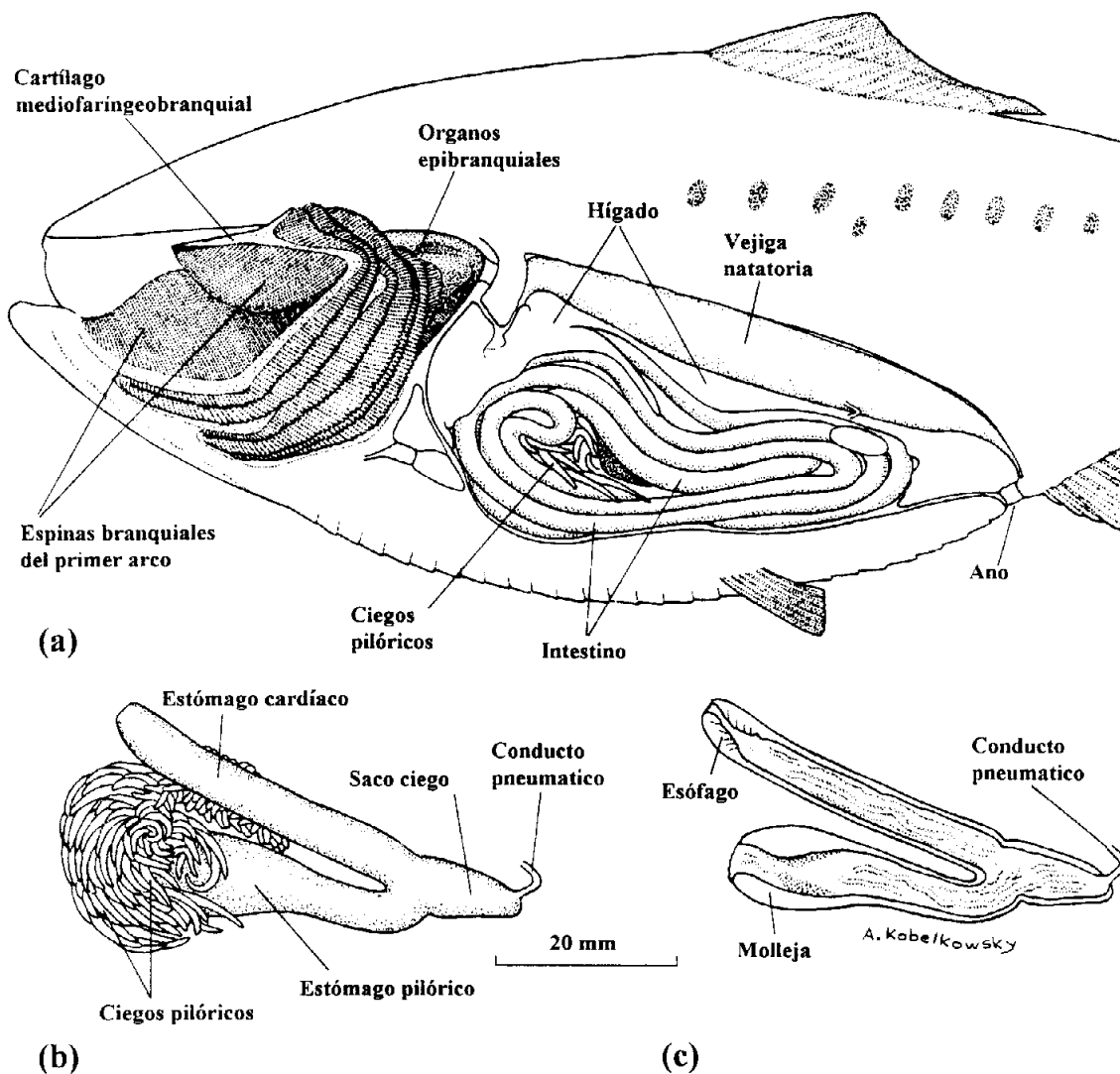


Figura 2.2. Sistema digestivo de *Brevoortia patronus*. (a) Aparato branquial y organografía de la cavidad visceral en vista lateral. (b) Estómago y ciegos pilóricos en vista lateral. (c) Estómago en sección media.

Tabla 2.1. Promedios (\bar{x}) y desviaciones estándar (S) de las características morfológicas del aparato branquial de los clupeidos de la laguna de Pueblo Viejo.

	Número de espinas branquiales		Longitud de la espina branquial intermedia		Número por mm de 'branquiespinulas'		Longitud del órgano 'epibranchial'	
	\bar{x}	S	\bar{x}	S	\bar{x}	S	\bar{x}	S
<i>B. gunteri</i>	135.03	4.072	12.01	0.873	14.11	1.830	11.30	0.841
<i>B. patronus</i>	135.17	4.170	13.35	0.781	19.47	2.854	11.97	0.794

Con respecto a los hábitos de alimento para ambas especies se determinaron 15 grupos tróficos (Tabla 2.2) y a pesar que el número de individuos analizados fue relativamente bajo comparado con las otras especies consideradas en el presente estudio, el comportamiento del número de grupos tróficos consumidos de forma acumulada, en relación al porcentaje de los contenidos estomacales analizados cronológicamente, muestra que prácticamente al 25% de los individuos estudiados en ambos casos, la cantidad de los recursos tróficos consumidos alcanza un nivel asintótico (Figura 2.3).

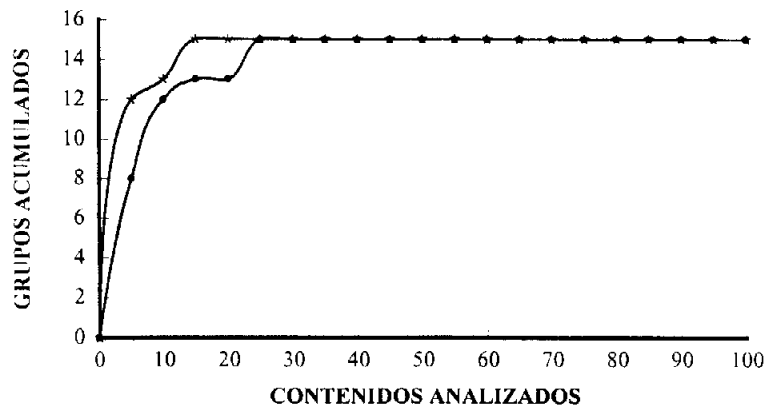


Figura 2.3. Número acumulado de categorías tróficas consumidas por *Brevoortia gunteri* (●) y *Brevoortia patronus* (*), en función del incremento del porcentaje de contenidos estomacales analizados.

Tanto *B. patronus* como *B. gunteri* representan organismos filtradores por lo que se alimentan principalmente del plancton consumiendo varios tipos de organismos fito y zooplanctónicos, tales como diatomeas, dinoflagelados, tintinídeos, copépodos calanoideos (fundamentalmente de las especies *Acartia tonsa* y *Pseudodiaptomus coronatus*) y ostrácodos (Tabla 2.2), siendo además el detritus una fuente primaria de alimento para ambas especies.

Las principales diferencias interespecíficas entre sus correspondientes dietas, estuvieron determinadas principalmente por el tipo de presa consumida, que de alguna manera se relaciona con el tamaño de la misma. En este sentido, el fitoplancton fue el principal constituyente de la dieta de *B. patronus* (>72% del total de presas) y estuvo menos representado en la dieta de *B. gunteri* (<49% del total de presas). Por el contrario, el zooplancton fue más común en la dieta de *B. gunteri* (>51% del total de presas) que en la dieta de *B. patronus* (<28% del total de presas; Tabla 2.2).

De acuerdo con un análisis de discriminantes, estas diferencias entre los hábitos de alimento de las especies fueron estadísticamente significativas ($\lambda = 0.593$; $P < 0.001$). Los grupos tróficos más importantes que contribuyeron a discriminar entre las dietas de las dos especies, fueron fundamentalmente las presas correspondientes al zooplancton: ostrácodos (-0.491), tintinídeos (-0.399) y copépodos calanoideos (-0.253).

Evaluando las posibles asociaciones entre las características del aparato branquial y los grupos tróficos consumidos, una correlación entre el número de 'branquiespinulas' por mm con su correspondiente porcentaje relativo de consumo de fitoplancton en la dieta, fue significativa en *B. gunteri* ($r = 0.70$; $P < 0.05$), pero no para *B. patronus* ($P > 0.2$). También existieron correlaciones significativas entre la longitud de la espina branquial intermedia con el correspondiente porcentaje relativo de consumo de fitoplancton en *B. gunteri* ($r = -0.70$; $P < 0.05$), pero no en *B. patronus* ($P > 0.20$).

Tabla 2.2. Frecuencia de ocurrencia e importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de las dos especies de clupeidos en la laguna de Pueblo Viejo.

Grupos Tróficos	<i>Brevoortia gunteri</i> n=38		<i>Brevoortia patronus</i> n=62	
	Frecuencia	Importancia	Frecuencia	Importancia
Fitoplancton	100.00	48.80	100.00	72.40
Diatomeas centrales	100.00	20.31	100.00	25.38
<i>Navicula sp.</i>	21.05	1.91	38.71	4.57
<i>Nitzschia sp.</i>	23.68	1.68	30.65	1.43
<i>Diploneis sp.</i>	47.37	3.35	62.90	4.24
Otras diatomeas penales	10.53	0.80	25.81	1.41
<i>Rhizosolenia sp.</i>	55.26	3.08	77.42	3.64
Otras diatomeas filamentosas	15.79	1.53	33.87	4.01
Peridiniaceae	65.79	7.38	45.16	9.24
Gymnodiniaceae	57.89	7.23	69.35	17.34
Dinophysiaceae	10.53	1.53	17.74	1.14
Zooplancton	100.00	51.17	91.93	27.51
Tintinida	78.95	28.95	85.48	15.75
Copepoda	1.05	14.16	91.93	7.76
Ostracoda	73.68	6.06	65.52	2.86
Cladocera	36.84	2.00	46.77	1.14
Detritus	78.95		87.10	
Total de ítems consumidos		15		15

Por último, en relación con la amplitud de nicho trófico, el promedio de *B. gunteri* (1.746) y el de *B. patronus* (1.788), no mostraron diferencias significativas ($F=0.548$; g.l.=1/98; $P=0.461$).

VARIABILIDAD SEXUAL

Para *B. gunteri* las distribuciones de tallas entre ambos sexos no difirieron significativamente ($Z=0.904$; $p=0.388$) y el promedio de longitud patrón de los machos (149.25) difirió del de las hembras (137.33) sólo a un nivel de $P<0.1$ ($F=3.550$; g.l.=1/8; $P=0.096$). Similarmente para *B. patronus* aunque los machos también fueron más grandes ($\bar{x}=146.00$) que las hembras ($\bar{x}=138.60$), no existieron diferencias significativas entre estos promedios ($F=1.130$; g.l.=1/6; $P=0.329$), ni entre sus correspondientes distribuciones de tallas ($Z=0.913$; $P=0.375$).

Con respecto a la variación de los hábitos de alimento entre sexos, la importancia relativa de los grupos tróficos consumidos por machos y hembras de *B. gunteri* se mantuvo relativamente constante (las diferencias del consumo total de fito y zooplancton no rebasaron el 8%), aunque las hembras consumieron más del doble de detritus que los machos. Por el contrario, aunque el consumo de detritus se presentó relativamente constante en ambos sexos de *B. patronus*, los machos de esta especie consumieron más fitoplancton que las hembras, mientras que éstas consumieron más zooplancton (Tabla 2.3).

A pesar de estas ligeras diferencias en los hábitos de alimento entre sexos, los análisis de discriminantes mostraron que no existieron diferencias significativas entre las dietas de machos y hembras de *B. gunteri* ($\lambda=0.080$; $P=0.259$), ni entre las dietas de machos y hembras de *B. patronus* ($\lambda=0.126$; $P=0.399$).

Tabla 2.3. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de machos y hembras de las dos especies de clupeidos.

Grupos Tróficos	<i>Brevoortia gunteri</i>		<i>Brevoortia patronus</i>	
	Machos n=4	Hembras n=6	Machos n=3	Hembras n=5
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
Fitoplancton	49.25	48.58	68.00	44.60
Diatomeas centrales	13.75	19.13	17.00	13.00
<i>Navicula sp.</i>	1.00	4.90	14.67	2.00
<i>Nitzschia sp.</i>	0.25	2.21	1.33	0.20
<i>Diploneis sp.</i>	1.25	1.33	4.67	2.40
Otras diatomeas penales	0.00	0.00	1.67	0.00
<i>Rhizosolenia sp.</i>	1.75	2.71	3.67	3.40
Otras diatomeas filamentosas	0.00	0.00	3.67	2.00
Peridiniaceae	13.75	5.78	12.67	10.00
Gymmodiniaceae	13.75	10.94	8.67	11.60
Dinophysiaceae	3.75	1.57	0.00	0.00
Zooplancton	43.25	35.38	18.67	36.40
Tintinida	21.25	14.33	10.00	27.00
Copepoda	13.75	13.39	5.33	6.40
Ostracoda	5.50	6.83	2.00	2.20
Cladocera	2.75	0.83	1.33	0.80
Detritus	7.50	16.04	13.33	19.00
Total de items consumidos	13	13	14	13

Con respecto a la amplitud de nicho trófico, el promedio de machos (1.812) y el de hembras (1.941) de *B. gunteri*, no mostraron diferencias significativas ($F=1.751$; g.l.=2/8; $P=0.234$). Por el contrario, el promedio de amplitud de machos de *B. patronus* (2.190) fue significativamente mayor ($F=9.155$; g.l.=1/6; $P=0.023$) al promedio presentado por las hembras (1.559).

VARIABILIDAD ESTACIONAL

Las distribuciones de tallas de *B. gunteri* entre épocas no difirieron significativamente ($Z=1.052$; $P=0.218$) y aunque la talla de los individuos durante la época de lluvias ($\bar{x}=142.00$) fue mayor a la talla que presentaron los individuos en la época de secas ($\bar{x}=114.00$), existieron diferencias sólo a $P<0.1$ ($H=3.103$; g.l.=1; $p=0.078$). Por el contrario, la talla promedio de *B. patronus* durante la época de lluvias (137.57) fue significativamente menor ($F=12.816$; g.l.=1/15; $P=0.003$) al promedio presentado durante la época de secas (151.00), mientras que las respectivas distribuciones de talla presentaron diferencias sólo a $P<0.1$ ($Z=1.347$; $P=0.053$).

Con respecto a los hábitos de alimento (Tabla 2.4), aunque estacionalmente *B. patronus* consumió principalmente fitoplancton (>60%) en las dos épocas climáticas, el consumo de los diferentes grupos tróficos tanto del fito como del zooplancton presentó una ligera variación entre una y otra época climática. Así, para estas especies existieron diferencias significativas en la dieta entre ambos periodos ($\lambda=0.439$; $P<0.001$; c.c.c.= 87.10%), siendo los grupos tróficos *Diploneis sp.* y el detritus (0.357) los más importantes en la diferenciación de las dietas.

Tabla 2.4. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales durante las épocas de lluvias y de secas de las dos especies de clupeidos.

Grupos Tróficos	<i>Brevoortia gunteri</i>		<i>Brevoortia patronus</i>	
	Lluvias n=28	Secas n=10	Lluvias n=42	Secas n=20
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
Fitoplancton	38.33	55.42	61.71	60.96
Diatomeas centrales	16.06	21.22	20.93	22.52
<i>Navicula sp.</i>	0.32	4.74	3.36	4.77
<i>Nitzschia sp.</i>	1.45	1.40	1.40	1.12
<i>Diploneis sp.</i>	1.58	6.17	2.01	7.12
Otras diatomeas penales	0.91	0.00	1.69	0.50
<i>Rhizosolenia sp.</i>	3.44	0.50	3.06	3.42
Otras diatomeas filamentosas	1.84	1.00	2.46	5.87
Peridiniaceae	5.71	6.91	7.64	7.85
Gymnodiniaceae	6.48	5.54	17.76	7.82
Dinophysiaceae	0.54	7.94	1.38	0.00
Zooplancton	47.58	29.58	25.78	19.13
Tintinida	24.99	19.77	15.11	9.75
Copepoda	14.47	5.40	6.75	6.57
Ostracoda	6.08	2.47	2.70	2.22
Cladocera	2.04	1.93	1.22	0.60
Detritus	14.09	15.00	12.51	19.92
Total de ítems consumidos	15	14	15	14

Con respecto a *B. gunteri*, esta especie consumió más zooplancton en la época lluviosa y más fitoplancton durante secas (el consumo de organismos fitoplanctónicos durante este período fue casi el doble del consumo de los organismos zooplanctónicos). Estas diferencias fueron significativas ($\lambda=0.191$; $P<0.001$; c.c.c.= 97.37%), siendo *Navicula sp.* (0.334), *Rhizosolenia sp.* (-0.283) y los copépodos (-0.236), los grupos tróficos más importantes en determinar las diferencias en la dieta entre estos períodos.

Además, los análisis de discriminantes mostraron que entre especies también existieron diferencias significativas en la época de lluvias ($\lambda=0.5340$; $P<0.001$), con los ostrácodos (-0.550) y los copépodos (-0.439), como los grupos tróficos más significativos en la diferenciación de las correspondientes dietas. Asimismo, existieron diferencias significativas entre la dieta de las especies durante la época de secas ($\lambda=0.101$; $P<0.001$), siendo Dinophysiaceae (-0.348), *Rhizosolenia sp.* (0.270) y los cladóceros (-0.242), los grupos tróficos más relevantes en la separación de las dietas.

Con respecto a la amplitud de nicho trófico, los promedios de este índice durante la época de lluvias (1.742) y de secas (1.759) de *B. gunteri*, no mostraron diferencias significativas ($F=0.031$; $1/36$; $P=0.861$). En el caso de *B. patronus*, los promedios durante la época de lluvias (1.743) y de secas (1.884), difirieron sólo al nivel de $P<0.1$ ($F=3.422$; g.l.=1/60; $P=0.069$).

VARIABILIDAD ESPACIAL

Los promedios de talla en las zonas sin (131.67) y con vegetación sumergida (126.00) de *B. gunteri*, no difirieron significativamente ($F=0.026$; $g.l.=1/11$; $P=0.875$). Similarmente para *B. patronus*, el promedio de talla en las zonas sin pastos (140.00), no difirió significativamente ($F=0.002$; $g.l.=1/15$; $P=0.968$) de aquel de las zonas con pastos (139.83).

Con respecto a la variabilidad espacial de los hábitos de alimento (Tabla 2.5), *B. gunteri* tendió a consumir más zooplancton y detritus en el hábitat con vegetación sumergida, mientras que en el hábitat sin este tipo de vegetación tendió a consumir más fitoplancton. Así, para esta especie existieron diferencias significativas en la dieta entre los dos tipos de ambiente ($\lambda=0.281$; $P=0.002$; $c.c.c.=92.10\%$), siendo *Diploneis sp.* (-0.298), Peridiniaceae (0.269) y *Nitzschia sp.* (0.198), los grupos tróficos más importantes en la separación de estas dietas.

Tabla 2.5. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales en zonas sin y con vegetación sumergida de las dos especies de clupeidos.

Grupos Tróficos	<i>Brevoortia gunteri</i>		<i>Brevoortia patronus</i>	
	Sin pastos n=25 Importancia	Con pastos n=13 Importancia	Sin pastos n=44 Importancia	Con pastos n=18 Importancia
Fitoplancton	44.64	39.34	65.90	50.62
Diatomeas centrales	17.21	17.81	20.71	23.24
<i>Navicula sp.</i>	1.94	0.62	4.00	3.35
<i>Nitzschia sp.</i>	2.10	0.15	1.73	0.29
<i>Diploneis sp.</i>	1.37	5.52	2.31	6.96
Otras diatomeas penales	1.02	0.00	1.55	0.72
<i>Rhizosolenia sp.</i>	2.42	3.14	2.81	4.07
Otras diatomeas filamentosas	1.82	1.23	4.90	0.29
Peridiniaceae	7.79	2.64	8.36	6.11
Gymnodiniaceae	7.99	2.85	18.23	5.57
Dinophysiaceae	0.98	5.38	1.32	0.00
Zooplancton	43.29	41.98	21.90	27.87
Tintinida	24.66	21.60	11.81	17.22
Copepoda	12.06	12.13	6.67	6.74
Ostracoda	5.08	5.21	2.51	2.63
Cladocera	1.48	3.04	0.92	1.28
Detritus	12.07	18.68	12.19	21.52
Total de ítems consumidos	15	14	15	14

Con respecto a *B. patronus*, esta especie consumió principalmente fitoplancton en ambos tipos de hábitat, pero existieron variaciones en el consumo de diferentes tipos de organismos fito y zooplanctónicos, entre uno y otro tipo de ambiente, además el consumo de detritus en el hábitat con vegetación sumergida fue casi el doble de aquel que se consumió en el hábitat sin este tipo de vegetación. En este sentido, esta especie también mostró diferencias significativas en la dieta entre los dos tipos de hábitat ($\lambda=0.526$; $P=0.004$; $c.c.c.=85.5\%$), siendo Gymnodiniaceae (0.408), otras diatomeas filamentosas (0.381) y el detritus (-0.355), los grupos tróficos más conspicuos en la segregación de los hábitos de alimento entre ambientes.

Asimismo, en el hábitat sin vegetación sumergida estas dos especies de clupeidos mostraron diferencias significativas en su dietas ($\lambda=0.366$; $P<0.02$), con los grupos tróficos del zooplancton -ostrácodos (-0.497), tintinídeos (-0.438) y copépodos (-0.338)- como los items más importantes en los cambios dietéticos entre especies. Similarmente, en el hábitat con vegetación sumergida también existieron diferencias significativas entre la dieta de las especies ($\lambda=0.555$; $P<0.005$), con *Navicula sp.* y los cladóceros como los grupos tróficos más importantes en la segregación de dietas en este tipo de ambiente.

Con respecto a la amplitud de nicho trófico, los valores promedios de las zonas sin vegetación sumergida (1.729) y con esta vegetación (1.658) de *B. gunteri* no difirieron significativamente ($F=2.424$; $g.l.=1/36$; $P=0.128$). Para *B. patronus* los promedios de este índice en ambientes sin pastos (1.825) y con pastos (1.698), tampoco difirieron significativamente ($F=2.599$; $g.l.=1/60$; $P=0.112$).

DISCUSION

Dieta general

El género *Brevoortia* de la familia Clupeidae es exclusivo de las aguas del Atlántico Oeste, con seis especies reconocidas (Whitehead, 1985; Ahrenholz, 1991). Sólo *B. aurea* (Spix & Agassiz, 1829) y *B. pectinata* (Jenyns, 1842) están presentes en el Hemisferio Sur, coexistiendo desde el sur de Brasil hasta el norte de Argentina. En el Hemisferio Norte, se han reconocido cuatro especies, compartiendo parejas de éstas sus respectivas distribuciones geográficas. Así, *B. tyrannus* (Latrobe, 1802) y *B. smithi* Hildebrand, 1941, coexisten desde Beaufort, Carolina del Norte, hasta el estuario de Indian River, Florida, en EE.UU. La distribución de *B. smithi* también se sobrepone con la de *B. patronus* Goode, 1878, en el este y norte del Golfo de México. De hecho, Dahlberg (1970) describe híbridos de *B. smithi* y *B. patronus*. En las aguas costeras del Oeste del Golfo de México, *B. patronus* conocida en aguas mexicanas como lacha de escama grande, se sobrepone con la lacha de escama fina *B. gunteri* Hildebrand, 1848. La presencia de *B. patronus* es más común en el Norte, extendiéndose su distribución geográfica desde la bahía de Florida hasta Campeche, mientras que *B. gunteri* es más común en la parte sur del Golfo, presentándose en aguas someras costeras, desde la sonda de Chandeleur, en Louisiana, hasta Campeche (Whitehead, 1985). Estas dos últimas especies son similares en el tamaño del cuerpo y la morfología externa, y además pueden ser capturadas simultáneamente espacial y temporalmente en gran parte de las aguas nacionales del Golfo de México, incluida la laguna de Pueblo Viejo. De hecho, se ha observado que ambas especies habitan ambientes estuarinos, coexistiendo en cinco de 13 lagunas costeras de este Golfo (Reséndez-Medina & Kobelkowsky, 1991).

A pesar del traslape de sus respectivas distribuciones, pocos estudios han analizado aspectos de segregación, reparto de recursos y competencia entre especies coexistentes de este género (Castillo-Rivera *et al.*, 1996; Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 2000). En este sentido, considerando que *B. gunteri* y *B. patronus* son especies estuarino dependientes, las cuales utilizan estos ambientes como áreas de crianza y alimentación, donde la abundancia de alimento y las temperaturas relativamente altas, promueven su rápido crecimiento y desarrollo (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 2000), en el presente estudio se analizaron los patrones espacio-temporales de utilización de los recursos tróficos de estas especies, reconociendo que el alimento, hábitat y tiempo, son las dimensiones más importantes a lo largo de las cuales las especies potencialmente competidoras se pueden segregar (Pianka, 1969; Ross, 1986). Además, dadas las

similitudes morfológicas y la coexistencia espacial de estas especies, también fueron analizados los patrones de reparto de recursos tróficos entre éstas, en relación con sus correspondientes diferencias morfológicas en las estructuras asociadas con su alimentación. Asimismo, se trató de establecer una hipótesis de como las partículas de alimento son retenidas y transferidas del aparato branquial al esófago.

Los individuos de cada especie presentaron longitudes patrón muy similares, las cuales no mostraron diferencias significativas entre especies, por lo que la talla evidentemente no tuvo influencia en los cambios en los hábitos de alimento a nivel global, ni en las diferencias de las estructuras morfológicas que presentaron estas especies. Aunque en muchos estudios se ha encontrado que los individuos de *B. patronus* se presentan en sistemas estuarinos durante sus estadios tempranos de vida (Galloway & Strawn, 1974; Ahrenholz, 1991; Raynie & Shaw, 1994; Govoni, 1997), en la laguna de Pueblo Viejo la talla de los individuos de esta especie fue relativamente grande, representativa de ejemplares adultos.

El aparato branquial de ambas especies (Figura 2.1) corresponde a la organización estructural de la subfamilia Alosinae, particularmente a la descrita para *B. tyrannus* (Nelson, 1967). La presencia del cartílago mediofaríngeobranquial permite a estas especies de lachas presentar un mayor número de espinas branquiales anteriores, en comparación de otras especies de Clupeiformes. Este cartílago y los pliegues de las espinas branquiales de los huesos infrafaríngeobranquiales del 2 al 4, parecen incrementar la superficie de filtración (Miller, 1969).

Las diferencias morfológicas más importantes encontradas en el aparato branquial entre estas especies, fueron el número de 'branquiespinulas' por mm y la longitud de las espinas branquiales, las cuales variaron significativamente entre especies (Tabla 2.1). Como en otros miembros del orden de los Clupeiformes, los órganos epibranquiales concentran y almacenan temporalmente partículas alimenticias. En el presente estudio se encontró que en las especies del género *Brevoortia*, a mayor tamaño del órgano epibranquial le corresponden espinas branquiales más largas, mayor número de 'branquiespinulas' e intestinos más largos. Tanto los órganos epibranquiales, como las longitudes intestinales también variaron significativamente entre especies. La modificación parcial del estómago pilórico en molleja y la presencia de un saco ciego en el estómago también sugiere un hábito de alimento micrófago para estas especies (Figura 2.2).

No obstante el número de individuos analizados para las dos especies de lachas fue relativamente bajo, de acuerdo con la Figura 2.3 el número de contenidos estomacales evaluados fueron suficientes para caracterizar de forma adecuada la dieta de estas especies.

Aunque la conducta trófica de *B. patronus* esta bien documentada (Chen *et al.*, 1992), este tipo de información es prácticamente inexistente para *B. gunteri*. En la laguna de Pueblo Viejo se encontró que ambas especies se alimentan principalmente de organismos planctónicos típicos del sistema (De la Lanza & Cantú, 1986; Contreras, 1993; Castillo-Rivera, 1995) y de detritus. La importancia del detritus como fuente de alimento, ha sido reportada previamente para *B. patronus* (Deegan *et al.*, 1990).

Los resultados de los análisis de discriminantes indicaron que hay diferencias significativas entre los hábitos de alimento de *B. gunteri* y *B. patronus*. Además, el análisis de discriminantes sirvió para identificar los grupos tróficos más importantes que estuvieron estadísticamente relacionados con los cambios en la dieta de las especies, sugiriendo posibles relaciones funcionales. Las presas más importantes en discriminar entre los hábitos de alimento de las especies fueron los organismos zooplanctónicos (tintinídeos, ostrácodos y copépodos calanoideos). Este análisis multivariado, ha sido usado por muchos autores dada la propiedad de distinguir diferencias

sutiles en la dieta de las especies de peces (Desselle *et al.*, 1978; Yap, 1988; Castillo-Rivera *et al.*, 1996; Labropoulou & Eleftheriou 1997; Castillo-Rivera *et al.*, 2000).

Así, las dos especies exhibieron un reparto de recursos tróficos, con el zooplancton predominando en los estómagos de *B. gunteri* y el fitoplancton constituyendo la gran mayoría de los contenidos estomacales de *B. patronus* (Tabla 2.2). Aunque ya ha sido estudiado el reparto de recursos tróficos entre larvas de *B. patronus* y de otras especies (Govoni *et al.*, 1983; Chen *et al.*, 1992), pocos estudios han comparado la dieta de adultos de especies de este género.

En general, se ha encontrado que las diferencias morfológicas entre especies regularmente se relacionan con diferencias en el uso de los recursos entre especies que coexisten (Paine *et al.*, 1982). En este sentido, algunos estudios han usado datos morfológicos en un intento de explicar las diferencias entre las dietas de las especies de peces (Stoner & Livingston, 1984). Particularmente las diferencias en morfología, especialmente en las características de la boca y branquias, pueden permitir diferencias en el tipo de alimento ingerido (Moyle & Cech, 1996). Así, se han evaluado las características de la boca (Hacunda, 1981; Hyslop, 1982; Harnois *et al.*, 1992), dentición (Goldschmid, 1982; Chen *et al.*, 1992), morfología de las espinas branquiales (Hessen *et al.*, 1988; Pohla & Goldschmid, 1989; MacNeil & Brandt, 1990; Mattson, 1992) y el número de las mismas (Lavin & McPhail, 1986; Pohla *et al.*, 1986; Hessen *et al.*, 1988), para explicar las diferencias entre las dietas de especies de peces coexistentes.

El análisis morfológico de *B. patronus* y *B. gunteri* sugiere que la dieta y el reparto de recursos tróficos entre estas especies, concuerdan con su morfología funcional. Así, *B. patronus* presentó un mayor número de 'branquiespinulas' por mm (19.47), formando una malla de filtrado más fina, capaz de retener algas unicelulares (generalmente los grupos tróficos pequeños), mientras que *B. gunteri* (con 14.11 'branquiespinulas por mm) filtró principalmente organismos zooplanctónicos (grupos tróficos de mayor tamaño). Un hecho relevante es que en estas especies que tienen una proporción en el número de 'branquiespinulas' de 1.37, el cual concuerda con la regla de Hutchinson (1959), la cual señala que entre especies potencialmente competidoras, las longitudes de las estructuras relacionadas con su alimentación tienden a presentar una proporción de 1.3, como mecanismo para evitar la competencia.

En realidad, la matriz de correlaciones del análisis de discriminantes, indica que los ítems zooplanctónicos fueron las variables discriminatorias más importantes en la separación de la dieta de las especies. La relación entre las características del aparato branquial (principalmente el número de 'branquiespinulas' y la longitud de las espinas branquiales) y el porcentaje relativo de fitoplancton ingerido fue confirmado por los análisis de correlación, los cuales fueron estadísticamente significativos para *B. gunteri*. En el caso de *B. patronus*, las correlaciones no fueron significativas, probablemente porque esta especie, al presentar una malla de filtración más fina, le permite capturar tanto presas pequeñas como grandes. Así, la evidencia indica que las diferencias interespecíficas entre los hábitos de alimento de *B. patronus* y *B. gunteri*, están correlacionadas con las diferencias morfológicas entre sus correspondientes aparatos branquiales. Werner (1979), Hacunda (1981), Lavin y McPhail (1986) y Santamarina (1993) han mostrado que el tamaño de la presa juega un papel importante en el reparto trófico entre especies. Particularmente en clupeidos, el reparto de recursos tróficos por el tamaño de las partículas alimenticias ha sido estudiado por Davies y Foltz (1991), quienes encontraron que el arenque *Alosa aestivalis* se alimenta de presas más grandes, mientras que la lacha de agua dulce *Dorosoma petenense* se alimenta sobre presas pequeñas, principalmente fitoplancton.

De acuerdo con la estructura del aparato branquial de *B. gunteri* y *B. patronus*, probablemente las partículas alimenticias capturadas por las 'branquiespinulas' descienden a la base de las espinas branquiales, luego estas son transportadas hacia atrás, a través de los surcos alcanzando la

confluencia de los limbos superior e inferior de cada arco branquial. Desde este punto, las partículas son transportadas hacia el segundo y subsecuentes arcos branquiales, alcanzando un surco entre el cuarto y quinto arco branquial. De aquí, estas son acarreadas hacia los órganos epibranchiales y luego hacia el esófago. Un mecanismo de transporte similar fue propuesto por Friedland (1985) para *B. tyrannus*.

También, las longitudes intestinales de *B. gunteri* y *B. patronus* pueden estar relacionadas con los tipos y tamaños de presas que respectivamente consumen cada una de ellas, ya que las longitudes intestinales son regularmente mayores en aquellas especies de peces que tienden a alimentarse de detritus, algas y pequeños organismos que aquellas que se alimentan de organismos de mayor tamaño (Chao & Musick, 1977; Moyle & Cech, 1996). Así, *B. patronus* presenta un intestino más largo y consume más detritus y algas que *B. gunteri*.

Por último, en relación con la amplitud de nicho trófico, *B. patronus* mostró un promedio ligeramente mayor que *B. gunteri*, lo cual podría estar relacionado con la longitud de las espinas branquiales, pues la primera especie presenta una longitud de la espina branquial intermedia significativamente mayor que *B. gunteri*, lo que le permitiría una mayor área de filtración y en consecuencia mayor diversidad de recursos tróficos capturados. En todo caso, este índice no mostró diferencias significativas entre especies.

Variabilidad sexual

A pesar que existieron ligeras diferencias entre las dietas de machos y hembras en las dos especies de clupeidos (Tabla 2.3), los análisis de discriminantes indicaron que estos cambios entre sexos en los hábitos de alimento no fueron significativos, tanto en *B. gunteri* como *B. patronus*. Esto pudo deberse en parte, a que ambas especies tendieron a no mostrar diferencias significativas en la talla entre sexos. Por otra parte, también se puede deber a que estos clupeidos no presentan una segregación temporal, ni espacial, de los individuos de cada sexo.

Con respecto a la amplitud de nicho trófico, aunque *B. gunteri* no mostró diferencias significativas entre sexos en la diversidad de recursos tróficos consumidos, los machos de *B. patronus* mostraron un promedio significativamente mayor al presentado por las hembras, lo cual se relaciona con el hecho que los machos consumieron más grupos tróficos que las hembras (Tabla 2.3).

Aunque existen conspicuos cambios ontogénicos en los hábitos de alimento de las especies de peces (Livingston, 1982; Ross, 1986), debido a que para el análisis trófico de los clupeidos, fueron empleados sólo especímenes adultos, prácticamente la mayoría de individuos de ambas especies quedaron incluidos en uno sólo de los grupos de talla propuestos en la metodología (120 mm a 160 mm), por lo que se consideró no conveniente realizar el estudio de la variabilidad ontogénica en los hábitos de alimento de estas especies.

Variabilidad estacional

Estacionalmente, aunque *B. patronus* mostró cambios significativos en los hábitos de alimento entre épocas, fue evidente que tanto en secas como en lluvias la principal fuente de alimento para esta especie fue el fitoplancton (>60%; Tabla 2.4), lo cual es reflejo de su capacidad branquial para filtrar elementos planctónicos de tamaño relativamente más pequeño. Los cambios dietéticos entre estaciones pueden haber sido influenciados por los cambios significativos que en la talla mostró este clupeido entre épocas.

En relación con los hábitos de alimento de *B. gunteri*, esta especie tendió a consumir más fitoplancton durante la época de secas y más zooplancton durante la época lluviosa (Tabla 2.4), siendo también estas diferencias de carácter significativo. Estos cambios en la dieta, se pueden

relacionar con las características del aparato filtrador de la especie, el tamaño de las presas preferidas y las condiciones ambientales prevalecientes en el sistema en cada una de las épocas climáticas. Esto debido a que en general, los organismos fitoplanctónicos tienden a ser más grandes bajo condiciones de salinidad alta (aguas con una correspondiente mayor densidad) que aquellos de forma similar que se presentan en condiciones de baja salinidad (aguas con menor densidad), debido a que el tamaño pequeño provee ventajas al presentar una mayor relación superficie volumen, lo que permite un retardo en el hundimiento del fitoplancton (Hughes, 1980; Mann, 1980). Así, durante la época de lluvias (período de baja salinidad y menor densidad del agua), se vería favorecida la presencia de los elementos fitoplanctónicos más pequeños, los cuales no podrían ser filtrados eficientemente por *B. gunteri*, mientras que en la época de secas, con mayores salinidades y en consecuencia aguas más densas, las formas de fitoplancton de mayor tamaño predominarían en el sistema, siendo más sensibles éstas a su retención en el aparato branquial de esta especie. En relación con lo anterior, el mayor consumo de zooplancton por esta especie durante la época de lluvias, podría representar una compensación al consumo diferencial de fitoplancton entre los dos períodos.

Considerando los valores de la Lambda de Wilks, se puede observar que entre épocas la dieta fue más similar en el caso de *B. patronus* ($\lambda=0.439$) y con mayores diferencias en el caso *B. gunteri* ($\lambda=0.191$).

Asimismo, tanto en la época de lluvias como en la de secas, existieron diferencias significativas entre la dieta de las especies. Considerando también los valores de la Lambda de Wilks, estas diferencias fueron más conspicuas en la época de secas ($\lambda=0.101$), que en la de lluvias ($\lambda=0.534$), lo cual puede estar fuertemente influenciado, por la restricción al acceso de fitoplancton de tamaño idóneo (grande) por *B. gunteri* durante la época seca, como se discutió previamente, permitiendo mayores diferencias interespecíficas. La segregación estacional de los hábitos de alimento, se ve adicionalmente favorecida por una segregación en la distribución estacional de estas especies en la laguna de Pueblo Viejo, en la cual *B. gunteri* es más abundante durante la época de secas, mientras que *B. patronus* en la de lluvias (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 2000).

Con respecto a la diversidad de recursos tróficos consumidos, aunque ambas especies ingirieron más recursos en la época de lluvias (Tabla 2.4), existió una tendencia a que sus respectivos índices de amplitud de nicho trófico, no difirieran entre estaciones.

Variabilidad espacial

Espacialmente, para *B. patronus* en ambos tipos de ambiente la fuente más importante de alimento la constituyó el fitoplancton, aunque consumió más organismos fitoplanctónicos en las zonas sin vegetación sumergida y más organismos zooplanctónicos en las zonas con *R. maritima* (Tabla 2.5). Estas diferencias fueron significativas a pesar que los individuos de esta especie, no mostraron diferencias significativas en la talla entre los dos tipos de ambiente, por lo que los cambios dietéticos se pueden relacionar con la variabilidad espacial en la disponibilidad de los recursos tróficos. Así, podría existir una mayor disponibilidad de fitoplancton en las zonas que carecen de vegetación sumergida debido a un mayor espacio de flotación, mientras que las en zonas con este tipo de vegetación -las cuales tienden a presentar una elevada abundancia de invertebrados crustáceos, por el papel que juegan estos ambientes como áreas de crianza y protección para estos organismos (Heck & Orth, 1980)-, representarían un hábitat con una mayor disponibilidad de crustáceos como recursos tróficos.

Similarmente, *B. gunteri* presentó diferencias significativas en la dieta entre el hábitat sin y con vegetación sumergida, a pesar de que esta especie tampoco mostró diferencias significativas en la talla a este nivel. Así, *B. gunteri* consumió más fitoplancton en las zonas sin vegetación sumergida (que se caracterizan por presentar altas salinidades), lo que se podría relacionar, al igual que en la variación estacional de la dieta, con la selección de un tamaño ideal de fitoplancton de acuerdo a las características ambientales. Como se discutió previamente, en aguas de salinidad elevada, el fitoplancton tiende a ser más grande y en consecuencia más susceptible de ser capturado por esta especie. Por el contrario en las zonas con vegetación sumergida, donde la salinidad es menor, la presencia de fitoplancton más pequeño se vería favorecida, siendo éste más difícil de ser retenido por el aparato branquial de *B. gunteri*.

Considerando los valores de la Lambda de Wilks, los cambios en los hábitos de alimento entre épocas, fueron más conspicuos para *B. gunteri* ($\lambda=0.281$), que para *B. patronus* ($\lambda=0.526$).

Además, tanto en el hábitat con vegetación sumergida como en el hábitat sin este tipo de vegetación, la dieta entre ambas especies mostró diferencias significativas, que de acuerdo a los valores de la Lambda de Wilks, fueron más grandes en las zonas sin vegetación ($\lambda=0.366$), que en las que presentan lechos de *R. maritima* ($\lambda=0.555$).

Esta segregación espacial en las dietas, puede ser causa o efecto del uso diferencial que estas especies tienen de los dos principales tipos de hábitat del sistema, en el cual *B. gunteri* es más abundante en el hábitat sin vegetación sumergida, con salinidades altas, mientras que *B. patronus* es más frecuente en el hábitat con vegetación sumergida, con salinidades bajas (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 2000). Por el contrario, en algunos estudios donde *B. gunteri* no coexiste con *B. patronus*, se han reportado que esta última especie es capturada principalmente en áreas no vegetadas (Weaver & Holloway, 1974; Minello & Webb, 1997). Por lo tanto en la laguna de Pueblo Viejo, el mayor número de individuos *B. patronus* en donde existen densos lechos de *R. maritima*, podría estar relacionado con un desplazamiento de hábitat por la presencia de *B. gunteri*. Este hecho podría representar fuertes implicaciones evolutivas con respecto a la competencia entre estas especies, pues asumiendo que *B. gunteri* es competitivamente más fuerte, desplazaría a *B. patronus* de los ambientes y épocas de alta salinidad, donde el plancton tendería a ser más grande y en consecuencia la actividad trófica de esta especie sería más eficiente dadas las características discutidas de su aparato branquial. Como resultado y también asumiendo una menor capacidad competitiva de *B. patronus*, esta especie sería desplazada a los ambientes y épocas donde la salinidad es baja y en consecuencia el tamaño del plancton tendería a ser más pequeño, lo que implica un posible desplazamiento de caracteres morfológicos de esta especie (concretamente en el número de 'branquiespinulas'), que le permitiera una malla de filtrado más fina, capaz de retener organismos más pequeños. Indudablemente la comprobación de esta teoría requiere de datos del número de 'branquiespinulas' de estas especies, cuando no coexiste una con otra.

También espacialmente, aunque ambas especies de lachas consumieron más grupos tróficos en las zonas sin vegetación sumergida, para ninguna de las dos existieron diferencias significativas del índice de amplitud de nicho trófico entre hábitat.

Los presentes resultados sugieren que el reparto de recursos inter e intraespecífico de estas dos especies de clupeidos, es favorecida en gran medida por las diferencias que presentan en sus respectivos aparatos branquiales y por sus respectivas segregaciones espacio-temporales, lo cual puede atenuar la competencia intra e interespecífica, facilitando su coexistencia local.

FAMILIA ARIIDAE RESULTADOS

DIETA GENERAL

De la familia Ariidae fueron analizados los contenidos estomacales de 143 individuos de la especie *Cathorops melanopus*, cuyas longitudes patrón oscilaron entre 30.00 y 223.00 mm, con un promedio de 107.93 mm, mientras que el peso de estos organismos varió de 0.48 a 204.42 g, con un promedio 39.89 g. De la especie *Ariopsis felis* fueron analizados 77 individuos cuyas longitudes variaron entre 38.00 y 260.00 mm, presentando un promedio de 150.62 mm, mientras que el peso osciló entre 1.00 y 384.53 g, con un promedio de 111.75 g. De la especie *Bagre marinus* fueron analizados sólo 13 individuos, cuyas longitudes fueron de 69.00 a 190.00 mm, presentando un promedio de 121.46 mm y cuyos correspondientes pesos variaron entre 7.11 y 189.26 g., con un promedio 67.32 g. La longitud patrón de los áridos mostró diferencias significativas entre especies ($F=11.568$; $g.l.=2/230$; $P<0.001$), debidas (Tukey) a las diferencias existentes en los promedios de talla entre *C. melanopus* y *A. felis*. En este sentido, las pruebas de Kolmogorov-Smirnov indicaron que las distribuciones de tallas fueron significativamente diferentes entre *C. melanopus* y *A. felis* ($Z=2.919$; $P<0.001$), pero no entre *C. melanopus* y *B. marinus* ($Z=0.797$; $P=0.550$), ni entre *A. felis* y *B. marinus* ($Z=1.049$; $P=0.221$).

Con respecto a las estructuras anatómicas relacionadas con la alimentación de los áridos, en la Figura 3.1 se muestra la organografía interna del tubo digestivo, esquematizada bajo el patrón general de *A. felis*. Las tres especies presentan una boca relativamente inferior (Figura 3.1a), con dientes pequeños en el dentario, maxilar, vómer y palatino (dentición palatina), presentando espinas branquiales cortas y robustas, que en el primer arco fueron de 17 para *C. melanopus*, 14 para *A. felis* y 8 para *B. marinus* (Figura 3.1b). Las tres especies presentan estómago en forma de saco, hígado grande (Figura 3.1b y c) y una longitud del intestino largo, con muchas asas intestinales (Figura 3.1b y c). Así, la longitud relativa del intestino de *C. melanopus* osciló entre 88.24 a 264.46 %, con un promedio de 173.23%, la de *A. felis* varió entre 105.26 y 273.08, con un promedio de 187.49, y la de *B. marinus* fue de 169.59 a 255.43%, con un promedio de 200.57%. La longitud relativa del intestino mostró diferencias significativas entre las tres especies ($F=5.126$; $g.l.=2/198$; $P=0.007$), debidas (Tukey) a las diferencias entre los promedios de *C. melanopus* y *A. felis*.

Con respecto a la alimentación, el análisis de los contenidos estomacales indicó que *A. felis* consumió un total 15 grupos tróficos, *C. melanopus* 14 y *B. marinus* sólo 9 (Tabla 3.1). El comportamiento del número de ítems consumidos acumulativamente con respecto al número de contenidos estomacales analizados cronológicamente en cada especie, indica que entre el 55 y 70% de los individuos analizados, ya no existió incremento en el consumo de grupos tróficos (Figura 3.2).

La dieta de *C. melanopus* se basó principalmente (>89%) en el consumo crustáceos y detritus (Tabla 3.1). Dentro de los crustáceos, los copépodos, restos no determinados y los peracáridos, fueron los grupos que mayor contribución presentaron dentro de esta categoría trófica, mientras que otros invertebrados, peces y plantas, fueron consumidos sólo eventualmente, contribuyendo en menos del 7% en la dieta de esta especie. Para *A. felis*, los crustáceos (principalmente los decápodos) y los peces (principalmente los restos), representaron la fuente más importante de alimento (>72%), además del detritus que contribuyó de manera substancial, mientras que otros invertebrados y los grupos vegetales fueron menos relevantes (<8%). Por último, *B. marinus* consumió principalmente (>72%) detritus y peces, aunque los crustáceos (principalmente los decápodos) también fueron consumidos con regularidad, mientras que los componentes vegetales (en mayor grado los restos no determinados) fueron consumidos sólo ocasionalmente (<9%).

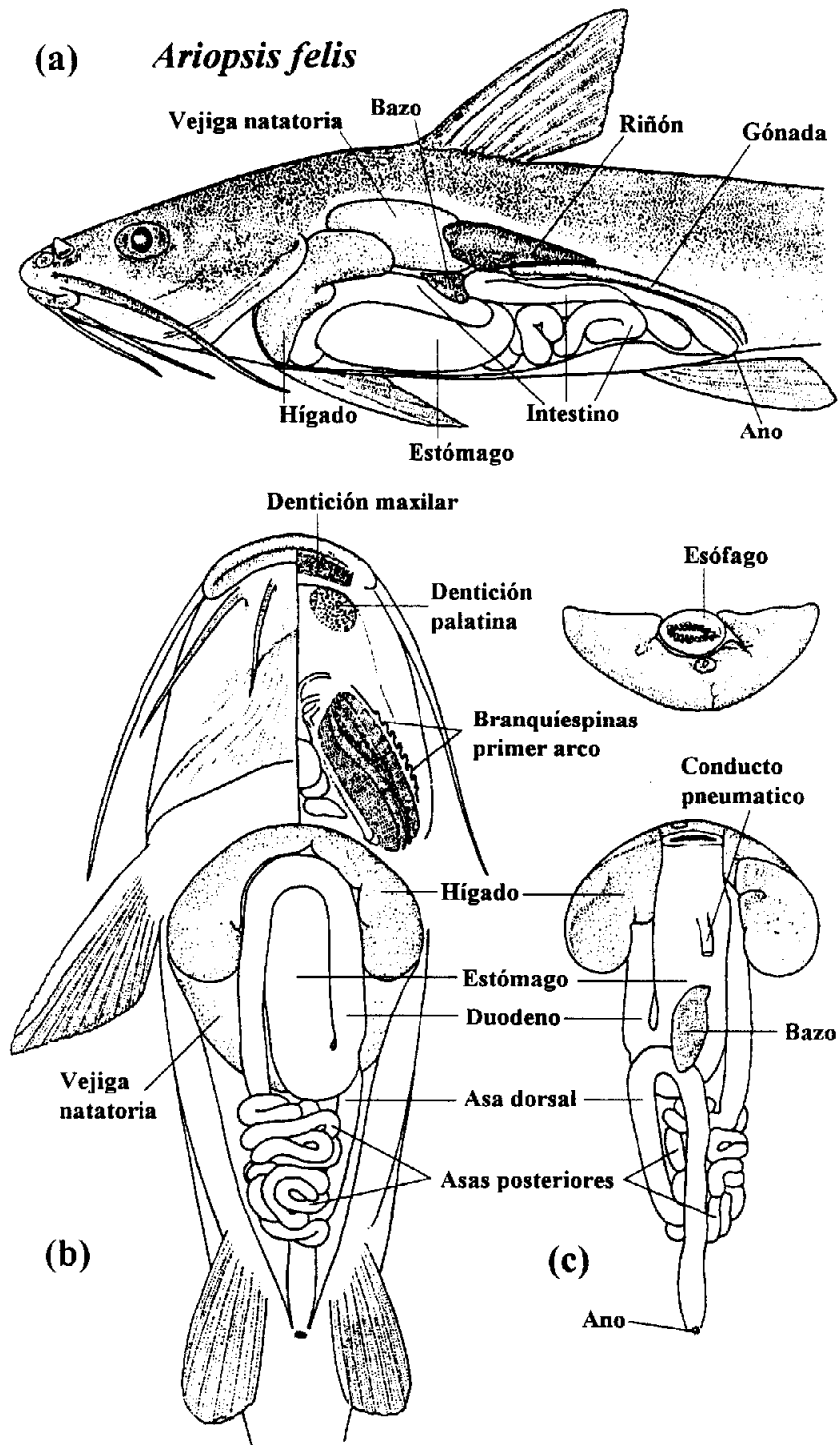


Figura 3.1. Organografía trófica de la familia Ariidae, representada por la especie *Ariopsis felis*. (a) Vista lateral. (b) Vista ventral. (c) Tubo digestivo disecado.

Tabla 3.1. Frecuencia de ocurrencia e importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de las tres especies de áridos en la laguna de Pueblo Viejo.

Grupos Tróficos	<i>Cathorops melanopus</i> n=143		<i>Ariopsis felis</i> n=77		<i>Bagre marinus</i> n=13	
	Frecuencia	Importancia	Frecuencia	Importancia	Frecuencia	Importancia
Otros Invertebrados		1.38		1.83		0.00
Insectos	0.00	0.00	6.49	1.82	0.00	0.00
Polychaeta y Mollusca	9.79	1.38	1.30	0.01	0.00	0.00
Crustacea		53.55		46.25		18.76
Copepoda	51.05	22.55	6.49	0.71	0.00	0.00
Peracarida		12.20		4.09		0.00
Tanaidacea	17.48	6.08	9.09	1.62	0.00	0.00
Anfípoda	18.18	6.12	9.09	2.47	0.00	0.00
Decapoda		2.00		21.94		13.07
Penaidea y Caridea	4.20	1.15	23.38	10.19	7.69	6.15
Brachyura	1.40	0.42	9.09	5.06	0.00	0.00
Restos de Brachyura	3.50	0.43	16.88	6.69	7.69	6.92
Restos no identificados	43.36	16.80	42.86	19.51	23.08	5.69
Peces		6.81		26.14		35.76
Osteichthyes	0.70	0.42	5.19	3.51	7.69	5.38
Restos de Osteichthyes	21.68	6.39	53.25	22.64	61.54	30.38
Plantas		2.32		7.10		8.69
Ruppiacea-Macroalgae	11.19	1.45	25.97	4.09	15.38	0.54
Restos no determinados	9.09	0.87	22.08	3.01	46.15	8.15
Detritus		35.92		18.66		36.77
Orgánico	56.64	24.32	48.05	17.82	61.54	35.39
Inorgánico	24.48	11.60	2.60	0.84	7.69	1.38
Total de ítems consumidos		14		15		9

La dieta de las especies mostró tres hechos relevantes (Tabla 3.1). El primero de ellos es que dentro del consumo de crustáceos, los restos no identificados contribuyeron entre el 30 y 42% y del consumo de peces, los restos no identificados representaron aproximadamente entre el 85 y 95% de importancia de esta categoría trófica. Por último, fue relevante la presencia de detritus inorgánico en los contenidos estomacales de las tres especies.

Con respecto al consumo de los principales grupos tróficos de origen animal, entre las tres especies existió un aparente reparto de recursos de acuerdo a la talla de las presas (Tabla 3.1). Así, *C. melanopus* consumió más copépodos y peracáridos (organismos de talla relativamente pequeña), *A. felis* más decápodos (organismos de talla mediana) y *B. marinus* consumió preferentemente peces (organismos regularmente de talla mayor).

En este sentido el análisis de discriminantes demostró que existieron diferencias significativas entre las dietas de *C. melanopus* y *A. felis* ($\lambda=0.4786$; $P<0.001$; c.c.c.=85%), siendo los ítems más importantes en la segregación de los correspondientes hábitos de alimento, los copépodos

(-0.490), restos de peces (0.362) y los decápodos (peneideos y carideos: 0.300; restos no determinados: 0.277). La dieta de *C. melanopus* también difirió de la de *B. marinus* ($\lambda=0.645$; $P<0.001$; c.c.c.= 89.74%), con los restos vegetales (-0.501), los restos de peces (-0.457) y los copépodos (0.370), como los grupos tróficos con mayor importancia en la separación de las dietas. Por el contrario los hábitos de alimento de *A. felis* y *B. marinus*, no mostraron diferencias significativas ($\lambda=0.806$; $P=0.231$).

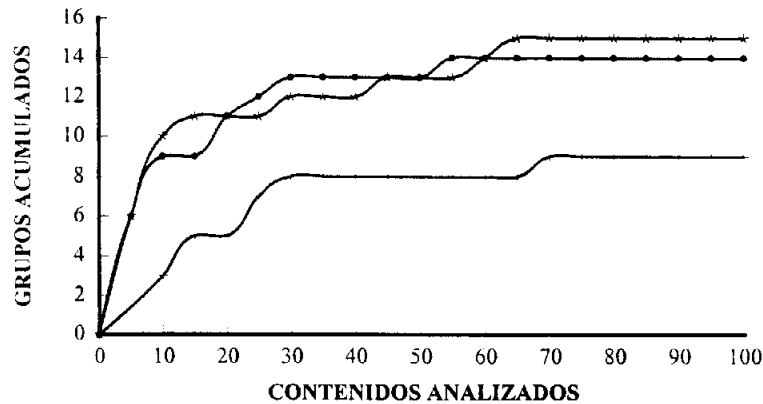


Figura 3.2. Número acumulado de categorías tróficas consumidas por *Cathorops melanopus* (●), *Ariopsis felis* (*) y *Bagre marinus* (+), en función del incremento del porcentaje de contenidos estomacales analizados.

La amplitud de nicho trófico de *C. melanopus* varió de 0 a 1.640, con un promedio de 0.682, la de *A. felis* osciló de 0 a 1.557, con un promedio de 0.725, y los valores correspondientes a *B. marinus* variaron de 0 a 1.089, con un promedio de 0.556. A pesar de lo anterior, no existieron diferencias significativas en los promedios de amplitud trófica entre las tres especies ($F=0.902$; g.l.= 2/232; $P=0.407$).

En relación a la intensidad de la alimentación, el índice de repleción de *C. melanopus* osciló entre 0.004 y 7.184%, con un promedio de 0.880, el de *A. felis* varió entre 0.001 y 8.804%, con un promedio 1.575% y los valores de *B. marinus* oscilaron entre 0.204 y 7.049%, con un valor promedio de 2.730%. Los promedios de este índice mostraron diferencias significativas entre especies ($F=17.651$; g.l.= 2/231; $P<0.001$), debidas (Tukey) a las diferencias entre los promedios de cada una de ellas.

VARIABILIDAD SEXUAL

La talla promedio de los machos ($\bar{x}=149.66$) de *C. melanopus*, difirió significativamente ($F=36.579$; g.l.=1/102; $P<0.001$) de la de las hembras ($\bar{x}=101.37$) y sus respectivas distribuciones de tallas también difirieron significativamente ($Z=2.404$; $P<0.001$). Para *A. felis*, la talla de los machos ($\bar{x}=180.53$) y hembras ($\bar{x}=158.06$), no difirieron significativamente ($H=1.110$; g.l.=1; $P=0.292$) y tampoco difirieron sus correspondientes distribuciones de tallas ($Z=0.827$; $P=0.501$). Para *B. marinus*, la talla del único macho analizado (190.00 mm), difirió significativamente ($t=-3.891$ g.l.=7; $P=0.006$) del promedio de talla de las hembras ($\bar{x}=117.63$).

Con respecto a la longitud intestinal relativa, el promedio de los machos ($\bar{x}=173.17\%$) de *C. melanopus*, no difirió significativamente ($F=0.435$; g.l.=1/88; $P=0.511$) del promedio de hembras ($\bar{x}=178.35\%$). Para *A. felis*, tampoco existieron diferencias significativas ($F=1.421$; g.l.=1/59; $P=0.238$) entre los promedios de machos ($\bar{x}=201.04\%$) y de hembras ($\bar{x}=190.33$). En el caso

particular de *B. marinus*, la longitud relativa del intestino del macho (210.53%), tampoco difirió significativamente ($t=-0.398$; g.l.=4; $P=0.711$) del promedio de las hembras ($x=204.21$). En relación con la variabilidad de la dieta entre sexos, aunque los machos y hembras de *C. melanopus* consumieron los mismos grupos tróficos, existieron diferencias en cuanto a la proporción en que fueron ingeridos algunos de estos. Así, los machos tendieron a consumir en mayor proporción presas de tamaño relativamente más grandes (tales como decápodos y peces), además de consumir más detritus inorgánico. Por el contrario la hembras de esta especie tendieron a consumir más presas pequeñas (como los copépodos) y componentes vegetales (Tabla 3.2). Un análisis de discriminantes indicó que para *C. melanopus*, existieron diferencias significativas entre la dieta de los machos y hembras ($\lambda=0.640$; $P=0.001$; c.c.c.=75.96%), con el detritus inorgánico (-0.451) y los copépodos (0.450), como los más importantes en la separación.

Tabla 3.2. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de machos y hembras de las tres especies de áridos.

Grupos Tróficos	<i>Cathorops melanopus</i>		<i>Ariopsis felis</i>		<i>Bagre marinus</i>		
	Machos n=41 Importancia	Hembras n=63 Importancia	Machos N=15 Importancia	Hembras n=52 Importancia	Macho n=1 Importancia	Hembras n=8 Importancia	
Otros Invertebrados	1.68	1.38	2.00	2.14	0.00	0.00	
Insectos		0.00	0.00	2.00	2.12	0.00	0.00
Polychaeta y Mollusca		1.68	1.38	0.00	0.02	0.00	0.00
Crustacea	34.88	59.37	43.00	47.50	0.00	11.38	
Copepoda	10.37	25.56	0.67	0.17	0.00	0.00	
Peracarida	10.12	12.70	3.67	2.69	0.00	0.00	
Tanaidacea	7.56	4.13	3.67	0.96	0.00	0.00	
Anfipoda	2.56	8.57	0.00	1.73	0.00	0.00	
Decapoda	3.90	1.84	19.33	26.54	0.00	11.25	
Peneidea y Caridea	2.68	0.71	7.33	12.79	0.00	0.00	
Brachyura	0.98	0.32	12.00	3.85	0.00	0.00	
Restos de Brachyura	0.24	0.81	0.00	9.90	0.00	11.25	
Restos no identificados	10.49	19.27	19.33	18.10	0.00	0.13	
Peces	11.05	5.49	34.33	25.54	100.00	37.50	
Osteichthyes	0.00	0.00	0.00	5.19	70.00	0.00	
Restos de Osteichthyes	11.05	5.49	34.33	20.35	30.00	37.50	
Plantas	1.61	3.50	4.67	6.00	0.00	7.38	
Ruppiacea-Macroalgae	0.27	2.71	1.67	4.62	0.00	0.63	
Restos no determinados	1.34	0.79	3.00	1.38	0.00	6.75	
Detritus	50.78	30.26	16.00	18.83	0.00	43.75	
Orgánico	22.83	25.18	11.67	18.83	0.00	43.75	
Inorgánico	27.95	5.08	4.33	0.00	0.00	0.00	
Total de ítems consumidos	13	13	11	14	2	9	

Por el contrario, a pesar que para *A. felis* los machos consumieron más peces y las hembras más crustáceos y plantas, y de que existieron grupos tróficos exclusivamente consumidos por uno u otro sexo, estas diferencias no fueron mayores al 10%. Debido a esto, un análisis de discriminantes indicó que entre machos y hembras de esta especie, no existieron diferencias significativas en sus correspondientes hábitos de alimento ($\lambda=0.740$; $P=0.233$).

Con respecto a *B. marinus*, la dieta del macho se basó en el consumo exclusivo de peces, mientras que las hembras presentaron un espectro trófico más variado. Aún así, para esta especie, no existieron diferencias significativas en la dieta entre sexos ($\lambda=0.326$; $P=0.410$).

En relación con la amplitud de nicho trófico, para *C. melanopus* los valores de este índice mostraron diferencias significativas entre machos ($\bar{x}=0.445$) y hembras ($\bar{x}=0.797$; $H=14.417$; $g.l.=1$; $P=0.001$). Por el contrario, los promedios de machos ($\bar{x}=0.646$) y hembras ($\bar{x}=0.687$) de *A. felis*, no difirieron significativamente ($F=0.094$; $g.l.=1/65$; $P=0.760$). La amplitud trófica del macho de *B. marinus* (0.611), no difirió significativamente ($t=-0.599$; $g.l.=7$; $P=0.567$), del promedio de las hembras ($\bar{x}=0.510$).

Con respecto a la intensidad de la alimentación, el índice de repleción de *C. melanopus* fue mayor para las hembras ($\bar{x}=0.844$) que para los machos ($\bar{x}=0.366$), existiendo diferencias significativas ($F=11.199$; $g.l.=1/102$; $P=0.0011$). Para *A. felis*, los promedios de este índice de machos (1.398) y hembras (1.595), no difirieron significativamente ($F=0.149$; $g.l.=1/65$; $P=0.701$). El índice de repleción del macho de *B. marinus* (7.049), fue significativamente mayor ($t=-6.740$; $g.l.=7$; $P<0.001$), que el promedio de las hembras ($\bar{x}=2.512$).

VARIABILIDAD ONTOGENICA

Para evaluar los cambios ontogénicos de los miembros de la familia Ariidae, se siguieron los criterios generales de formar grupos de talla cada 40 mm. Para mantener los grupos formados, lo más equitativamente posible en cuanto al número de observaciones, para *C. melanopus* el grupo de talla 1, lo conformaron los individuos con longitud patrón < 40.00 mm y de 40.01 a 80.00 mm; el grupo de talla 2, lo constituyeron los individuos entre 80.01 y 120.00 mm; los de talla 3 por aquellos individuos entre 120.01 y 160.00 mm; y por último la talla 4 estuvo integrada por los individuos entre 160.01 y 200.00, más un individuo de 233 mm. En este mismo sentido, para *A. felis* los individuos de talla 1, comprendieron longitudes < 80.00 mm; los de talla 2 por los individuos con tallas entre 80.01 y 120.00 mm, y por los de 120.01 a 160.00 mm; los de talla 3 por los individuos con longitudes entre 160.01 y 200.00 mm; y por último los de talla 4, constituida por los individuos que midieron entre 201.00 y 260.00 mm. Debido a los pocos individuos analizados de *B. marinus*, se formaron sólo dos grupos de talla, el primero comprendió los individuos entre 40.01 y 120.00 mm, y el segundo estuvo representado por individuos con longitudes entre 120.01 y 200.00 mm.

En relación con las variaciones ontogénicas en la longitud relativa del intestino (Tabla 3.3), para *C. melanopus* se presentó un patrón general de aumento en la proporción del intestino a medida que los peces crecen (excepto en la talla 4), existiendo para esta especie diferencias significativas entre tallas, debidas (Tamhane) a las diferencias entre los individuos con mayor promedio (talla 2 y 3) y aquellos con los promedios más bajos (talla 1 y 4). También para *A. felis* existió un aumento progresivo en la longitud relativa del intestino a medida que los peces aumentaron de tamaño, existiendo diferencias significativas entre tallas, las cuales fueron debidas (Tukey) a que la longitud relativa intestinal promedio de los individuos de talla 1 fue significativamente diferente de los promedios de las otras tres tallas. Tanto *C. melanopus* ($JT=2.570$; $P=0.01$), como *A. felis* ($JT=6.092$; $P<0.001$), mostraron que los cambios progresivos fueron también

significativos. Por último, aunque también *B. marinus* presentó la misma tendencia, las diferencias entre promedios de tallas no fueron significativas.

Con respecto a los hábitos de alimento (Tabla 3.4), *C. melanopus* mostró cambios ontogénicos determinados por un decremento en el consumo de copépodos y de restos de crustáceos, y un aumento en el consumo de decápodos, peces y detritus, a medida que los peces aumentan de tamaño, mientras que los peracáridos fueron consumidos principalmente por los individuos de tallas intermedias (2 y 3). La longitud patrón de los individuos de esta especie se correlacionó significativamente en forma directa con los decápodos ($r=0.211$; $P=0.011$), peces ($r=0.284$; $P=0.001$) y detritus ($r=0.377$; $P<0.001$); y en forma inversa con los copépodos ($r=-0.445$; $P<0.001$) y con los restos de crustáceos, aunque en este último caso sólo a un nivel de $P<0.1$ ($r=-0.155$; $P=0.064$).

Tabla 3.3. Promedios por grupo de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) de la longitud relativa del intestino de las tres especies de áridos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Promedios				Pruebas de significación		
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Prueba	g.l.	P
<i>Cathorops melanopus</i>	141.40 (32)	189.98 (42)	201.51 (24)	157.40 (23)	H=50.972	3	<0.0001
<i>Ariopsis felis</i>	154.75 (20)	183.67 (11)	199.28 (28)	218.05 (12)	F=21.135	3/67	<0.0001
<i>Bagre marinus</i>	197.61 (4)	203.53 (4)			F=0.074	1/6	0.7946

Así, los individuos más pequeños *C. melanopus* (talla 1), consumieron principalmente copépodos, detritus y restos no determinados de crustáceos (>80%), siendo los mismos grupos más consumidos (>78%) por los individuos de talla 2, pero en un orden de importancia invertido (restos de crustáceos, detritus y copépodos). Para los individuos de talla 3, el detritus fue la principal fuente de alimento, seguido por los peracáridos y los peces (>75%), mientras que los individuos más grandes (talla 4), basaron su dieta principalmente en el detritus y los peces (>80%; Tabla 3.4).

Análisis de discriminantes demostraron que las dietas de los individuos de talla 1 y talla 2 de *C. melanopus*, mostraron diferencias significativas ($\lambda=0.727$; $P=0.021$; c.c.c.= 68.82%), determinadas por el consumo diferencial de detritus inorgánico (0.674), restos de crustáceos (0.438) y copépodos (-0.313). La dieta de los individuos de talla 1 también difirió significativamente de la dieta de los de talla 3 ($\lambda=0.519$; $P<0.001$; c.c.c.=83.10%) y de la talla 4 ($\lambda=0.304$; $P<0.001$; c.c.c.=91.30%), siendo en ambos casos los copépodos (0.614, 0.568) y el detritus inorgánico (-0.404, -0.525), los grupos tróficos más importantes en la separación de las respectivas dietas. La dieta de los individuos de talla 2, también mostró diferencias significativas de la de los de talla 3 ($\lambda=0.587$; $P=0.002$; c.c.c.=77.03%) y de la de los de talla 4 ($\lambda=0.287$; $P<0.001$; c.c.c.=93.06%), siendo en ambos casos los ítems más importantes en la separación de las dietas, los copépodos (0.446, 0.384), los restos de crustáceos (0.406, 0.259) y los restos de peces (-0.421, -0.182). Por último, las dietas de los individuos más grandes (talla 3 y 4), difirieron pero sólo a una $P<0.1$ ($\lambda=0.588$; $P=0.055$; c.c.c.=74.0%).

Para *A. felis* los cambios ontogénicos en la dieta fueron marcadamente progresivos (Tabla 3.4), caracterizándose por un aumento en el consumo de decápodos y peces, y por un decremento en el consumo de copépodos, peracáridos, restos de crustáceos, plantas y detritus. De hecho, la longitud patrón de esta especie, se correlacionó significativamente en forma directa con la

importancia en el consumo de decápodos ($r=0.246$; $P=0.031$) y peces ($r=0.339$; $P=0.003$) y en forma inversa con la importancia en el consumo de peracáridos ($r=-0.408$; $P<0.001$), copépodos ($r=-0.224$; $P=0.050$), restos de crustáceos ($r=-0.224$; $P=0.050$) y plantas ($r=-0.199$; $P=0.082$), aunque en estos últimos casos sólo a un nivel de $P<0.1$.

Tabla 3.4. Importancia relativa porcentual (%) de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de los diferentes grupos de talla de las tres especies de áridos.

Grupos Tróficos	<i>Cathorops melanopus</i>				<i>Ariopsis felis</i>				<i>Bagre marinus</i>	
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Talla 1	Talla 2
	n=45	n=48	n=26	n=24	n=20	n=13	n=31	n=13	n=7	n=6
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Otros Invertebrados	1.02	0.73	3.85	0.71	2.00	3.93	0.97	1.54	0.00	0.00
Insectos	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	3.85	0.97	1.54	0.00	0.00
Polychaeta y Mollusca	1.02	0.73	3.85	0.71	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustacea	67.22	68.08	37.85	15.93	50.85	47.15	45.22	40.78	2.29	38.00
Copepoda	39.89	25.31	7.69	0.63	1.80	0.69	0.32	0.00	0.00	0.00
Peracarida	12.11	13.95	19.04	1.46	12.00	3.46	0.97	0.00	0.00	0.00
Tanaidacea	7.22	6.35	8.85	0.42	3.50	1.92	0.97	0.00	0.00	0.00
Anfípoda	4.89	7.60	10.19	1.04	8.50	1.54	0.00	0.00	0.00	0.00
Decapoda	0.44	1.57	1.93	5.88	10.00	13.46	30.48	28.47	0.00	28.33
Peneidea y Caridea	0.22	0.94	0.39	4.17	2.00	6.92	19.19	4.62	0.00	13.33
Brachyura	0.00	0.42	0.00	1.67	0.50	0.00	5.81	15.39	0.00	0.00
Restos Brachyura	0.22	0.21	1.54	0.04	7.50	6.54	5.48	8.46	0.00	15.00
Restos crustáceos	14.78	27.25	9.19	7.96	27.05	29.54	13.45	12.31	2.29	9.67
Peces	3.38	2.83	13.31	14.17	13.00	18.31	28.23	49.23	36.43	35.00
Osteichthyes	0.00	1.25	0.00	0.00	0.00	0.00	1.29	17.69	0.00	11.67
Restos de peces	3.38	1.58	13.31	14.17	13.00	18.31	26.94	31.54	36.43	23.33
Plantas	2.47	2.41	1.54	2.75	10.50	9.77	5.74	2.46	4.14	14.00
Ruppiacea-Macroalgae	1.36	1.06	1.15	2.75	4.75	7.85	3.00	1.92	0.71	0.33
Restos de plantas	1.11	1.35	0.39	0.00	5.75	1.92	2.74	0.54	3.43	13.67
Detritus	25.91	25.93	43.46	66.46	23.65	20.85	19.84	6.00	57.14	13.00
Orgánico	25.69	17.83	30.19	28.33	23.65	15.85	19.84	6.00	57.14	10.00
Inorgánico	0.22	8.10	13.27	38.13	0.00	5.00	0.00	0.00	0.00	3.00
Total de ítems consumidos	12	14	12	12	12	13	12	10	5	9

Así, los individuos de *A. felis* de talla 1 y 2, presentaron hábitos de alimento muy similares, siendo las principales fuentes de alimento en ambos grupos de talla (>72%), los peracáridos, restos de crustáceos, detritus y peces. Para los individuos de talla 3 de esta especie, el alimento más importante (>75%) fueron los decápodos, los peces y el detritus, mientras que la dieta de los individuos más grandes (talla 4), se centró principalmente (>77%) en el consumo de peces y

decápodos. En este sentido, aunque la dieta de los individuos de talla 1 no mostró diferencias significativas de la dieta de los individuos de talla 2 ($\lambda=0.594$; $P=0.465$), si las presentó con la dieta de los de talla 3 ($\lambda=0.508$; $P=0.007$; c.c.c.= 86.27%), siendo los ítems más importantes en la separación de la dieta los anfípodos (0.507) y peneideos y carídeos (-0.310). La dieta de los individuos de talla 1 también difirió de aquella de los de talla 4 ($\lambda=0.315$; $P=0.008$; c.c.c.=0.91%), siendo los grupos tróficos más importantes en la segregación de estas dietas, el detritus orgánico (0.347) y los peces (-0.286). La dieta de los individuos de talla 2 no mostró diferencias significativas con la dieta de los de talla 3 ($\lambda=0.555$; $P=0.112$), ni con la dieta de los de talla 4 ($\lambda=0.473$; $P=0.439$). Por último, las dietas de los individuos de talla 3 y 4, tampoco mostraron diferencias en sus respectivas dietas ($\lambda=0.661$; $P=0.246$).

Por último, para *B. marinus* aunque los peces representaron una fuente importante de alimento para los dos grupos de talla, el detritus fue el alimento más importante para los individuos más pequeños (talla 1), mientras que los decápodos y las plantas aportaron más a la dieta de los individuos mayores (talla 2). La longitud patrón de *B. marinus*, se correlacionó únicamente con la importancia en el consumo de detritus ($r=-0.607$; $P=0.028$). A pesar de estos cambios, entre las dietas de ambas tallas de esta especie, no existieron diferencias significativas ($\lambda=0.247$; $P=0.281$).

Con respecto a la amplitud de nicho trófico (Tabla 3.5), los valores promedio por talla de *C. melanopus* tendieron a disminuir a medida que los organismos aumentaron de tamaño, presentándose diferencias entre estos promedios, debidas (Tukey) a que el promedio del grupo de talla 4 fue significativamente más bajo que los promedios de los otros tres grupos de talla. De hecho, existió una correlación inversa significativa entre la longitud patrón de los organismos y su correspondiente valor de amplitud ($r=-0.203$; $P=0.015$). Similarmente, los promedios de la amplitud por talla de *A. felis*, también descendieron a medida que los peces crecieron, mostrando diferencias, debidas (Tukey) a que el promedio del grupo de talla 4 fue significativamente más bajo, que los promedios de los grupos de talla 1 y 2. Para esta especie, también existió una correlación inversa entre la longitud patrón y la amplitud trófica ($r=-0.451$; $P<0.001$). Por último, *B. marinus* presentó un patrón inverso, en el cual los individuos más grandes fueron los que presentaron mayor amplitud, aunque no existieron diferencias significativas entre los promedios y tampoco existió una correlación entre la longitud patrón y la amplitud trófica ($r=0.291$; $P=0.335$).

Tabla 3.5. Promedios por grupo de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de amplitud de nicho trófico de las tres especies de áridos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Promedios				Pruebas de significación		
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Prueba	g.l.	P
<i>Cathorops melanopus</i>	0.720 (45)	0.793 (48)	0.689 (26)	0.383 (24)	F=5.860	3/139	0.0008
<i>Ariopsis felis</i>	0.970 (20)	0.858 (13)	0.658 (31)	0.373 (13)	F=6.098	3/73	0.0009
<i>Bagre marinus</i>	0.425 (7)	0.708 (6)			H=1.164	1	0.2806

En relación con la intensidad de la alimentación (Tabla 3.6), el índice de repleción de *C. melanopus* disminuyó a medida que los peces aumentaron de tamaño, existiendo diferencias entre los promedios debidas (Tamhane), a que el promedio del grupo de talla 1 fue significativamente diferente de todos y de que el promedio del grupo 2, también difirió de aquel del grupo de talla 4.

Además, la longitud patrón de los organismos de esta especie se correlacionó significativamente en forma inversa con su correspondiente amplitud ($r=-0.511$; $P<0.001$). Por el contrario, los promedios por talla de la amplitud de *A. felis* no mostraron ningún patrón específico, ni diferencias significativas entre estos y tampoco existió correlación entre la longitud patrón y el índice de repleción ($r=-0.073$; $P=0.531$). Para *B. marinus* no existieron diferencias significativas entre los promedios por grupo de talla, ni correlación entre la talla de los organismos y su respectiva amplitud trófica ($r=0.197$; $P=0.518$). Por último, ninguna de las tres especies, mostró una correlación entre la amplitud de nicho trófico y el índice de repleción ($r's<0.37$; $P's>0.2$).

Tabla 3.6. Promedios por grupo de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de repleción de las tres especies de áridos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Promedios				Pruebas de significación		
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Prueba	g.l.	P
<i>Cathorops melanopus</i>	1.823 (45)	0.596 (47)	0.394 (26)	0.191 (24)	H=63.919	3	<0.0001
<i>Ariopsis felis</i>	1.844 (20)	1.227 (13)	1.518 (31)	1.645 (13)	F=0.371	3/73	0.7744
<i>Bagre marinus</i>	2.507 (7)	2.989 (6)			F=0.181	1/11	0.6790

VARIABILIDAD ESTACIONAL

La talla promedio (109.46) de los individuos de *C. melanopus* durante la época de lluvias, no difirió significativamente ($F=0.553$; $g.l.=1/141$; $P=0.459$), del promedio que presentaron los individuos durante la época seca (102.42) y las distribuciones de tallas tampoco mostraron diferencias significativas entre estas dos épocas ($Z=1.111$; $P=0.169$). Similarmente para *A. felis*, los promedios de longitud patrón durante la época de lluvias (150.07) y de secas (151.36), tampoco difirieron significativamente ($F=0.008$; $g.l.=1/75$; $P=0.928$), ni las correspondientes distribuciones de tallas ($Z=0.493$; $P=0.968$). Para *B. marinus* las tallas promedio durante la época de lluvias (108.90) y de secas (163.33), no difirieron significativamente ($F=3.059$; $g.l.=1/11$; $P=0.108$), ni las distribuciones de tallas mostraron diferencias ($Z=1.063$; $P=0.208$).

En relación con los hábitos de alimento, aunque en ambas épocas los crustáceos y el detritus fueron los grupos tróficos más importantes en la dieta de *C. melanopus* (>88%), existieron diferencias determinadas por el mayor consumo de detritus inorgánico, restos no determinados de crustáceos y peces durante la época de lluvias, mientras que durante la época de secas fueron más importantes en la dieta los copépodos y los peracáridos (Tabla 3.7). De acuerdo a un análisis de discriminantes estas diferencias fueron significativas ($\lambda=0.800$; $P=0.008$; $c.c.c.=73.43\%$), siendo los copépodos (-0.549), el detritus inorgánico (0.541) y los restos de crustáceos (0.273), los ítems más importantes en la separación de la dieta.

En el caso de *A. felis*, en ambas épocas la principal fuente de alimento la constituyeron los crustáceos, peces y detritus (>90%), aunque existieron diferencias estacionales debidas al mayor consumo de detritus y de restos no determinados de peces y crustáceos durante la época de lluvias, y por el consumo de más decápodos durante la época seca (Tabla 3.7). De hecho, la dieta entre ambas épocas mostró diferencias significativas ($\lambda=0.682$; $P=0.026$; $c.c.c.=76.62\%$), siendo los decápodos (restos de braquiuros, -0.556; y peneideos y carídeos, 0.323) y anfípodos (-0.418), los grupos tróficos más importantes en la separación estacional de las dietas.

Con respecto a *B. marinus*, fueron más evidentes cambios estacionales en la dieta, consumiendo más peces y detritus (>90%) durante la época lluviosa, y más decápodos, restos no determinados

crustáceos y plantas durante la época seca (>93%; Tabla 3.7). Estas diferencias en los hábitos de alimento entre épocas fueron significativas ($\lambda=0.011$; $P=0.0001$; c.c.c.=100%), con el detritus orgánico (-0.095), los restos no determinados de braquiuros (0.065) y los peneideos y carideos (0.065), como los grupos tróficos más importantes en la segregación.

Tabla 3.7. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales durante las épocas de lluvias y de secas de las tres especies de áridos.

Grupos Tróficos	<i>Cathorops melanopus</i>		<i>Ariopsis felis</i>		<i>Bagre marinus</i>	
	Lluvias n=112	Secas n=31	Lluvias n=44	Secas n=33	Lluvias n=10	Secas n=3
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
Otros Invertebrados	1.27	1.81	2.29	1.21	0.00	0.00
Insectos	0.00	0.00	2.27	1.21	0.00	0.00
Polychaeta y Mollusca	1.27	1.81	0.02	0.00	0.00	0.00
Crustacea	50.22	65.64	40.90	53.43	1.60	76.00
Copepoda	18.35	37.74	0.91	0.46	0.00	0.00
Peracarida	11.20	15.81	3.07	5.45	0.00	0.00
Tanaidacea	6.47	4.68	2.61	0.30	0.00	0.00
Anfipoda	4.73	11.13	0.46	5.15	0.00	0.00
Decapoda	2.07	1.77	14.10	32.43	0.00	56.67
Peneidea y Caridea	0.98	1.77	5.23	16.82	0.00	26.67
Brachyura	0.54	0.00	6.14	3.64	0.00	0.00
Restos de Brachyura	0.55	0.00	2.73	11.97	0.00	30.00
Restos no identificados	18.60	10.32	22.82	15.09	1.60	19.33
Peces	7.88	2.97	29.88	21.15	45.50	3.33
Osteichthyes	0.54	0.00	2.27	5.15	7.00	0.00
Restos de Osteichthyes	7.34	2.97	27.61	16.00	38.50	3.33
Plantas	2.25	2.61	7.09	7.12	6.90	14.67
Ruppicea-Macroalgae	1.22	2.29	4.09	4.09	0.50	0.67
Restos no determinados	1.03	0.32	3.00	3.03	6.40	14.00
Detritus	38.39	26.97	19.84	17.09	46.00	6.00
Orgánico	23.67	26.65	18.36	17.09	46.00	0.00
Inorgánico	14.72	0.32	1.48	0.00	0.00	6.00
Total de ítems consumidos	14	11	15	13	6	7

En relación con la amplitud de nicho trófico, los promedios mensuales de *C. melanopus* mostraron tres pulsos máximos durante febrero, junio y septiembre-noviembre (Figura 3.3), sin embargo entre meses no existieron diferencias significativas ($H=7.490$; g.l.=10; $P=0.679$). Similarmente, la amplitud de nicho trófico de *A. felis* presentó cuatro pulsos, durante marzo, mayo, julio y octubre, pero tampoco existieron diferencias significativas entre meses ($H=10.053$; g.l.=10; $P=0.436$). Por último, la amplitud de *B. marinus* mostró un máximo durante julio, existiendo diferencias significativas entre meses ($F=14.765$; g.l.=3/9; $P<0.001$), debidas (Tukey)

a las diferencias entre los promedios de julio y octubre. Aunque los promedios de la amplitud fueron ligeramente mayores durante la época de lluvias para las tres especies, en ninguno de los tres casos los promedios mostraron diferencias significativas entre épocas (Tabla 3.8).

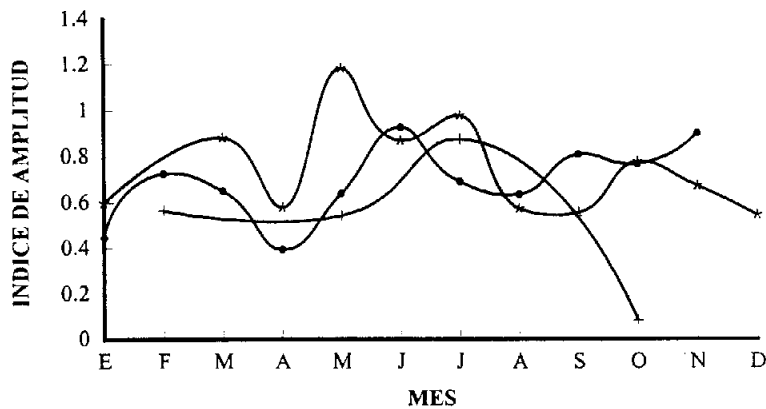


Figura 3.3. Comportamiento de los promedios mensuales de la amplitud de nicho trófico de *Cathorops melanopus* (●), *Ariopsis felis* (*) y *Bagre marinus* (+).

Con relación a la intensidad de la alimentación, a lo largo del año el índice de repleción de *C. melanopus* mostró tres pulsos en marzo, junio y noviembre (Figura 3.4), existiendo diferencias significativas en el comportamiento anual ($H=23.466$; $g.l.=10$; $P=0.009$). Con respecto a *A. felis*, los promedios mensuales de repleción presentaron tres pulsos, uno en enero, otro en mayo y el mayor durante julio-agosto, aunque sin mostrar diferencias significativas ($F=1.163$; $g.l.=10/66$; $P=0.331$). Por último, *B. marinus* mostró un pulso máximo de repleción durante julio, pero tampoco mostrando diferencias significativas entre meses ($F=1.204$; $g.l.=3/9$; $P=0.363$). No obstante la intensidad de la alimentación de las tres especies de bagres fue mayor durante la época de lluvias, ninguna de las tres mostró diferencias significativas entre épocas (Tabla 3.8).

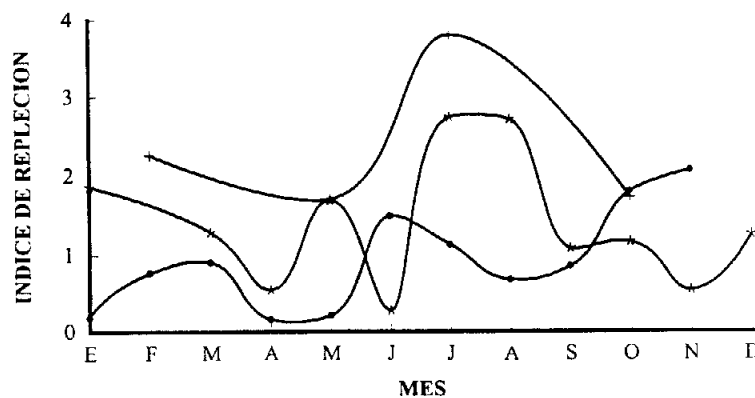


Figura 3.4. Comportamiento de los promedios mensuales del índice de repleción de *Cathorops melanopus* (●), *Ariopsis felis* (*) y *Bagre marinus* (+).

Tabla 3.8. Promedios del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción durante las épocas de lluvias y secas, de las tres especies de áridos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Índice de amplitud de nicho trófico					Índice de repleción				
	Promedios		Pruebas de significación			Promedios		Pruebas de significación		
	Lluvias	Secas	Prueba	g.l.	P	Lluvias	Secas	Prueba	g.l.	P
<i>C. melanopus</i>	0.700	0.618	F=0.934	1/141	0.336	0.948	0.625	F=1.969	1/140	0.163
<i>A. felis</i>	0.731	0.716	F=0.019	1/75	0.891	1.640	1.488	F=0.155	1/75	0.695
<i>B. marinus</i>	0.558	0.550	F=0.001	1/11	0.979	2.980	1.894	F=0.687	1/11	0.425

VARIABILIDAD ESPACIAL

Entre los dos tipos de hábitat del sistema, la talla promedio de *C. melanopus* en las localidades sin vegetación sumergida (111.71 mm), no difirió significativamente ($F=2.640$; g.l.=1/141; $P=0.106$), de la talla promedio presentada en las localidades con este tipo de vegetación (97.47 mm) y las distribuciones de tallas para esta especie, sólo difirieron entre los dos hábitat a $P<0.1$ ($Z=1.357$; $P=0.050$). Por el contrario, la talla promedio de los individuos de *A. felis* en las zonas sin vegetación (145.53 mm), fue menor a la talla promedio en las zonas con *R. maritima* (165.15 mm), aunque tampoco existieron diferencias significativas a este nivel ($F=1.523$; g.l.=1/75; $P=0.221$), ni entre las correspondientes distribuciones de tallas ($Z=0.628$; $P=0.825$). Para *B. marinus* la talla promedio en las zonas sin vegetación (97.11 mm) y en las zonas con vegetación (176.25 mm), mostraron diferencias significativas ($F=13.546$; g.l.=1/11; $P=0.004$), de igual manera que las correspondientes distribuciones de tallas ($Z=1.479$; $P=0.025$).

En relación con la variabilidad espacial en los hábitos de alimento (Tabla 3.9), la dieta de *C. melanopus* se mantuvo relativamente constante en los dos tipos de hábitat, basándose principalmente en crustáceos (copépodos, peracáridos y restos no determinados) y detritus, en ambos tipos de ambiente, de hecho, un análisis de discriminantes indicó que no existieron diferencias significativas ($\lambda=0.859$; $P=0.119$). Con respecto a *A. felis*, los individuos de esta especie tendieron a consumir más peces en las áreas sin vegetación, mientras que en aquellas con la presencia de *R. maritima*, tendieron a consumir más decápodos, restos de crustáceos no determinados y detritus, pero en la mayoría de los casos las diferencias en las proporciones de consumo no fueron mayores al 8%, excepto con los restos de peces que fueron consumidos aproximadamente un 13% más en las zonas sin vegetación. Así, las dietas en ambos tipos de ambiente no mostraron diferencias significativas para esta especie ($\lambda=0.788$; $P=0.301$). Similarmente, aunque los individuos de *B. marinus* consumieron más peces y detritus en las localidades sin vegetación sumergida, y más decápodos, restos no determinados de crustáceos y plantas en las localidades con vegetación, las dietas de ambos tipos de hábitat tampoco difirieron significativamente ($\lambda=0.289$; $P=0.368$).

Con relación a la amplitud de nicho trófico, los promedios de las tres especies de áridos no mostraron un patrón específico aparente, de acuerdo a la distancia a la cual cada localidad se encuentra alejada de la boca (Figura 3.5). Además, entre localidades no existieron diferencias significativas en la amplitud de *C. melanopus* ($H=17.469$; g.l.=10; $P=0.065$), *A. felis* ($F=1.414$; g.l.=11/65; $P=0.188$) y *B. marinus* ($H=4.022$; g.l.=4; $P=0.403$). A pesar de lo anterior, se pudo observar una segregación entre los máximos de amplitud de *C. melanopus* y los correspondientes máximos de *A. felis*. Con respecto a los promedios de amplitud por tipo de hábitat, *A. felis* mostró diferencias significativas, evidenciando una mayor diversidad de recursos tróficos consumidos en

las localidades sin vegetación sumergida, mientras que *C. melanopus* y *B. marinus* no mostraron diferencias a este nivel (Tabla 3.10).

Tabla 3.9. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales en zonas sin y con vegetación sumergida de las tres especies de áridos.

Grupos Tróficos	<i>Cathorops melanopus</i>		<i>Ariopsis felis</i>		<i>Bagre marinus</i>	
	Sin pastos n=105 Importancia	Con pastos n=38 Importancia	Sin pastos n=57 Importancia	Con pastos n=20 Importancia	Sin pastos n=9 Importancia	Con pastos n=4 Importancia
Otros Invertebrados	1.70	0.53	1.95	1.50	0.00	0.00
Insectos	0.00	0.00	1.93	1.50	0.00	0.00
Polychaeta y Mollusca	1.70	0.53	0.02	0.00	0.00	0.00
Crustacea	52.94	55.26	43.55	54.00	10.67	37.00
Copepoda	21.67	25.00	0.97	0.00	0.00	0.00
Peracarida	11.19	15.00	5.52	0.00	0.00	0.00
Tanaidacea	5.24	8.42	2.19	0.00	0.00	0.00
Anfipoda	5.95	6.58	3.33	0.00	0.00	0.00
Decapoda	2.34	1.05	19.39	29.25	8.89	22.50
Peneidea y Caridea	1.57	0.00	8.42	15.25	8.89	0.00
Brachyura	0.19	1.05	4.39	7.00	0.00	0.00
Restos de Brachyura	0.58	0.00	6.58	7.00	0.00	22.50
Restos no identificados	17.74	14.21	17.67	24.75	1.78	14.50
Peces	5.66	10.00	29.17	17.50	39.45	27.50
Osteichthyes	0.00	1.58	2.98	5.00	7.78	0.00
Restos de Osteichthyes	5.66	8.42	26.19	12.50	31.67	27.50
Plantas	2.80	1.05	7.58	5.75	3.45	20.50
Ruppiacea-Macroalgae	1.89	0.26	3.86	4.75	0.56	0.50
Restos no determinados	0.91	0.79	3.72	1.00	2.89	20.00
Detritus	36.92	33.17	17.75	21.25	46.44	15.00
Orgánico	23.31	27.12	16.61	21.25	44.44	15.00
Inorgánico	13.61	6.05	1.14	0.00	2.00	0.00
Total de ítems consumidos	13	12	15	10	8	5

En cuanto a la intensidad de la alimentación, los promedios del índice de repleción de *C. melanopus* no mostraron un patrón consistente en relación a la distancia a la cual cada una de las localidades se encuentra alejada de la boca (Figura 3.6), aunque en este comportamiento existieron diferencias significativas ($H=41.661$; $g.l.=10$; $P<0.001$). En este sentido, tampoco se encontró un patrón, ni diferencias significativas en los casos de *A. felis* ($F=0.969$; $g.l.=11/65$; $P=0.483$) y *B. marinus* ($F=1.703$; $g.l.=4/8$; $P=0.242$). No obstante la falta de un patrón espacial aparente en la intensidad de la alimentación de las tres especies de áridos, se pudo observar que existe una segregación en los máximos de alimentación de *C. melanopus* y los de *A. felis* y *B. marinus* (Figura 3.6). De hecho, mientras que *C. melanopus* tiende a alimentarse más

intensamente en las localidades con vegetación sumergida, *B. marinus* y *A. felis* tienden a presentar un mayor índice de repleción en las zonas sin este tipo de vegetación, aunque a este nivel sólo esta última especie mostró diferencias significativas (Tabla 3.10).

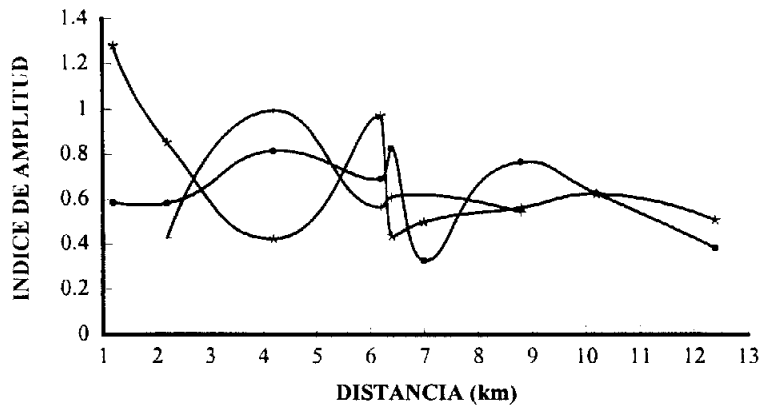


Figura 3.5. Comportamiento de los promedios de la amplitud de nicho trófico de *Cathorops melanopus* (●), *Ariopsis felis* (*) y *Bagre marinus* (+), de acuerdo a la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca.

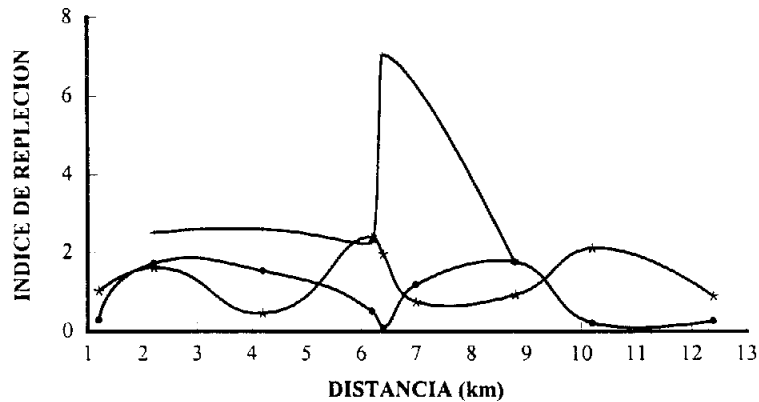


Figura 3.6. Comportamiento de los promedios del índice de repleción de *Cathorops melanopus* (●), *Ariopsis felis* (*) y *Bagre marinus* (+), de acuerdo a la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca.

Tabla 3.10. Promedios del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción en zonas sin y con vegetación sumergida, de las tres especies de áridos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Índice de amplitud de nicho trófico					Índice de repleción				
	Promedios		Pruebas de significación			Promedios		Pruebas de significación		
	Sin pastos	Con pastos	Prueba	g.l.	P	Sin pastos	Con pastos	Prueba	g.l.	P
<i>C. melanopus</i>	0.690	0.661	F=0.134	1/141	0.715	0.758	1.211	H=2.001	1	0.157
<i>A. felis</i>	0.794	0.527	F=5.345	1/75	0.024	1.822	0.871	F=6.422	1/75	0.013
<i>B. marinus</i>	0.462	0.768	F=1.838	1/11	0.202	2.985	2.155	F=0.472	1/11	0.506

DISCUSION

Dieta general

Los bagres marinos (familia Ariidae), son peces circuntropicales que penetran sistemas de agua dulce y salobre (Wheeler & Baddockwaya, 1981), siendo particularmente abundantes en muchos sistemas lagunar-estuarinos del Atlántico Occidental, por lo que han sido considerados especies dominantes en estuarios de Florida (Adams & Tremain, 1995; Pierce *et al.*, 1998), México (Ayála-Pérez *et al.*, 1998) y Brasil (Araújo *et al.*, 1998; De Azevedo *et al.*, 1999). Debido a su abundancia, talla y alta supervivencia después de ser capturados, los áridos son recursos pesqueros económicamente importantes en muchas partes donde se distribuyen (Wheeler & Baddockwaya, 1981; De Azevedo *et al.*, 1999). Lamentablemente en el área del presente estudio, estas especies tienen escaso valor comercial y bajo consumo humano.

Los tres bagres considerados en el presente trabajo son las especies de áridos que regularmente ingresan a los estuarios del Golfo de México (Reséndez-Medina & Kobelkowsky, 1991) y presentaron el mismo orden de abundancia que se ha observado para estos sistemas (Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez, 1988). En buena medida la gran abundancia de los áridos en ecosistemas estuarinos, al igual que otras especies de peces de origen marino, se debe a que utilizan estos ambientes como áreas de alimentación y crianza (esta última actividad implica también en buena medida alimentación), durante varios estados de sus ciclos de vida (Araújo, 1988).

En la laguna de Pueblo Viejo los hábitos de alimento de *C. melanopus* se basaron esencialmente (~90%) en el consumo de crustáceos, especialmente aquellos de talla pequeña como copépodos y peracáridos (~35%) y de detritus, mientras que la dieta de *A. felis* se basó en el consumo de crustáceos, peces y detritus (~90%), pero en este caso los crustáceos preferentemente consumidos fueron aquellos de mayor talla como los decápodos. Por último, los hábitos de alimento de *B. marinus* se basaron (~85%) en el consumo de detritus, peces y decápodos (Tabla 3.1).

Considerando el amplio espectro de tallas analizado y que la relación entre el número acumulado de ítems tróficos consumidos con respecto al porcentaje de individuos analizados cronológicamente, presenta un comportamiento asintótico (Figura 3.2), se puede señalar que la dieta determinada en el presente estudio para cada una de las tres especies, puede representar fielmente los hábitos de alimento de las mismas en el área de estudio, aún en el caso de *B. marinus*, a pesar que de esta especie sólo se analizaron 13 individuos.

En otros sistemas tropicales de Sudamérica, también se ha observado que los hábitos de alimento de los miembros de la familia Ariidae, está representada por crustáceos (principalmente copépodos, peracáridos y decápodos), detritus, peces, moluscos, poliquetos y material vegetal (Araújo, 1984; Arias de Diza & Bashirullah, 1984; Chaves & Vendel, 1996). De hecho, las correspondientes dietas determinadas para *C. melanopus* y *A. felis* son muy similares a las reportadas para estas especies en el Golfo de México, tanto en mar abierto (Sheridan *et al.*, 1984), como en estuarios de Florida (Odum & Helad, 1972; Motta *et al.*, 1995), Louisiana (Darnell, 1958; Day *et al.*, 1973), Texas (Diener *et al.*, 1974), Veracruz (López-López *et al.* 1991; Rosado-Solórzano & Guzmán del Prío, 1998) y aguas costeras del sudeste de México (Lara-Domínguez *et al.*, 1981; Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez, 1988; Vega-Cendejas, 1990; Vega-Cendejas *et al.*, 1994), aunque en estos últimos estudios los poliquetos presentaron una importancia mayor. Similarmente la dieta de *B. marinus* en Galveston Bay, Texas (Diener *et al.*, 1974) y en la laguna de Términos (Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez, 1988), también se basó en el consumo de detritus, restos de peces y decápodos (~80%).

En la dieta de los áridos de la laguna de Pueblo Viejo, fueron relevantes el amplio espectro trófico de recursos ingeridos y el consumo en alto porcentaje de grupos tróficos no determinados, como restos de crustáceos y de peces (entre el 23 y el 42%; Tabla 3.1), lo cual parece indicar que muchos de estos fueron consumidos como organismos muertos, cuando yacían en el fondo. Este hecho, más el alto consumo de detritus (entre el 18 y el 37%), ubican a las especies de áridos como depredadores omnívoros bentónicos, lo cual se vería favorecido por su boca inferior y las barbillas bucales (estructuras sensoriales, Lagler *et al.*, 1977; Figura 3.1), que les permitiría una mayor eficiencia en el consumo de recursos asociados al bentos. El carácter de los áridos como consumidores del bentos, ha sido considerado en muchos estudios, por la enorme relevancia que presentan en sus contenidos estomacales los organismos asociados al fondo (Lara-Domínguez *et al.*, 1981; Arias de Diza & Bashirullah, 1984; Tilney & Hecht, 1990; López-López *et al.*, 1991). Con respecto al consumo de detritus, la importancia de éste en la dieta de peces estuarinos (en el presente caso más conspicuo en *A. felis*), ha sido señalado en muchos estudios, desde que Darnell (1958) llamó la atención sobre esta característica.

En este sentido, la longitud relativa del intestino (Figura 3.1), cuyo promedio para las tres especies fue mayor al 170% (de las mayores de todas las especies examinadas en el presente estudio, sólo superada por la de los miembros de la familia Clupeidae), puede contribuir al alto consumo de detritus que presentan estas especies. De hecho, Jobling (1995) generaliza que la longitud intestinal de las especies omnívoras oscila entre el 200 y 300% de la longitud total del pez, llegando a ser aún mayor en los organismos herbívoros.

En la laguna de Pueblo Viejo se pudo observar un reparto de recursos entre las tres especies de bagres, determinado por la talla de las presas, en el cual los crustáceos pequeños (copépodos y peracáridos) son principalmente consumidos por *C. melanopus*, mientras que *A. felis* y *B. marinus* consumieron más decápodos y peces. Así, la dieta de *C. melanopus* mostró diferencias significativas con las dietas de *A. felis* y *B. marinus*, siendo los copépodos, los restos de peces y los decápodos, los grupos tróficos más importantes en la separación de sus respectivas dietas. Una segregación similar entre especies del género *Arius* fue observada por Rojas-Beltrán (1989) en la Guyana Francesa.

Considerando los valores de la Lambda de Wilks (λ), las mayores diferencias entre las dietas de bagres se presentaron entre *C. melanopus* y *A. felis*, mientras que las dietas de *A. felis* y *B. marinus* fueron las menos diferentes. Utilizando índices de superposición de nicho trófico Castillo-Rivera *et al.* (1993), encontraron resultados similares.

Las diferencias encontradas en las dietas, pueden deberse por un lado a diferencias en la talla de los peces de cada especie y por otro lado, a las diferencias en sus correspondientes estructuras morfológicas relacionadas con la alimentación.

En cuanto a la talla, tanto la longitud promedio, como el intervalo de longitudes de *C. melanopus* fueron menores a las de *B. marinus* y *A. felis* (en este último caso en forma significativa). La menor talla de *C. melanopus* le permitiría un manejo eficiente de presas pequeñas y menos eficiente con las presas grandes, mientras que para *A. felis* y *B. marinus* sucedería lo contrario. Así, una segregación por talla entre los áridos en la laguna de Pueblo Viejo, puede permitir una segregación de los hábitos de alimento, lo que a su vez puede contribuir a una posible atenuación de la competencia entre estas especies.

Con respecto a morfología trófica (Figura 3.1), la longitud relativa del intestino de *C. melanopus* fue menor que las de *B. marinus* y *A. felis* (en forma significativa con esta última), lo que también puede influir en la diferenciación de las dietas. De hecho, en relación con el consumo de plantas, la especie con menor longitud intestinal consumió en menor grado ítems vegetales (*C. melanopus*), mientras que *B. marinus* (la especie con mayor longitud intestinal) fue la que mayor

consumo de plantas presentó. La relación entre un intestino grande y el mayor consumo de vegetales y detritus en diferentes especies de peces, ha sido una característica ampliamente observada y generalizada (Moyle & Cech, 1996). En este sentido, la talla y la longitud relativa del intestino no difirieron significativamente entre *A. felis* y *B. marinus*, como tampoco difirieron sus correspondientes dietas.

Kobelkowsky y Castillo-Rivera (1995) estudiaron las mismas tres especies de áridos y encontraron un gradiente morfológico en diferentes estructuras del tracto digestivo, relacionado a un correspondiente gradiente en cambios de sus respectivas dietas, aunque estos autores no encontraron una relación de causalidad. Entre especies del género *Arius*, Rojas-Beltrán (1989) encontró una relación entre la longitud intestinal y los contenidos estomacales.

En general, como se discutió previamente la diversidad de grupos tróficos consumidos por los áridos en la laguna de Pueblo Viejo fue alta, lo cual también fue característico del conjunto de especies estudiadas por Vega-Cendejas *et al.* (1994) en aguas costeras de Yucatán, donde los miembros de esta familia, presentaron los mayores índices de diversidad de 12 especies analizadas. Particularmente en el presente estudio, la amplitud de nicho trófico de las especies de bagres, parece estar determinada por el número de grupos tróficos consumidos (Tabla 3.1). Así, *A. felis* fue la especie que más ítems consumió y a su vez fue la especie con mayor diversidad, mientras que *B. marinus* fue la especie que menor número de ítems consumió y la de menor amplitud. Similarmente, en laguna de Términos (Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez, 1988) *C. melanopus* y *A. felis* consumieron más grupos tróficos (16), que *B. marinus* (9).

El índice de repleción mostró diferencias significativas entre las tres especies, siendo *B. marinus* la que más intensamente se alimentó, lo cual se podría relacionar por un lado con su mayor consumo organismos grandes (como peces), así como con el mayor consumo de organismos más pequeños (como copépodos y anfípodos) que presentó *C. melanopus*, que fue la especie que presentó menor índice de repleción. Por otro lado, la mayor intensidad de alimentación de *B. marinus* puede deberse a que esta especie penetra al sistema estudiado, principalmente a alimentarse y en consecuencia presentando regularmente estómagos llenos, mientras que las otras dos especies además de la función trófica, pueden satisfacer otras demandas de su ciclo de vida (como la reproducción) dentro de este sistema, lo que implicaría la captura menos regular de organismos alimentándose.

Variabilidad sexual

En relación con la variabilidad de los hábitos de alimento entre sexos, los machos de *C. melanopus* consumieron más detritus y organismos grandes como peces, mientras que las hembras consumieron más organismos pequeños como los copépodos (Tabla 3.2). Estas diferencias fueron significativas, con el detritus y los copépodos como los grupos tróficos que más contribuyeron en la separación de la dietas. De todas las especies estudiadas en el presente trabajo, *C. melanopus* fue una de las dos únicas especies que presentó diferencias entre las dietas de machos y hembras.

Estas diferencias pueden ser debidas, por un lado a que los machos fueron significativamente más grandes que las hembras, lo que les puede permitir el manejo de presas más grandes. Por otro lado, debe ser considerada la biología reproductiva de esta especie, en la cual los machos incuban huevos y larvas en la cavidad bucal, pudiendo esto llegar a modificar los hábitos de alimento de los machos. De hecho, aunque ambos sexos de esta especie consumieron el mismo número de grupos tróficos (Tabla 3.2), la diversidad trófica de las hembras fue significativamente mayor, lo que implica que los machos consumieron menos equitativamente los recursos tróficos, lo cual probablemente también este relacionado con las limitaciones que implica la incubación oral.

Los machos de *A. felis* y *B. marinus* también consumieron más peces, mientras que las hembras consumieron más crustáceos y plantas (Tabla 3.2), pero para estas especies no existieron diferencias significativas entre las dietas. ni en la amplitud de nicho trófico, entre ambos sexos, a lo cual en el caso particular de *A. felis*, puede contribuir que entre sexos no existieron diferencias en la talla.

La longitud relativa del intestino no mostró diferencias sexuales en las tres especies, por lo que se podría considerar que tiene poca incidencia en la diferenciación de las dietas entre sexos.

La intensidad de la alimentación fue mayor en las hembras que en los machos de *A. felis* y *C. melanopus*, aunque sólo en esta última especie las diferencias fueron significativas, lo cual se puede relacionar con los estómagos relativamente vacíos de los machos durante la época reproductiva (Salgado-Ugarte, 1985).

Variabilidad ontogénica

La variabilidad ontogénica en los hábitos de alimento de *C. melanopus*, estuvo determinada por cambios progresivos significativos ($P < 0.02$), en los cuales existió una disminución en el consumo de copépodos y un aumento en el de decápodos, peces y detritus, a medida que los individuos aumentaron de talla. En este sentido, los copépodos fueron una fuente importante de alimento para los individuos pequeños mientras que el detritus y los peces lo fueron para los más grandes (Tabla 3.4). Esto determinó que la dieta de los individuos de talla 1 mostrara diferencias significativas con todas las dietas de los restantes tres grupos de edad ($P < 0.025$), con los copépodos y detritus como los ítems más importantes en la segregación de las dietas. La dieta de los individuos de talla 2, también difirió de las dietas de los individuos de talla 3 y 4, con los copépodos y los restos de peces, como los grupos tróficos más importantes en diferenciar estas dietas. Cambios ontogénicos similares han sido señalados para esta especie por López-López *et al.* (1991) en laguna de Tampamachoco, por Lara-Domínguez *et al.* (1981) y Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez (1988), en la laguna de Términos, Campeche, y por Vega-Cendejas (1990) en aguas costeras de Yucatán. Asimismo para la especie del mismo género *C. spixii*, Arias de Diza y Bashirullah (1984) encontraron en aguas costeras de Venezuela, que los juveniles (<100 mm) se alimentaron principalmente sobre anfípodos y peracáridos.

Considerando los valores de la Lambda Wilks, las menores diferencias ($\lambda > 0.588$) se dieron entre las dietas de los individuos de tallas 1 y 2, y las de tallas 3 y 4 (en este último caso, de hecho existieron diferencias sólo a una $P < 0.1$). Mientras que la dieta de los individuos de talla 4, mostró las mayores diferencias ($\lambda < 0.305$) con las dietas de los individuos de tallas 1 y 2. Esto señala que además de los cambios progresivos indicados por los análisis de correlación, existe un importante cambio discreto en los hábitos de alimento de esta especie entre las tallas 2 y 3 (~160.00 mm).

Similarmente *A. felis* también mostró cambios ontogénicos progresivos determinados por el aumento significativo ($P < 0.04$) en el consumo de decápodos y peces, y por los correspondientes descensos significativos en el consumo de copépodos y peracáridos, a medida que los peces aumentaron de talla. Así, para los individuos pequeños (tallas 1 y 2), los peracáridos, restos de crustáceos y detritus fueron las fuentes de alimento más importantes, mientras que para los peces mayores los decápodos, peces y detritus fueron los grupos tróficos más relevantes (Tabla 3.4). Cambios ontogénicos similares fueron observados para esta misma especie, tanto en aguas templado-cálidas del norte del Golfo de México (Darnell, 1958; Odum & Helad, 1972; Sheridan *et al.*, 1984), como en la laguna de Términos (Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez, 1988) y en aguas de Yucatán (Vega-Cendejas, 1990).

Para esta especie, debido a que la dieta de los individuos de talla 1 no difirió significativamente de la dieta de los individuos de talla 2, pero sí de las dietas de los organismos de talla 3 y 4 (siendo los peracáridos, decápodos, peces y detritus, las categorías tróficas más importantes en la separación de las dietas), y que entre la dieta de estos dos últimos grupos de talla no existieron diferencias significativas, se puede señalar que para esta especie ocurre un cambio en la dieta de la talla 3, que como en el caso de *C. melanopus* ocurrió aproximadamente a los 160.00 mm.

Por último, aunque los individuos pequeños de *B. marinus* (<120.00 mm) consumieron más detritus, mientras que los más grandes (>120.00 mm) prefirieron decápodos y plantas, esta especie no mostró cambios ontogénicos significativos en sus hábitos de alimento.

Así, en general se puede señalar que los cambios ontogénicos en la dieta de *C. melanopus* y *A. felis*, están principalmente determinados por el tamaño de la presa que pueden consumir, por lo que los individuos de talla menor consumen preferentemente las presas más pequeñas (copépodos y peracáridos), mientras los más grandes consumen presas de mayor tamaño (decápodos y peces). El cambio ontogénico en la dieta de los peces determinado por el tamaño de la presa, se ha relacionado con el aumento del tamaño de la boca y de su correspondiente capacidad de abertura a medida que estos aumentan de talla (Wootton, 1990; Jobling, 1995).

Cambios en estructuras morfológicas como la longitud relativa del intestino también pueden tener incidencia en los cambios de la dieta de estas especies. Así, los tres bagres mostraron un aumento en la longitud relativa del intestino a medida que los peces crecieron, aunque estos cambios fueron significativos sólo para *C. melanopus* y *A. felis* (Tabla 3.3). Este incremento en la longitud del intestino puede estar relacionado, por lo menos en *C. melanopus*, con su correspondiente aumento en el consumo de detritus, debido a la conocida relación en peces en el aumento del consumo de detritus a mayores longitudes del intestino (Moyle & Cech, 1996).

A pesar de que Wootton (1990) señala que la diversidad trófica de los peces tiende a incrementarse a medida que los peces crecen, la amplitud de nicho trófico de *C. melanopus* y *A. felis* tendió a disminuir significativamente a medida que los peces aumentaron de talla (Tabla 3.5), lo que implica que los individuos de mayor talla (y respectivamente mayor edad), tendieron a presentar una dieta más especializada. Para estas dos especies, Vega-Cendejas (1990) encontró un patrón de mayor especialidad en la dieta de los individuos de mayor talla, basada en el consumo casi exclusivo de peces. Por el contrario, *B. marinus* presentó el patrón inverso a las otras dos especies de áridos, aunque la amplitud trófica de los individuos de esta especie no mostró relación significativa con la longitud patrón.

Con respecto a la intensidad de la alimentación, *C. melanopus* mostró que los individuos más pequeños se alimentan más intensamente, disminuyendo significativamente la repleción estomacal a medida que los peces aumentan de talla (Tabla 3.6). Debido a que los peces pequeños, presentan una mayor demanda de oxígeno por unidad de peso corporal (Moyle & Cech, 1996) y en consecuencia un mayor metabolismo, resulta evidente para los individuos pequeños de *C. melanopus* la mayor demanda de alimento. Tanto *A. felis* y como *B. marinus* no mostraron diferencias ontogénicas significativas en la intensidad de la alimentación.

Variabilidad estacional

Estacionalmente fueron evidentes cambios en los hábitos de alimento de las tres especies de bagres (Tabla 3.7), los cuales estuvieron determinados por el mayor consumo de crustáceos (principalmente copépodos y peracáridos para *C. melanopus* y decápodos para *A. felis* y *B. marinus*) y plantas (principalmente en el caso de *B. marinus*) durante la época de secas, mientras que en la época de lluvias consumieron más peces (principalmente en los casos de *A. felis* y *B. marinus*) y más detritus (principalmente en los casos de *C. melanopus* y *B. marinus*). Esto generó

que existieran diferencias significativas estacionales ($P < 0.03$) en las dietas de las especies, determinadas por el consumo diferencial entre épocas de copépodos y detritus para *C. melanopus*, de decápodos para *A. felis*, y de detritus y decápodos para *B. marinus*. Fuertes variaciones estacionales en la dieta, fueron también observadas por Chaves y Vendel (1996) para el árido *Genidens genidens* en Brasil.

Debido a que entre las dos épocas climáticas, no difirieron significativamente la longitud promedio ni la distribución de tallas de los organismos de las tres especies, es evidente que el tamaño de los peces no contribuye a explicar las diferencias dietéticas entre épocas. En este sentido, los patrones tan consistentes de cambios estacionales en los hábitos de alimento se pueden relacionar por un lado, con la disponibilidad de los recursos tróficos en el ambiente y por otro con la biología reproductiva de los bagres.

Con respecto a los recursos tróficos disponibles en la laguna de Pueblo Viejo, durante la época de secas, el plancton en general (donde quedarían incluidos la mayoría de los copépodos), presenta un máximo de abundancia durante marzo-abril (Cruz-Romero, 1973) y también durante el período de mayo, los lechos de *R. maritima* y en consecuencia las macroalgas que crecen en forma epifita sobre ellos, adquieren su máxima densidad (Castillo-Rivera, 1995), patrón común en otras lagunas de Veracruz (González, 1977). Así, durante esta época, por lo menos los copépodos y las plantas representarían recursos de mayor abundancia y serían los que más consumen los bagres. En relación con la disponibilidad de los recursos durante la época de lluvias, se ha observado en el sistema, que tanto la abundancia total de peces, como la de las especies dominantes *Anchoa mitchilli*, *B. patronus*, *D. auratus* y *M. martinica* (Castillo-Rivera *et al.*, 1994; Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 2000; Castillo-Rivera & Zárate, 2001), presentan un pulso de máxima abundancia durante octubre, lo cual incrementa su disponibilidad como recursos tróficos. También durante esta época, las lluvias aumentan la descarga de los ríos y el escurrimiento de la cuenca, los cuales arrastran a su vez mucha materia orgánica "alóctona" y sedimentos hacia adentro del sistema (Castillo-Rivera *et al.*, 1994), lo que explica que el detritus orgánico e inorgánico, aparezca con frecuencia en los contenidos estomacales de los bagres durante la época lluviosa.

Con respecto a la biología reproductiva de los áridos, debido a que en estos organismos los machos realizan los cuidados parentales vía la incubación oral de huevos y larvas, esto puede generar cambios importantes en la calidad y cantidad de alimentos ingeridos durante el período reproductivo.

Tanto la amplitud de nicho trófico, como el índice de repleción mostraron los valores más grandes durante el período de mayo a noviembre para las tres especies (Figuras 3.3 y 3.4), aunque mostraron diferencias significativas entre los promedios mensuales sólo *B. marinus* en la amplitud y *C. melanopus* en la repleción. En consecuencia, las tres especies de áridos mostraron sus correspondientes valores promedio más grandes del número de ítems consumidos (Tabla 3.7), amplitud trófica e intensidad de la alimentación (Tabla 3.8), durante la época de lluvias, aunque ninguna de las tres especies presentó diferencias significativas entre épocas. En este sentido, la mayor amplitud trófica e intensidad de la alimentación durante el período de lluvias, se puede relacionar con el hecho de que éstas fortalecen los mecanismos de producción del sistema, habiéndose de hecho reportado un pulso importante de producción durante este período en la laguna de Pueblo Viejo (Contreras, 1985), el cual es común a otras lagunas costeras del Golfo de México (Contreras, 1995). En relación con lo anterior, se ha observado que la riqueza de especies de una comunidad tiende a incrementarse con el ascenso de la productividad (Begon *et al.*, 1996), por lo que un pulso en la producción permite en los diferentes niveles de la red trófica, una mayor cantidad de recursos tróficos y mayor número de organismos que se alimenten de ellos, lo que en

consecuencia aumenta la diversidad de presas potenciales y la abundancia de la mismas, permitiendo mayor amplitud trófica e intensidad de alimentación de los bagres.

También se apreció una segregación en la amplitud de nicho trófico y la intensidad de la alimentación (Figuras 3.3 y 3.4). Particularmente los máximos del índice de repleción de *A. felis* y *B. marinus* (julio y agosto), coincidieron con valores bajos de *C. melanopus* y los máximos de esta última especie (mayo y octubre-noviembre), con los correspondientes valores bajos de *A. felis* y *B. marinus*. Esta segregación estacional en la máxima intensidad de alimentación entre las especies de bagres, les permite un explotación adecuada de los recursos, atenuando así la posible competencia entre especies.

Variabilidad espacial

Aunque los individuos de las tres especies de bagres mostraron una segregación por talla entre los dos tipos de hábitat, presentado organismos mayores *C. melanopus* en las localidades sin pastos y *A. felis* y *B. marinus* organismos mayores en las localidades con vegetación sumergida, sólo esta última especie mostró diferencias significativas entre los promedios.

Con respecto a los cambios espaciales en los hábitos de alimento, en general se pudo observar que las tres especies de bagres consumieron más crustáceos en las zonas con vegetación sumergida y más peces y detritus en las zonas sin este tipo de vegetación, y aunque estas diferencias fueron un poco más conspicuas en *B. marinus* (particularmente en el consumo de crustáceos, plantas y detritus), para *C. melanopus* y *A. felis* las dietas fueron bastante constantes en los dos hábitat, con las diferencias en el consumo de los diversos grupos tróficos nunca mayores al 14% (Tabla 3.9). Así, los análisis de discriminantes demostraron que ninguna de las especies presentó diferencias significativas en los hábitos de alimento entre los dos tipos de hábitat, lo cual confirma la constancia de sus dietas entre hábitat. Lo anterior se puede deber por un lado a que las dos especies más abundantes no mostraron diferencias en la talla entre los dos ambientes, y por otro lado, la constancia en las dietas se pueden deber a que los recursos tróficos sobre los que se alimentan estas especies, como conjunto permanecen relativamente constantes espacialmente. Consecuentemente, la diversidad de grupos tróficos consumidos por las tres especies de bagres, no mostró diferencias significativas entre localidades y ningún patrón espacial aparente en su comportamiento, con respecto a la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca (Figura 3.5), mientras que entre hábitat sólo *A. felis* mostró diferencias significativas (Tabla 3.10).

A pesar de que la intensidad de la alimentación no mostró un patrón espacial específico en relación con la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca (Figura 3.6) y que entre localidades sólo *C. melanopus* mostró diferencias significativas, fue evidente un patrón de segregación de la intensidad de la alimentación entre especies. Especialmente los valores más bajos de este índice para *C. melanopus*, coinciden con los valores más bajos de *A. felis* y *B. marinus* (Figura 3.6). Así, mientras *C. melanopus* se alimentó más intensamente en las zonas con vegetación sumergida, *A. felis* y *B. marinus* lo hicieron en las zonas sin pastos (Tabla 3.10).

En la laguna de Pueblo Viejo la distribución y abundancia de las tres especies de bagres no muestra una separación espacial, tendiendo todas a ser más abundantes en las localidades sin vegetación sumergida y de mayor influencia marina (Castillo-Rivera, 1995), característica que *A. felis* también presenta en otros ecosistemas (Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez, 1988; Pierce *et al.*, 1998). Por el contrario, en la laguna de Términos, Campeche, *C. melanopus* y *A. felis* muestran una importante segregación espacial (Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez, 1988), así como también especies de bagres en Baía Sepetiba, Brasil (De Azevedo *et al.*, 1999) y en costas de Sudáfrica (Tilney & Hecht, 1990). Así, una mejor explotación de los recursos tróficos y la

atenuación de posibles efectos competitivos entre especies, les sería posible a los bagres de la laguna de Pueblo Viejo, no mediante una segregación espacial de su distribución y abundancia, sino por una segregación espacial de éstas especies con respecto a la intensidad de la alimentación, a lo cual también podría contribuir la segregación que de este tipo existió entre épocas climáticas.

FAMILIA GERREIDAE RESULTADOS

DIETA GENERAL

De la familia Gerreidae fueron analizados los contenidos estomacales de 385 individuos de *Diapterus auratus*, cuyas tallas oscilaron de 18.75 a 146.40 mm, con promedio de 53.45 mm y cuyos pesos variaron de 0.183 a 113.290 g, y promedio de 6.098 g. De *Diapterus rhombeus* fueron analizados 36 individuos cuyas tallas variaron de 24.05 a 99.75 mm, con un valor promedio de 70.68 mm, mientras que el peso de estos individuos varió de 0.365 a 39.770 g, con promedio de 18.210 g. De *Eucinostomus melanopterus* fueron analizados 130 individuos (de éstos 82 fueron indeterminados sexualmente), con longitudes patrón que oscilaron entre 9.20 y 69.40 mm, con una talla promedio de 30.74, mientras que el peso osciló entre 0.010 y 7.019 g, con un promedio de 1.191 g. La talla mostró diferencias significativas entre especies ($H=134.92$; $g.l.=2$; $P<0.001$), siendo el promedio de cada una diferente al de las otras (Tamhane) y pruebas de Kolmogorov-Smirnov también mostraron que las distribuciones de frecuencias entre parejas de especies difirieron significativamente ($Z's>2.9$, $P's<0.001$).

En relación con las estructuras anatómicas (Figura 4.1), las tres especies mostraron boca protráctil, con dentición reducida en el premaxilar y dentario, la cual regularmente esta cubierta por las encías, mientras que las espinas branquiales son pequeñas y poco numerosas.

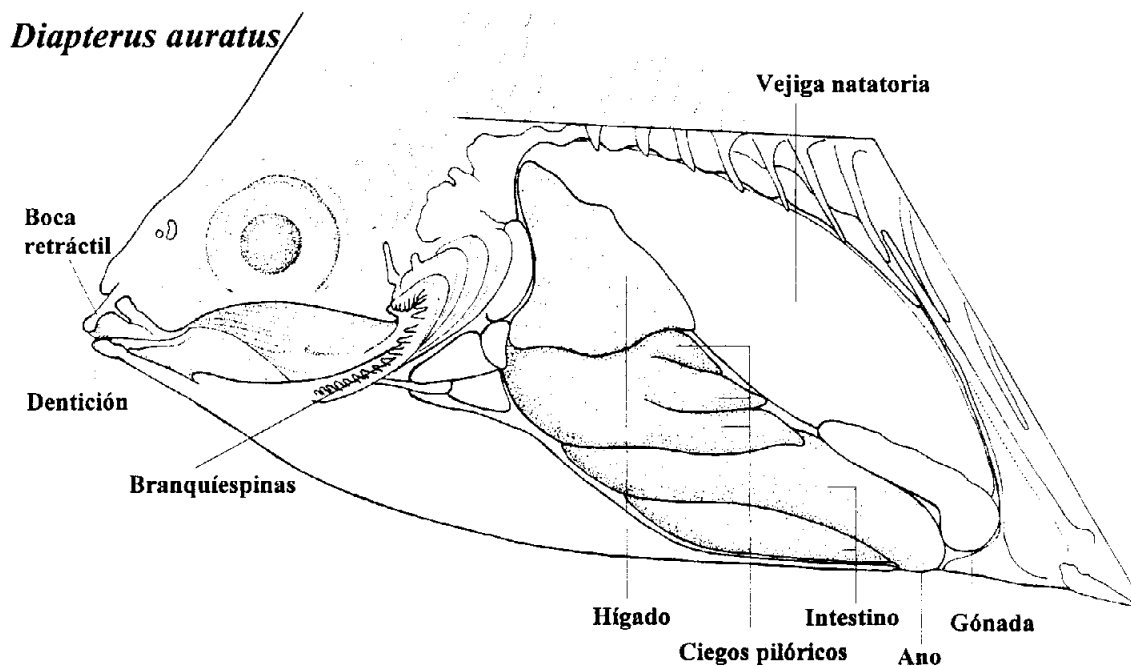


Figura 4.1. Vista lateral de la organografía trófica de la familia Gerreidae, representada por la especie *Diapterus auratus*.

La longitud relativa del intestino (Figura 4.1) presenta un tamaño medio y mostró diferencias significativas entre los promedios de cada una de las tres especies (Tukey), con un gradiente en el cual el extremo inferior lo ocupó *E. melanopterus* y el superior lo ocupó *D. rhombeus*. El peso relativo del hígado de *E. melanopterus* fue significativamente diferente (Tamhane) a los correspondientes de las dos especies del género *Diapterus*, evidenciándose también un gradiente en el cual el extremo inferior lo ocupó *D. rhombeus* y el superior lo ocupó *E. melanopterus*. Con relación al número de ciegos pilóricos los cuales son relativamente grandes, existieron diferencias significativas entre los valores promedio de las tres especies (Tamhane), presentando *E. melanopterus* el valor más bajo y *D. auratus* el más alto (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Promedio (tamaño de muestra) e intervalo de las estructuras anatómicas relacionadas con la alimentación de las tres especies de mojarra. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Longitud intestinal relativa		Peso relativo del hígado		Número de ciegos pilóricos	
	Promedio	Intervalo	Promedio	Intervalo	Promedio	Intervalo
<i>D. auratus</i>	69.06 (385)	42.25-116.09	1.09 (385)	0.32-3.78	4.26 (385)	3.0-5.0
<i>D. rhombeus</i>	80.28 (36)	54.68-119.32	0.98 (36)	0.35-2.24	3.00 (36)	2.0-4.0
<i>E. melanopterus</i>	55.47 (130)	28.61-120.54	2.80 (130)	0.66-9.09	2.60 (130)	2.0-5.0
Pruebas estadísticas	F=90.953	P<0.001	H=155.459	P<0.001	H=378.082	P<0.001

En cuanto a la dieta, se determinó que las tres especies de mojarra se alimentaron sobre 16 categorías tróficas (Tabla 4.2) y el número acumulado de presas ingeridas se acercó a una asíntota a aproximadamente el 70% de los contenidos estomacales analizados en cada una de estas tres especies (Figura 4.2).

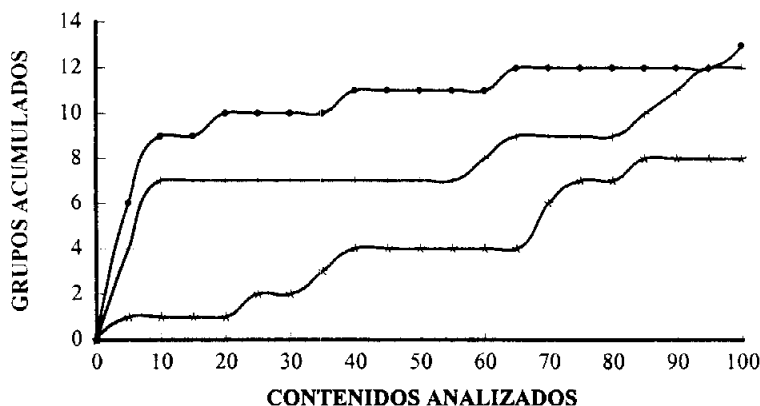


Figura 4.2. Número acumulado de categorías tróficas consumidas por *Diapterus auratus* (●), *Diapterus rhombeus* (*) y *Eucinostomus melanopterus* (+), en función del incremento del porcentaje de contenidos estomacales analizados.

En general, las dietas de *D. auratus* y *D. rhombeus* estuvieron principalmente constituidas de detritus (~70%), con los copépodos como una fuente secundaria de alimento para estas especies (~20%). Por el contrario, para *E. melanopterus* la principal fuente de alimento la constituyeron los copépodos (~52%), siendo su fuente secundaria de alimento el detritus (~32%; Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Frecuencia de ocurrencia e importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de las tres especies de mojarra en la laguna de Pueblo Viejo.

Grupos Tróficos	<i>Diapterus auratus</i> n=385		<i>Diapterus rhombeus</i> n=36		<i>Eucinostomus melanopterus</i> n=130	
	Frecuencia	Importancia	Frecuencia	Importancia	Frecuencia	Importancia
Otros Invertebrados		3.70		4.08		4.28
Nematoda	5.19	0.16	19.44	3.19	1.54	0.05
Polychaeta	9.35	3.43	8.33	0.89	9.23	4.23
Mollusca	0.52	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustacea		21.38		21.92		63.46
Copepoda		19.22		21.89		52.09
Calanoida	46.75	18.46	44.44	19.25	63.08	51.94
Cyclopoida	2.86	0.63	11.11	2.64	0.77	0.15
Harpacticoida	0.52	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00
Peracarida		2.16		0.03		11.23
Tanaidacea	3.12	1.01	0.00	0.00	2.31	7.27
Anfípoda	3.90	0.55	2.78	0.03	7.69	3.32
Mysidacea	0.00	0.00	0.00	0.00	0.77	0.15
Restos no identificados	1.56	0.60	0.00	0.00	1.54	0.49
Decapoda	0.00	0.00	0.00	0.00	1.54	0.14
Restos de Osteichthyes	0.00	0.00	0.00	0.00	1.54	0.10
Plantas		5.07		0.42		0.23
Macroalgae	10.13	4.07	2.78	0.14	0.77	0.15
<i>Ruppia maritima</i>	0.78	0.26	0.00	0.00	0.00	0.00
Restos no determinados	1.82	0.74	11.11	0.28	3.08	0.08
Detritus	100.00	69.84	100.00	73.58	100.00	31.92
Total de ítem consumidos		13		8		13

Por mucho, los copépodos principalmente consumidos por las tres especies de mojarra, fueron los calanoideos *Acartia tonsa* y *Pseudodiaptomus coronatus*, aunque eventualmente también consumieron el ciclopoideo *Oncaea venusta* y el harpacticooideo *Euterpina acutifrons*. Con relación a los peracáridos, los cuales fueron consumidos de manera importante por *E. melanopterus* y sólo eventualmente por las especies del género *Diapterus*, los más frecuentemente consumidos fueron los tanaidáceos (principalmente *Leptochelia rapax*) y los anfípodos de la familia Gammaridae (principalmente la especie *Gammarus mucronatus*). El consumo en conjunto de invertebrados como nematodos, poliquetos (del orden Phyllodocida) y moluscos (casi exclusivamente bivalvos), se mantuvo cercanamente constante en las tres especies. Los crustáceos de mayor tamaño como los decápodos, de los cuales fueron exclusivamente consumidos los palemónidos (*Palaemonetes* spp. y *Macrobrachium* spp.) y los restos de peces, aunque en muy baja proporción, fueron consumidos exclusivamente por *E. melanopterus*.

En relación con los grupos tróficos de origen vegetal, estos tuvieron una importancia relativa sólo para *D. auratus*, mientras que para *D. rhombeus* y *E. melanopterus*, su consumo fue prácticamente incidental. De estos grupos vegetales, los principalmente consumidos fueron el

pasto *R. maritima* y las macroalgas (las rodofíceas *Gracilaria caudata* y *Polysiphonia atlantica* y la clorofíceas *Enteromorpha intestinalis*).

De acuerdo con los análisis de discriminantes, la dieta de *E. melanopterus* fue significativamente diferente a la dieta de *D. auratus* ($\lambda=0.697$; $P<0.001$; c.c.c.= 80.2%) y a la de *D. rhombeus* ($\lambda=0.652$; $P<0.001$; c.c.c.=83.7%), siendo en ambos casos los ítem más importantes en la separación de las dietas, el detritus (0.783, -0.549), los copépodos calanoideos (-0.426, 0.354) y los peracáridos como tanaidáceos (-0.300, 0.231) y anfípodos (-0.216, 0.177). También existieron diferencias significativas entre las dietas de *D. auratus* y *D. rhombeus* ($\lambda= 0.885$; $P<0.001$; c.c.c. =88.4%), siendo los nematodos (-0.828), los copépodos ciclopoideos (-0.343) y las macroalgas (0.232), los grupos tróficos más importantes en la separación de las dietas de estas especies.

Respecto a la amplitud de nicho trófico, *D. auratus* mostró el valor promedio más grande ($x=0.333$), seguido por los valores de *D. rhombeus* ($x=0.302$) y *E. melanopterus* ($x=0.281$), sin embargo estos promedios no mostraron diferencias significativas entre especies ($F=1.259$; g.l.=2/548; $P=0.285$). En relación con la intensidad de la alimentación, el valor promedio más alto del índice de repleción correspondió a *E. melanopterus* ($x=1.449$), seguido por los valores de *D. auratus* ($x=0.319$) y *D. rhombeus* ($\bar{x}=0.201$). La intensidad de la alimentación sí mostró diferencias significativas (Tamhane) entre las tres especies ($H=108.15$; g.l.=2; $P<0.001$). Además, el índice de repleción se correlacionó significativamente con el peso relativo del hígado en *D. auratus* ($r=0.274$; $P<0.001$) y *E. melanopterus* ($r=0.349$; $P<0.001$), y sólo a $P<0.1$ en el caso de *D. rhombeus* ($r=0.301$; $P=0.074$).

VARIABILIDAD SEXUAL

La longitud promedio de las hembras de *D. auratus* fue significativamente mayor que la de los machos (Tabla 4.3) y las distribuciones de frecuencias entre ambos sexos también difirieron significativamente ($Z=4.004$; $P<0.001$). Por el contrario, para *D. rhombeus* no existieron diferencias significativas sexuales en la talla promedio, ni en sus respectivas distribuciones ($Z=0.871$; $P=0.433$). Para *E. melanopterus*, aunque existieron diferencias significativas entre los promedios de talla, sus respectivas distribuciones no difirieron ($Z=1.122$; $P=0.161$).

En el caso de *D. auratus*, todas las estructuras morfológicas analizadas, mostraron diferencias significativas entre sexos, presentando las hembras mayor longitud relativa del intestino, pero menor peso relativo del hígado y número de ciegos pilóricos (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Promedios de machos y hembras de las estructuras morfológicas, de las tres especies de mojarras. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	<i>D. auratus</i>		<i>D. rhombeus</i>		<i>E. melanopterus</i>	
	Machos n=151	Hembras n=142	Machos n=11	Hembras n=19	Machos n=20	Hembras n=28
Longitud patrón (mm)	53.22	68.19	73.23	82.75	45.22	52.25
Pruebas estadísticas	F=70.856	P<0.001	F=1.439	P=0.240	F=7.323	P=0.010
Longitud relativa del intestino (mm)	68.737	72.561	79.625	86.089	50.730	47.153
Pruebas estadísticas	H=10.290	P=0.0013	F=1.692	P=0.204	F=0.905	P=0.346
Peso relativo del hígado (g)	1.108	0.967	0.980	0.853	1.715	1.278
Pruebas estadísticas	H=25.513	P<0.001	F=1.036	P=0.318	F=5.077	P=0.029
Número de ciegos pilóricos	4.338	4.190	3.00	3.00	2.050	2.179
Prueba estadísticas	F=6.996	P=0.0086	F=0	P=1.000	F=0.802	P=0.375

Aunque *D. rhombeus* presentó un patrón de variación sexual en las estructuras morfológicas similar al presentado por *D. auratus*, ninguna de sus variables anatómicas mostró diferencias significativas entre sexos y con respecto a *E. Melanopterus*, sólo el peso relativo del hígado mostró diferencias significativas.

Con respecto a la dieta, las hembras de *D. auratus* tendieron a consumir más peracáridos, detritus y plantas, mientras que los machos consumieron más copépodos y otros invertebrados (Tabla 4.4). Estos cambios dietéticos, aunque ligeros, fueron suficientes para que en esta especie el análisis de discriminantes mostrara diferencias significativas entre las dietas de cada sexo ($\lambda=0.912$; $P=0.016$; c.c.c.=52.7%), siendo los nematodos (0.600), copépodos calanoideos (0.413) y los restos de peracáridos (-0.313), los grupos tróficos más importantes en la separación.

Tabla 4.4. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de machos y hembras de las tres especies de mojarras.

Grupos Tróficos	<i>Diapterus auratus</i>		<i>Diapterus rhombeus</i>		<i>Eucinostomus melanopterus</i>		
	Machos n=151	Hembras n=142	Machos n=11	Hembras n=19	Machos n=20	Hembras n=28	
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	
Otros Invertebrados	4.09	3.86	5.91	4.32	11.75	10.72	
Nematoda		0.32	0.02	5.00	3.16	0.00	0.18
Polychaeta		3.77	3.54	0.91	1.16	11.75	10.54
Mollusca		0.00	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustacea	13.55	10.78	5.09	14.11	36.20	28.50	
Copepoda	12.37	8.26	5.09	14.06	14.25	10.25	
Calanoida		12.01	8.25	4.64	13.53	14.25	10.25
Cyclopoida		0.03	0.01	0.45	0.53	0.00	0.00
Harpacticoida		0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Peracarida	1.18	2.52	0.00	0.05	21.95	17.61	
Tanaidacea		1.00	0.69	0.00	0.00	14.25	6.86
Anfipoda		0.18	0.98	0.00	0.05	7.70	7.79
Mysidacea		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.71
Restos no identificados		0.00	0.85	0.00	0.00	0.00	2.25
Decapoda	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.64	
Restos de Osteichthyes	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	
Plantas	5.64	6.84	1.00	0.21	1.05	0.32	
Macroalgae		5.31	4.76	0.45	0.00	1.00	0.00
<i>Ruppia maritima</i>		0.00	0.71	0.00	0.00	0.00	0.00
Restos no determinados		0.33	1.37	0.55	0.21	0.05	0.32
Detritus	76.71	78.52	88.00	81.37	51.00	60.29	
Total de ítems consumidos	10	12	7	7	7	11	

Para las otras dos especies de mojarra, aunque algunos grupos tróficos fueron exclusivamente consumidos por uno u otro sexo, ni *D. rhombeus* ($\lambda=0.812$; $P=0.6475$), ni *E. melanopterus* ($\lambda=0.850$; $P=0.890$) mostraron diferencias sexuales significativas entre las dietas.

En relación con la diversidad de recursos tróficos consumidos, el promedio de amplitud de nicho trófico tendió a ser mayor en los machos (excepto en *E. melanopterus*), pero sin mostrar diferencias significativas entre sexos en ninguna de las tres especies. Con respecto a la intensidad de la alimentación, los machos de las tres especies analizadas presentaron el mayor promedio de índice de repleción, aunque existieron diferencias significativas sólo en *D. auratus* (Tabla 4.5).

Tabla 4.5. Promedios de machos y hembras del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción, de las tres especies de mojarra. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Índice de amplitud de nicho trófico				Índice de repleción			
	Promedios		Pruebas de significación		Promedios		Pruebas de significación	
	Machos	Hembras	Prueba	P	Machos	Hembras	Prueba	P
<i>D. auratus</i>	0.321	0.258	F=2.788	0.096	0.367	0.197	F=20.974	<0.001
<i>D. rhombeus</i>	0.323	0.238	F=0.365	0.551	0.224	0.157	F=0.052	0.821
<i>E. melanopterus</i>	0.408	0.417	F=0.007	0.933	0.777	0.582	F=1.060	0.309

VARIABILIDAD ONTOGÉNICA

La longitud relativa del intestino de *D. auratus*, mostró diferencias significativas (Tabla 4.6) entre cada uno de los tres grupos de talla (Tukey), evidenciando además una correlación directa con la longitud patrón ($r=0.375$; $P<0.001$). Por el contrario el peso relativo del hígado y el número de ciegos pilóricos de esta especie mostraron un patrón inverso, es decir tendieron a disminuir cuando los peces aumentaron de talla, aunque solo el peso del hígado mostró diferencias significativas, debidas a las diferencias entre los tres promedios de los grupos de talla, además de presentar una correlación inversa con la longitud ($r=-0.417$; $P<0.001$).

Tabla 4.6. Promedios por grupo de talla de la longitud relativa del intestino, peso relativo del hígado y número de ciegos pilóricos, de las tres especies de mojarra. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	<i>D. auratus</i>			<i>D. rhombeus</i>			<i>E. melanopterus</i>	
	Talla 1 n=117	Talla 2 n=231	Talla 3 n=37	Talla 1 n=6	Talla 2 n=9	Talla 3 n=21	Talla 1 n=92	Talla 2 n=38
Longitud relativa del intestino	63.837	70.550	76.256	63.093	76.086	86.990	58.463	48.230
Pruebas estadísticas		F=26.504	P<0.001		F=12.840	P<0.001	F=17.911	P<0.001
Peso relativo del hígado	1.271	1.028	0.909	1.408	1.173	0.783	3.399	1.360
Pruebas estadísticas		F=26.881	P<0.001		F=7.242	P=0.002	F=83.290	P<0.001
Número de ciegos pilóricos	4.291	4.277	4.108	3.000	3.000	3.000	2.707	2.132
Prueba estadísticas		H=4.385	P=0.112		H=0.000	P=1.000	H=37.095	P<0.001

En el caso de *D. rhombeus*, también existieron diferencias en la longitud del intestino entre los tres grupos de talla (Tabla 4.6), pero en este caso (Tukey) debidas a que el promedio de la talla 1, fue significativamente menor al de las otras dos tallas, existiendo además una correlación entre la

longitud intestinal y la talla ($r=0.568$; $P<0.001$). El peso relativo del hígado mostró diferencias entre grupos de talla, debidas a que el promedio de la talla 3 fue significativamente menor al de los otros dos grupos, además de correlacionarse inversamente con la longitud ($r=-0.657$; $P<0.001$). Para esta especie, el número de ciegos pilóricos se mantuvo constante, sin mostrar diferencias significativas entre grupos de talla.

Por último, la longitud relativa del intestino, el peso relativo del hígado y el número de ciegos pilóricos de *E. melanopterus* (Tabla 4.6), mostraron diferencias significativas entre grupos de tallas, presentando un patrón en el cual los individuos pequeños mostraron los valores promedio más altos. De hecho, tanto la longitud relativa del intestino ($r=-0.421$; $P<0.001$), como el peso relativo del hígado ($r=-0.704$; $P<0.001$) y el número de ciegos pilóricos ($r=-0.489$; $P<0.001$), se correlacionaron significativamente con la longitud patrón de los peces.

Con respecto a los cambios ontogénicos en la dieta de *D. auratus*, se observó que los individuos de talla 1 tendieron a consumir más copépodos (cuya importancia descendió progresivamente a medida que los peces crecieron), mientras que el detritus y las plantas presentaron una mayor importancia en la dieta de los individuos más grandes (Tabla 4.7). De hecho, la longitud patrón de los individuos de esta especie, se correlacionó significativamente en forma inversa con los copépodos en conjunto ($r=-0.459$; $P<0.001$) y en forma directa con el detritus ($r=0.397$; $P<0.001$), mientras que los otros grupos tróficos no presentaron correlación.

Además, los análisis de discriminantes mostraron que la dieta de los individuos de talla 1 de esta especie fue significativamente diferente a la de los de talla 2 ($\lambda=0.728$; $P<0.001$; c.c.c.=75.6%) y a la de los de talla 3 ($\lambda=0.618$; $P<0.001$; c.c.c.=82.5%), siendo los copépodos (calanoideos: 0.845 y 0.799; ciclopoideos: 0.370 y 0.175) y el detritus (-0.665 y -0.347) en ambos casos, los grupos tróficos más importantes en la separación de las dietas. Los hábitos de alimento de los individuos de talla 2 y 3, presentaron diferencias menos conspicuas, definidas por el mayor consumo de copépodos por los individuos de talla mediana, y por el mayor consumo de detritus, plantas, peracáridos y moluscos por los individuos más grandes. Un análisis de discriminantes demostró que entre estos dos grupos de talla, también existieron diferencias significativas en la dieta ($\lambda=0.903$; $P=0.015$; c.c.c.=60.4%), determinadas por las diferencias en el consumo de calanoideos (0.527), moluscos (-0.450) y restos de peracáridos (-0.330).

Asimismo, la dieta de *D. rhombeus* mostró cambios ontogénicos definidos por un descenso progresivo en el consumo de copépodos ($r=-0.580$; $P<0.001$) y un correspondiente aumento progresivo de detritus ($r=0.716$; $P<0.001$), a medida que los individuos aumentan de tamaño (Tabla 4.7). El análisis de discriminantes mostró que entre las dietas de los individuos de talla 1 y 3, existieron diferencias significativas ($\lambda=0.400$; $P<0.001$; c.c.c.=92.6%), determinadas por la variación en el consumo de detritus (-0.762), calanoideos (0.724) y ciclopoideos (0.364). También existió un alto consumo de otros invertebrados por los individuos de talla mediana, siendo este grupo de talla el único que consumió esta categoría trófica. Así, entre la dieta de los individuos medianos y grandes existieron diferencias significativas ($\lambda=0.257$; $P<0.001$; c.c.c.=93.3%), siendo los nematodos (0.710) y poliquetos (0.299) los ítem que más peso tuvieron en la separación de las dietas. Entre los individuos de los grupos de talla 1 y 2, a pesar que hubo cambios en los hábitos de alimento (Tabla 4.7), las diferencias no fueron significativas ($\lambda=0.293$; $P=0.112$).

Los cambios ontogénicos en los hábitos de alimento de *E. melanopterus* estuvieron relacionados con el aumento en la talla de los organismos, determinados por un decremento significativo en el consumo de los copépodos ($r=-0.787$; $P<0.001$) y un aumento significativo de otros invertebrados ($r=0.317$; $P<0.001$), peracáridos ($r=0.311$; $P<0.001$), componentes vegetales ($r=0.198$; $P=0.024$)

y detritus ($r=0.606$; $P<0.001$). Además, existieron diferencias significativas en la dieta de los dos grupos de edad determinados para esta especie ($\lambda=0.387$; $P<0.001$; c.c.c.=89.2%), cuya separación se debió principalmente al consumo de calanoideos (0.829), detritus (-0.497), poliquetos (-0.322), anfípodos (-0.168) y tanaidáceos (-0.166).

Tabla 4.7. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de los diferentes grupos de talla de las tres especies de mojarras.

Grupos Tróficos	<i>D. auratus</i>			<i>D. rhombeus</i>			<i>E. melanopterus</i>	
	Talla 1 n=117	Talla 2 n=231	Talla 3 n=37	Talla 1 n=6	Talla 2 n=9	Talla 3 n=21	Talla 1 n=92	Talla 2 n=38
Otros Invertebrados	3.93	3.63	3.38	0.00	16.34	0.00	0.67	13.02
Nematoda	0.19	0.1	0.00	0.00	12.78	0.00	0.02	0.13
Polychaeta	3.74	3.4	2.30	0.00	3.56	0.00	0.65	12.89
Mollusca	0.00	0.0	1.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustacea	45.19	11.64	6.91	77.50	13.00	9.86	79.79	23.95
Copepoda	42.66	9.78	4.05	77.50	13.00	9.81	72.10	3.66
Calanoida	40.44	9.6	4.05	64.17	13.00	9.10	71.88	3.66
Cyclopoida	2.05	0.0	0.00	13.33	0.00	0.71	0.22	0.00
Harpacticoida	0.17	0.1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Peracarida	2.53	1.86	2.86	0.00	0.00	0.05	7.69	19.82
Tanaidacea	1.21	1.0	0.00	0.00	0.00	0.00	6.12	10.05
Anfípoda	0.38	0.6	0.16	0.00	0.00	0.05	1.57	7.58
Mysidacea	0.00	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.53
Restos no identificados	0.94	0.0	2.70	0.00	0.00	0.00	0.00	1.66
Decapoda	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.47
Kestes de Osteichthyes	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.13
Plantas	2.56	6.10	6.62	0.00	1.56	0.05	0.00	0.79
Macroalgae	2.22	4.9	4.73	0.00	0.56	0.00	0.00	0.53
<i>Ruppia maritima</i>	0.00	0.4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Restos no identificados	0.34	0.7	1.89	0.00	1.00	0.05	0.00	0.26
Detritus	48.31	78.63	83.08	22.50	69.11	90.10	19.46	62.11
Total de ítem consumidos	11	13	8	3	6	5	8	1

Asimismo, análisis de correlación mostraron una fuerte asociación entre la importancia en el consumo de los grupos tróficos y las estructuras anatómicas relacionadas con la alimentación. Así, para *D. auratus* la longitud relativa del intestino se correlacionó significativamente en forma directa con los porcentajes de importancia del detritus ($r=0.216$; $P<0.001$) y de las plantas ($r=0.127$; $P=0.0127$) y en forma inversa con el porcentaje de los copépodos ($r=-0.319$; $P<0.001$). El peso relativo del hígado se correlacionó significativamente en forma directa con el porcentaje de importancia de los copépodos ($r=0.187$; $P<0.001$) y en forma inversa con el porcentaje del detritus ($r=-0.267$; $P<0.001$), mientras que los ciegos pilóricos no mostraron correlación

VARIABILIDAD ESTACIONAL

El promedio de la longitud patrón de *D. auratus* durante la época de secas ($\bar{x}=60.50$) fue significativamente mayor ($F=24.451$; g.l.=1/383; $P<0.001$) que el promedio durante la época de lluvias ($\bar{x}=50.15$) y una prueba de Kolmogorov-Smirnov indicó que las distribuciones de tallas de los organismos, fueron significativamente diferentes entre épocas ($Z=2.175$; $P<0.001$). Por el contrario, la longitud de *D. rhombeus* durante la época de secas ($\bar{x}=75.56$), no difirió significativamente ($H=2.704$; g.l.=1; $P=0.100$) a la presentada durante la época de lluvias ($\bar{x}=60.92$) y tampoco existieron diferencias significativas en las distribuciones de tallas entre ambos periodos ($Z=1.061$; $P=0.211$). En el caso de *E. melanopterus*, los promedios de longitud en la época de lluvias ($\bar{x}=44.51$) y de secas ($\bar{x}=21.86$), difirieron significativamente ($F=132.99$; g.l.=1/128; $P<0.001$), así como también sus respectivas distribuciones de tallas ($Z=4.253$; $P<0.001$).

Tabla 4.9. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales durante las épocas de lluvias y de secas de las tres especies de mojarra.

Grupos Tróficos	<i>Diapterus auratus</i>		<i>Diapterus rhombeus</i>		<i>Eucinostomus melanopterus</i>	
	Lluvias n=262	Secas n=123	Lluvias n=12	Secas n=24	Lluvias n=51	Secas n=79
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
Otros Invertebrados	3.27	4.62	0.42	5.92	9.12	1.16
Nematoda	0.11	0.28	0.42	4.58	0.10	0.03
Polychaeta	3.01	4.33	0.00	1.33	9.02	1.14
Mollusca	0.15	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustacea	23.82	16.20	34.58	15.58	36.41	80.92
Copepoda	21.81	13.72	34.58	15.54	11.82	78.09
Calanoida	20.71	13.68	26.67	15.54	11.43	78.09
Cyclopoida	0.91	0.04	7.92	0.00	0.39	0.00
Harpacticoida	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Peracarida	2.01	2.47	0.00	0.04	24.39	2.73
Tanaidacea	1.05	0.93	0.00	0.00	14.53	2.58
Anfipoda	0.54	0.56	0.00	0.04	8.24	0.15
Mysidacea	0.00	0.00	0.00	0.00	0.39	0.00
Restos no identificados	0.42	0.98	0.00	0.00	1.24	0.00
Decapoda	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.10
Restos de Osteichthyes	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00
Plantas	2.90	9.70	0.00	0.63	0.59	0.00
Macroalgae	2.09	8.29	0.00	0.21	0.39	0.00
<i>Ruppia maritima</i>	0.00	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00
Restos no determinados	0.81	0.59	0.00	0.42	0.20	0.00
Detritus	70.01	69.49	65.00	77.88	53.63	17.91
Total de ítem consumidos	12	12	4	7	13	7

significativa alguna. Con respecto a *D. rhombeus*, el porcentaje de importancia del detritus se correlacionó con la longitud relativa del intestino ($r=0.499$; $P=0.0019$), el peso relativo del hígado ($r=-0.559$; $P<0.001$) y con el número de ciegos pilóricos ($r=0.386$; $P=0.02$), mientras que el porcentaje de copépodos se correlacionó con la longitud relativa del intestino ($r=-0.461$; $P=0.0046$) y con el peso relativo del hígado ($r=0.412$; $P=0.0126$). La importancia de otros invertebrados se correlacionó con el peso relativo del hígado ($r=0.399$; $P=0.0159$) y las restantes variables tróficas no mostraron correlación con ninguna de las estructuras anatómicas. Por último, la longitud relativa intestinal de *E. melanopterus* se correlacionó con el porcentaje de otros invertebrados ($r=-0.297$; $P<0.001$), copépodos ($r=0.297$; $P<0.001$), peracáridos ($r=-0.179$; $P=0.041$) y detritus ($r=-0.243$; $P=0.0053$). El peso relativo del hígado también se correlacionó con los porcentajes de importancia de otros invertebrados ($r=-0.279$; $P=0.0014$), copépodos ($r=0.588$; $P<0.001$), peracáridos ($r=-0.339$; $P<0.001$) y detritus ($r=-0.415$; $P<0.001$). Para esta especie, también el número de ciegos pilóricos se correlacionó con la importancia de otros invertebrados ($r=-0.177$; $P=0.044$), copépodos ($r=0.552$; $P<0.001$), peracáridos ($r=-0.316$; $P<0.001$) y detritus ($r=-0.479$; $P<0.001$).

La amplitud de nicho trófico de *D. auratus* mostró diferencias significativas entre cada uno de los tres grupos de talla (Tamhane), con evidente un patrón de disminución en sus valores a medida que los peces aumentaron de tamaño (Tabla 4.8), de hecho existió una correlación significativa entre la amplitud y la respectiva talla de los individuos ($r=-0.290$; $P<0.001$). La amplitud de *D. rhombeus* también mostró diferencias debidas (Tamhane) a que el valor promedio de la talla 2 fue significativamente mayor al de la talla 3, además de una correlación con la longitud patrón ($r=-0.732$; $P<0.001$). Los individuos de menor talla de *E. melanopterus* mostraron una amplitud significativamente más pequeña que la de los individuos de mayor talla, con una correlación directa entre este índice y la longitud de los peces ($r=0.329$; $P<0.001$).

En relación con la intensidad de la alimentación, el promedio del índice de repleción de *D. auratus* fue significativamente diferente entre los tres grupos de talla (Tukey), mostrando una tendencia a disminuir a medida que los peces crecen, además de existir una correlación significativa entre este índice y la respectiva longitud patrón de los peces ($r=-0.333$; $P<0.001$). Similarmente, el índice de repleción de los individuos pequeños de *E. melanopterus* fue significativamente mayor que la de los individuos de mayor talla, y también existió una correlación significativa entre este índice y la talla de los peces ($r=-0.413$; $P<0.001$). El índice de repleción de *D. rhombeus* mostró diferencias, sólo a un nivel de $P<0.1$ entre grupos de talla (Tabla 4.8) y una correlación inversa con la longitud de los individuos ($r=-0.436$; $P=0.008$).

Tabla 4.8. Promedios por grupo de talla del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción, de las tres especies de mojarra. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Índice de amplitud de nicho trófico					Índice de repleción				
	Promedios			Pruebas de significación		Promedios			Pruebas de significación	
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Prueba	P	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Prueba	P
<i>D. auratus</i>	0.452	0.305	0.140	H=29.043	<0.001	0.505	0.246	0.181	F= 30.799	<0.001
<i>D. rhombeus</i>	0.468	0.713	0.079	H=18.102	<0.001	0.302	0.301	0.130	F=3.252	0.051
<i>E. melanopterus</i>	0.220	0.429		H=8.145	0.004	1.770	0.674		F=19.208	<0.001

Con respecto a la variabilidad estacional en los hábitos de alimento, el detritus constituyó la principal fuente de alimento en ambas épocas para *D. auratus* y *D. rhombeus* ($\geq 65\%$), consumiendo la primera especie más de este recurso trófico durante la época de lluvias, mientras que la segunda durante la época de secas. En cuanto a las fuentes secundarias de alimento, ambas especies presentaron un patrón similar en el consumo de organismos animales y vegetales, en el cual ingirieron más copépodos durante la época de lluvias y más peracáridos, otros invertebrados y plantas durante la época de secas (Tabla 4.9).

Así, la dieta de *D. auratus* mostró diferencias significativas entre épocas ($\lambda=0.919$; $P=0.003$; c.c.c.=67.3%), siendo los ítem más importantes en la separación, las macroalgas (0.659), los nematodos (0.341) y los copépodos calanoideos (-0.340). En el caso de *D. rhombeus*, también existieron diferencias significativas entre las dietas de ambas épocas, pero sólo a un nivel de $P<0.1$ ($\lambda=0.657$; $P=0.077$; c.c.c.=75.0%), con los copépodos ciclopoideos (0.743) y otros invertebrados (nematodos -0.322 y poliquetos -0.268), como los grupos tróficos más importantes en la separación de estas dietas. Los cambios estacionales en la dieta de *E. melanopterus* presentaron un patrón en el cual consumió más peracáridos, decápodos, otros invertebrados, peces, plantas y detritus, durante la época de lluvias, mientras que los copépodos fueron la principal fuente de alimento ($>80\%$) en la época de secas (Tabla 4.9). La dieta de esta especie presentó diferencias significativas entre épocas ($\lambda=0.404$; $P<0.001$; c.c.c.=89.2%), con los copépodos calanoideos (0.943), el detritus (-0.441) y los peracáridos (tanaidáceos -0.265 y anfípodos -0.249), como los ítem más importantes en la separación de las dietas.

Con respecto a la diversidad de grupos tróficos consumidos (Figura 4.3 y Tablas 4.9 y 4.10), la amplitud de nicho trófico de *D. auratus* mostró diferencias significativas entre meses ($H=42.485$; g.l.=11; $P<0.001$), con sus mayores promedios mensuales de abril a agosto y diciembre, pero fue muy similar entre épocas, sin mostrar diferencias significativas a este nivel. Para *D. rhombeus*, la amplitud mostró pulsos durante julio y diciembre, pero sin mostrar diferencias significativas entre meses ($H=9.297$; g.l.=6; $P=0.158$), ni entre épocas climáticas. Por último, la amplitud de *E. melanopterus* también mostró diferencias significativas entre meses ($H=44.139$; g.l.=8; $P<0.001$), con los valores más altos de mayo a septiembre y enero. Además esta especie mostró que el promedio de amplitud durante la época de lluvias fue significativamente mayor que el de secas.

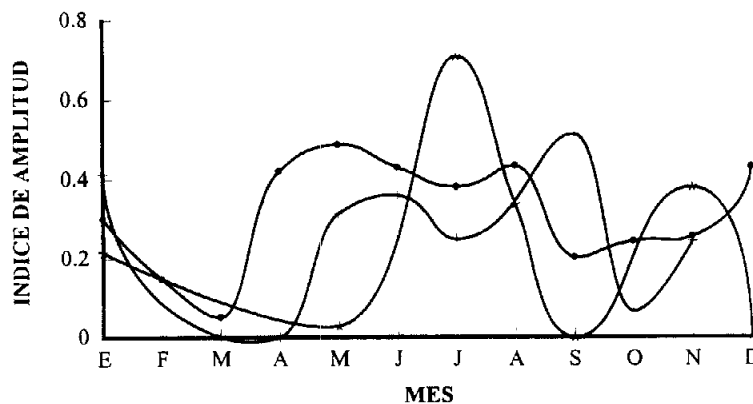


Figura 4.3. Comportamiento de los promedios mensuales de la amplitud de nicho trófico de *Diapterus auratus* (●), *Diapterus rhombeus* (*) y *Eucinostomus melanopterus* (+).

Con relación a la intensidad de la alimentación (Figura 4.4, Tabla 4.10), el índice de repleción de *D. auratus* presentó diferencias significativas entre meses ($H=72.026$; g.l.=11; $P<0.001$), con un

pulso máximo durante febrero y otros dos durante julio y diciembre, sin embargo los promedios entre épocas no difirieron. Aunque los promedios mensuales de repleción de *D. rhombeus* presentaron un pulso máximo en julio y otro en noviembre, no existieron diferencias significativas entre meses ($F=1.279$; g.l.=6/29; $P=0.298$), ni entre épocas. Los promedios mensuales de *E. melanopterus* mostraron un pulso máximo en abril y otros en noviembre y enero, existiendo diferencias significativas, tanto entre meses ($F=7.767$; g.l.=8/121; $P<0.001$), como entre épocas.

Tabla 4.10. Promedios del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción durante las épocas de lluvias y secas, de las tres especies de mojarra. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Indice de amplitud de nicho trófico				Indice de repleción			
	Promedios		Pruebas de significación		Promedios		Pruebas de significación	
	Lluvias	Secas	Prueba	P	Lluvias	Secas	Prueba	P
<i>D. auratus</i>	0.333	0.335	F=0.002	0.962	0.312	0.334	F=0.263	0.608
<i>D. rhombeus</i>	0.346	0.281	F=0.262	0.612	0.188	0.208	F=0.074	0.787
<i>E. melanopterus</i>	0.382	0.216	F=8.813	0.004	0.731	1.913	F=20.178	<0.001

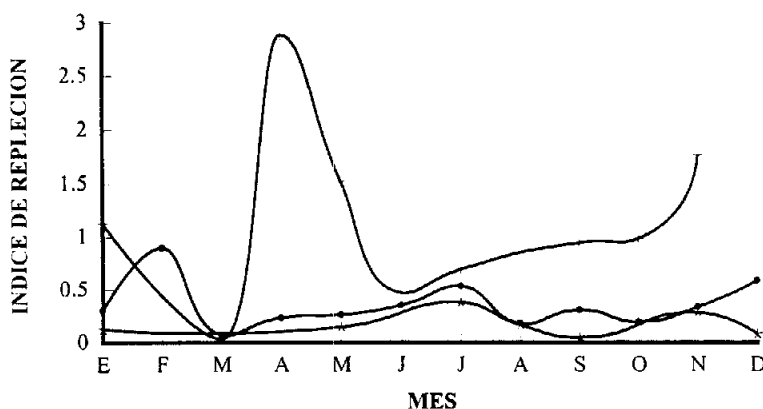


Figura 4.4. Comportamiento de los promedios mensuales del índice de repleción de *Diapterus auratus* (●), *Diapterus rhombeus* (*) y *Eucinostomus melanopterus* (+).

VARIABILIDAD NICTEMERA

En cuanto a la variación en ciclos de 24 horas, para *D. auratus* las longitudes promedio de los individuos capturados durante la noche ($\bar{x}=53.87$) y el día ($\bar{x}=44.95$), difirieron en forma significativa, pero sólo a un nivel de $P<0.1$ ($F=2.894$; g.l.=1/70; $P=0.093$), y una prueba de Kolmogorov-Smirnov, demostró que entre estos períodos, las distribuciones de tallas también fueron significativamente diferentes ($Z=1.429$; $P=0.034$). Por el contrario, para *E. melanopterus* las tallas durante la noche ($\bar{x}=37.42$) y el día ($\bar{x}=40.46$), no difirieron significativamente ($H=0.462$; g.l.=1; $P=0.497$) y las distribuciones de tallas presentaron diferencias significativas sólo a $P<0.1$ ($Z=1.232$; $P=0.093$). En el caso de *D. rhombeus*, debido a que en los ciclos de 24 horas fueron capturados sólo 8 individuos durante el día (a las 08:00, 14:00 y 18:00 hrs) y

ninguno en la noche, el análisis de la talla y todos los subsecuentes análisis estadísticos para esta especie entre el día y la noche, no se realizaron.

Con respecto a la variabilidad nictémera en los hábitos de alimento, aunque *D. auratus* consumió exclusivamente peracáridos y plantas durante el día, las dietas entre ambos períodos fueron muy similares, con el detritus siempre como la fuente más importante de alimento (>75%; Tabla 4.11). De hecho, para esta especie no existieron diferencias significativas entre los hábitos de alimento entre la noche y el día ($\lambda=0.905$; $P=0.896$). Similarmente, las dietas durante el día y la noche de *E. melanopterus* fueron bastante semejantes, matizadas sólo por el exclusivo consumo de plantas durante el día, por lo que no existieron diferencias significativas en los hábitos de alimento de esta especie entre el día y la noche ($\lambda=0.814$; $P=0.525$).

Tabla 4.11. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales durante la noche y el día de las tres especies de mojarra.

Grupos Tróficos	<i>Diapterus auratus</i>		<i>Diapterus rhombeus</i>		<i>Eucinostomus melanopterus</i>		
	Noche	Día	Noche	Día	Noche	Día	
	n=10	n=62	n=0	n=8	n=9	n=42	
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	
Otros Invertebrados	8.10	5.81		18.38	7.78	11.48	
Nematoda		1.60	0.73		14.38	0.00	0.17
Polychaeta		6.50	5.08		4.00	7.78	11.31
Mollusca		0.00	0.00		0.00	0.00	0.00
Crustacea	13.50	14.38		20.88	47.67	45.36	
Copepoda	13.50	10.70		20.88	30.00	33.55	
Calanoida		13.50	9.81		20.88	30.00	33.55
Cyclopoida		0.00	0.08		0.00	0.00	0.00
Harpacticoida		0.00	0.81		0.00	0.00	0.00
Peracarida	0.00	3.68		0.00	17.67	11.62	
Tanaidacea		0.00	1.06		0.00	10.56	11.36
Anfipoda		0.00	0.03		0.00	7.11	0.19
Mysidacea		0.00	0.00		0.00	0.00	0.00
Restos no identificados		0.00	2.58		0.00	0.00	0.07
Decapoda	0.00	0.00		0.00	0.00	0.19	
Restos de Osteichthyes	0.00	0.00		0.00	0.00	0.00	
Plantas	0.00	4.46		1.75	0.00	0.71	
Macroalgae		0.00	1.60		0.63	0.00	0.48
<i>Ruppia maritima</i>		0.00	1.58		0.00	0.00	0.00
Restos no determinados		0.00	1.28		1.13	0.00	0.24
Detritus	78.40	75.35		59.00	44.56	42.45	
Total de ítems consumidos	4	12		6	5	10	

Aunque la amplitud de nicho trófico de *D. auratus*, mostró un máximo durante las horas de la mañana (08:00 a 10:00 hrs), no fue evidente un patrón nictémero consistente (Figura 4.5). De hecho, esta especie no mostró diferencias significativas en la amplitud entre horas ($H=9.083$; $g.l.=11$; $P=0.614$), ni entre el día y la noche (Tabla 4.12). La amplitud de *E. melanopterus*, también mostró un pulso máximo durante la mañana (10:00 hrs), pero sin que existieran diferencias significativas entre horas ($F=0.391$; $g.l.=9/41$; $P=0.932$), ni entre el día y la noche.

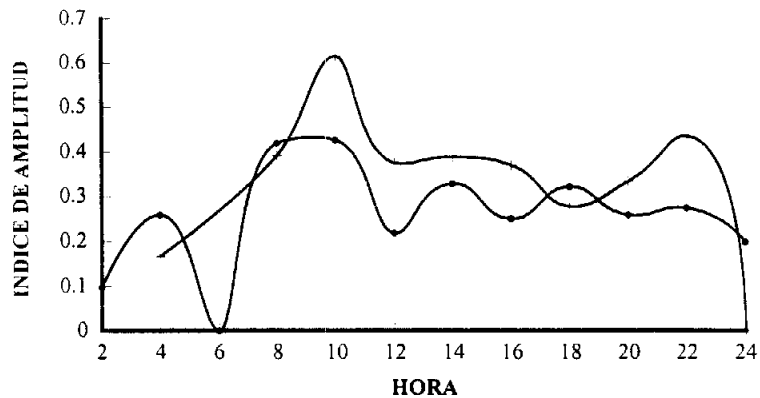


Figura 4.5. Comportamiento de los promedios por hora de la amplitud de nicho trófico de *Diapterus auratus* (●) y *Eucinostomus melanopterus* (+).

En cuanto a la intensidad de la alimentación, el índice de repleción de *D. auratus* mostró pulsos antes y después del amanecer (04:00 y 08:00 hrs) y antes y después del anoecer (16:00-18:00 y 22:00 hrs; Figura 4.6), pero sin que existieran diferencias significativas entre horas ($H=15.079$; $g.l.=11$; $P=0.179$), ni entre el día y la noche (Tabla 4.12). El índice de repleción de *E. melanopterus* mostró un máximo al medio día (12:00-14:00 hrs) y otro al anoecer (18:00 hrs; Figura 4.6), pero sin que tampoco sus promedios mostraran diferencias significativas a lo largo del día ($F=0.511$; $g.l.=9/41$; $P=0.858$), ni entre el día y la noche (Tabla 4.12).

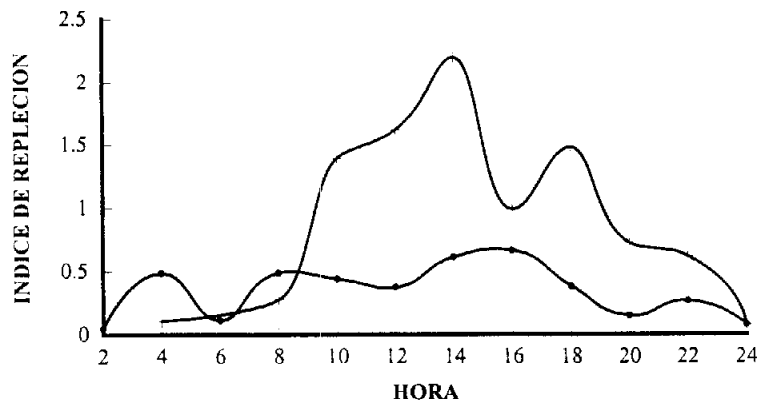


Figura 4.6. Comportamiento de los promedios por hora del índice de repleción de *Diapterus auratus* (●) y *Eucinostomus melanopterus* (+).

Tabla 4.12. Promedios del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción durante la noche y el día, de las tres especies de mojarra. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Índice de amplitud de nicho trófico				Índice de repleción			
	Promedios		Pruebas de significación		Promedios		Pruebas de significación	
	Noche	Día	Prueba	P	Noche	Día	Prueba	P
<i>D. auratus</i>	0.241	0.293	F=0.223	0.638	0.236	0.411	F=1.737	0.192
<i>E. melanopterus</i>	0.264	0.373	F=0.668	0.418	0.425	1.460	F=2.721	0.105

VARIABILIDAD ESPACIAL

Las longitudes promedio de los individuos de *D. auratus* en los hábitat sin ($\bar{x}=49.68$) y con pastos ($\bar{x}=55.40$), mostraron diferencias significativas ($H=6.111$; g.l.=1; $P=0.013$), así como también las respectivas distribuciones de tallas ($Z=2.404$; $P<0.001$). Para *E. melanopterus*, también existieron diferencias significativas en la talla entre hábitat ($H=43.498$; g.l.=1; $P<0.001$) y entre las distribuciones de las mismas ($Z=3.497$; $P<0.001$), pero en este caso los individuos capturados en las localidades sin vegetación sumergida presentaron una longitud promedio mayor al doble ($\bar{x}=53.05$), a la presentada en las localidades con este tipo de vegetación ($\bar{x}=25.95$). Por el contrario, la longitud promedio de *D. rhombeus* en el hábitat sin pastos ($\bar{x}=76.17$), no difirió significativamente ($F=2.680$; g.l.=1/34; $P=0.111$), del promedio obtenido en el hábitat con pasto ($\bar{x}=60.99$), y las distribuciones de talla tampoco difirieron ($Z=0.983$; $P=0.289$).

Con respecto a los hábitos de alimento, las especies del género *Diapterus* presentaron al detritus como principal fuente de alimento (>64%; Tabla 4.13) en los dos tipos de ambiente, con una tendencia a consumir más plantas y otros invertebrados en las localidades sin vegetación sumergida y más copépodos en las localidades que presentaron este tipo de vegetación. Estas diferencias en la dieta no fueron significativas en el caso de *D. rhombeus* ($\lambda=0.833$; $P=0.588$), pero sí en el caso de *D. auratus* ($\lambda=0.859$; $P<0.001$; c.c.c.=71.17%), con los poliquetos (0.624), los calanoideos (-0.377), las macroalgas (0.353) y los nematodos (0.337), como los grupos tróficos más importantes en la separación de estas dietas. Para *E. melanopterus* los cambios espaciales en la dieta estuvieron definidos por un mayor consumo de detritus, peracáridos (principalmente tanaidáceos) y otros invertebrados (poliquetos) en las localidades sin vegetación sumergida y por el mayor consumo de copépodos en las localidades que presentaron pastos (Tabla 4.13). Estos cambios en la dieta fueron significativos ($\lambda=0.450$; $P<0.001$; c.c.c.=86.2%), con los calanoideos (0.578), los poliquetos (-0.568), el detritus (-0.377) y los tanaidáceos (-0.248), como los grupos tróficos con mayor peso en la separación espacial de la dieta de esta especie.

Las amplitudes de nicho trófico de *D. auratus* y *D. rhombeus* presentaron una tendencia a mostrar sus valores más altos en zonas al norte del sistema (Figuras 1.2 y 4.7), con diferencias significativas entre localidades para la primera especie ($H=27.697$; g.l.=9; $P=0.0011$), pero no para la segunda ($H=8.147$; g.l.=8; $P=0.419$). Para ambas especies, aunque el promedio de amplitud en el ambiente sin vegetación sumergida fue ligeramente mayor, en ninguno de los dos casos existieron diferencias significativas (Tabla 4.14). La amplitud de nicho de *E. melanopterus* fue mayor en las localidades cercanas a la boca, tendiendo a disminuir a medida que existe un

alejamiento de la misma (Figura 4.7) y además existieron diferencias significativas entre localidades ($F=4.616$; g.l.=3/126; $P=0.0042$) y entre áreas con y sin pastos.

Tabla 4.13. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales en zonas sin y con vegetación sumergida de las tres especies de mojarras.

Grupos Tróficos	<i>Diapterus auratus</i>		<i>Diapterus rhombeus</i>		<i>Eucinostomus melanopterus</i>		
	Sin pastos n=131	Con pastos n=254	Sin pastos n=23	Con pastos n=13	Sin pastos n=23	Con pastos N=107	
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	
Otros Invertebrados	8.32	1.31	6.17	0.38	20.00	0.91	
Nematoda		0.31	0.09	4.78	0.38	0.00	0.07
Polychaeta		8.02	1.06	1.39	0.00	20.00	0.84
Mollusca		0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustacea	16.16	24.08	14.65	34.77	18.30	73.17	
Copepoda	13.84	22.00	14.65	34.69	2.17	62.82	
Calanoida		13.40	21.08	12.70	30.85	2.17	62.64
Cyclopoida		0.06	0.93	1.96	3.85	0.00	0.19
Harpacticoida		0.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Peracarida	2.32	2.07	0.00	0.08	16.13	10.18	
Tanaidacea		0.85	1.10	0.00	0.00	15.13	5.58
Anfípoda		1.02	0.31	0.00	0.08	0.00	4.04
Mysidacea		0.00	0.00	0.00	0.00	0.87	0.00
Restos no identificados		0.46	0.67	0.00	0.00	0.13	0.56
Decapoda	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	
Restos de Osteichthyes	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	
Plantas	7.34	3.91	0.65	0.00	1.30	0.00	
Macroalgae		6.70	2.72	0.22	0.00	0.87	0.00
<i>Ruppia maritima</i>		0.01	0.39	0.00	0.00	0.00	0.00
Restos no determinados		0.63	0.80	0.43	0.00	0.43	0.00
Detritus	68.18	70.70	78.52	64.85	60.39	25.80	
Total de ítems consumidos	12	12	7	5	8	10	

La intensidad de la alimentación de las especies del género *Diapterus* fue mayor en las localidades de la porción norte de la laguna, principalmente en aquellas cercanas a la boca del sistema (Figura 4.8), existiendo diferencias significativas en el índice de repleción para *D. auratus* ($H=44.254$; g.l.=9; $P<0.001$), pero no para *D. rhombeus* ($F=0.401$; g.l.=8/27; $P=0.910$). Además, *D. auratus* se alimentó significativamente con mayor intensidad en las zonas sin vegetación sumergida, mientras que *D. rhombeus* no mostró diferencias entre estos hábitat (Tabla 4.14). Para *E. melanopterus* existieron diferencias significativas en la intensidad de alimentación entre localidades ($F=7.773$; g.l.=3/125; $P<0.001$), con una mayor repleción en las localidades con vegetación sumergida, aunque entre ambientes las diferencias fueron sólo a un nivel de $P<0.1$ (Tabla 4.14).

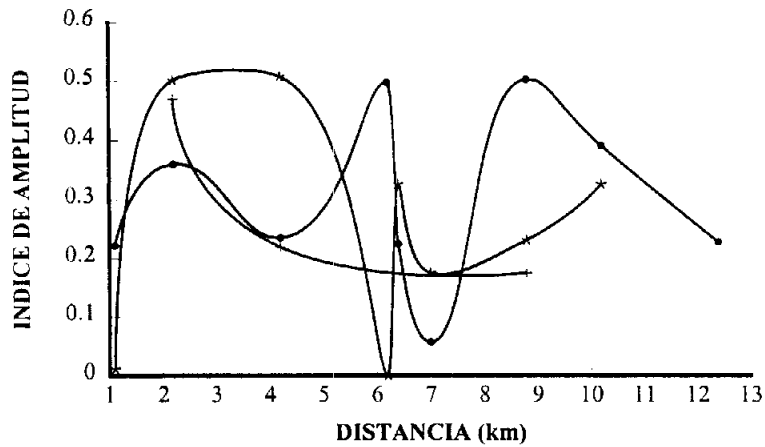


Figura 4.7. Comportamiento de los promedios de la amplitud de nicho trófico de *Diapterus auratus* (●), *Diapterus rhombeus* (*) y *Eucinostomus melanopterus* (+), de acuerdo a la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca.

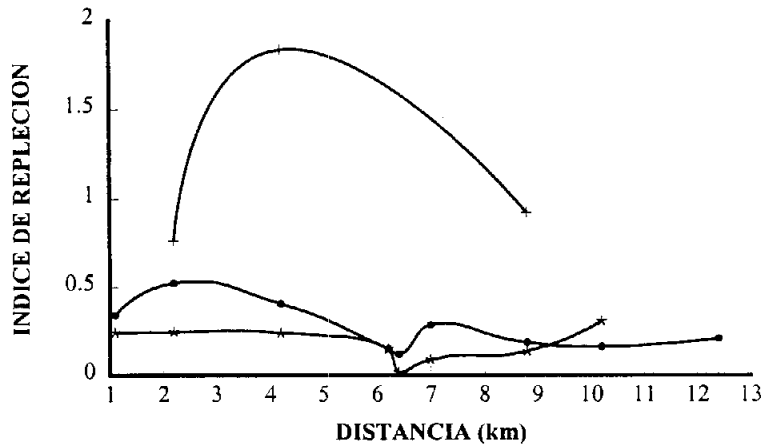


Figura 4.8. Comportamiento de los promedios del índice de repleción de *Diapterus auratus* (●), *Diapterus rhombeus* (*) y *Eucinostomus melanopterus* (+), de acuerdo a la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca.

Tabla 4.14. Promedios del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción en las zonas sin y con vegetación sumergida, de las tres especies de mojarra. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Indice de amplitud de nicho trófico				Indice de repleción			
	Promedios		Pruebas de significación		Promedios		Pruebas de significación	
	Sin pastos	Con pastos	Prueba	P	Sin pastos	Con pastos	Prueba	P
<i>D. auratus</i>	0.368	0.316	F=2.090	0.149	0.409	0.272	F=11.116	0.001
<i>D. rhombeus</i>	0.307	0.294	F=0.010	0.919	0.216	0.176	F=0.300	0.587
<i>E. melanopterus</i>	0.469	0.241	F=10.134	0.002	0.763	1.597	F=2.837	0.095

DISCUSION

Dieta general

Los miembros de la familia Gerreidae (Mojarras) representan especies marinas y la mayor parte de ellas habitan mares tropicales y subtropicales, los cuales constituyen recursos importantes de las lagunas costeras (Nelson, 1994; Araújo & Santos, 1999). Tres de estas especies, *D. auratus*, *D. rhombeus* y *E. melanopterus*, son comunes en estuarios del sur y oeste del Golfo de México (Deckert & Greenfield, 1987) y debido a su abundancia representan organismos de importancia ecológica y recursos pesqueros potenciales. A pesar de su importancia, la información disponible sobre estas especies en la región occidental del Golfo de México, incluye principalmente sólo aquella que es extraída de trabajos a nivel de comunidad, siendo pocos los estudios que incluyen información sobre su biología trófica.

En el presente estudio, aunque el espectro de tallas analizadas fue particularmente reducido para *D. rhombeus* y *E. melanopterus* (de esta especie el 63% fueron juveniles), las tres especies de mojarra en la laguna de Pueblo Viejo, mostraron que el número de presas ingeridas con respecto al porcentaje acumulado de contenidos estomacales analizados, alcanzó un comportamiento en forma de asíntota (Figura 4.2), lo que sugiere que el número de individuos analizados fue suficiente para tipificar adecuadamente sus hábitos de alimento.

En general las mojarra se alimentan del bentos, lo cual se ve favorecido por el carácter protractil de su boca (Figura 4.1), consumiendo principalmente crustáceos pequeños (ostrácodos y copépodos) y medianos (peracáridos y decápodos), así como detritus y otros organismos de la infauna, como nemátodos, poliquetos y moluscos (Carr & Adams, 1973; Kerschner *et al.*, 1985; Teixeira & Helmer, 1997). Particularmente en la laguna de Pueblo Viejo, tanto *D. auratus* como *D. rhombeus* se alimentaron principalmente de detritus (>69%), el cual fue el único grupo trófico que apareció en el 100% de los contenidos estomacales de ambas especies (Tabla 4.2). Aunque es difícil determinar cuáles especies son realmente detritívoras, un alto consumo de este grupo trófico puede ubicar a una especie dentro de esta categoría (Gerking, 1994), como es el presente caso; de hecho el elevado consumo de detritus por estas mojarra, fue el más alto de todas las especies analizadas. La trascendencia del detritus en ambientes estuarinos, como un recurso trófico importante para peces, especialmente en climas cálidos, ha sido reconocida desde que Darnell (1961) llamó la atención sobre este punto (Gerking, 1994; Moyle & Cech 1996).

Para ambas especies, los copépodos representaron una fuente secundaria de alimento (~20%), siendo los poliquetos y las macroalgas elementos complementarios en la dieta *D. auratus* y los nemátodos en la de *D. rhombeus*. De hecho, de acuerdo con los análisis de discriminantes, estos dos últimos grupos tróficos fueron los que más contribuyeron en las diferencias significativas que existieron entre las dietas de estas especies.

Los hábitos de alimento de *D. auratus* y *D. rhombeus* determinados en la laguna de Pueblo Viejo, son cualitativa y cuantitativamente muy similares, a los reportados para estas mismas especies en otros estuarios, tanto de México (Aguirre-León *et al.*, 1982; Aguirre-León & Yáñez-Arancibia, 1986; López-López *et al.*, 1991), como de Sudamérica (Arenas-Granados & Acero, 1992; Chaves & Otto, 1998), con la única excepción en este último caso, que el detritus fue menos importante y que el consumo de copépodos es substituido por el consumo de otros crustáceos pequeños como anfípodos y ostrácodos. Además, en todos estos estudios, al igual que como sucedió en la laguna de Pueblo Viejo, *D. rhombeus* consumió más detritus que *D. auratus*.

Para *E. melanopterus* en la laguna de Pueblo Viejo, la principal fuente de alimento la representaron los copépodos, mientras que el detritus, los peracáridos y los poliquetos fueron recursos tróficos alternativos (Tabla 4.2). Así, el menor consumo de detritus y la mayor ingestión de copépodos y peracáridos por esta especie, fue lo que más contribuyó para que su dieta fuera

significativamente diferente de la de las otras dos especies del género *Diapterus*. También para esta especie, la dieta determinada en la laguna de Pueblo Viejo, es similar a la determinada en la laguna de Términos (Aguirre-León *et al.*, 1982; Aguirre-León & Yáñez-Arancibia, 1986) y en un estuario de Colombia, con la excepción en este caso, que el consumo de copépodos fue substituido por el consumo de urocordados (Arenas-Granados & Acero, 1992). Además, otras especies del género, como *E. gula* y *E. argenteus*, también basan su dieta en el consumo de poliquetos, copépodos, peracáridos y detritus, tanto en estuarios de México (Vega-Cendejas *et al.*, 1994), como de Florida, EE.UU. (Odum & Heald, 1972; Kinch, 1979; Kerschner *et al.*, 1985; Motta *et al.*, 1995), lo que implica una conducta trófica bastante consistente para el género.

Debido a que la mayoría de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de las mojarra de la laguna de Pueblo Viejo, corresponden a elementos relativamente comunes en la biota de este sistema (Castillo-Rivera, 1995), se puede considerar que una de las principales funciones biológicas que realizan estas especies dentro de este sistema, es la de alimentación.

De acuerdo con los valores de la Lambda de Wilks (λ), las diferencias entre las dietas de las tres especies de mojarra fueron más grandes entre aquellas de diferente género, lo que implica un débil patrón de reparto de recursos tróficos en especies del género *Diapterus* y un conspicuo reparto entre especies de diferente género, lo cual contribuye a la atenuación de una posible competencia interespecífica por alimento. Similarmente *D. auratus* y *D. rhombeus* presentaron dietas muy similares en la laguna de Tampamachoco, Veracruz (López-López *et al.*, 1991), mientras que *D. rhombeus* y *E. melanopterus* no presentaron superposición de dietas en una laguna de Brasil (Teixeira & Helmer, 1997).

Las diferencias significativas encontradas entre las dietas, se puede relacionar en parte con las diferencias significativas que presentaron en talla, las tres especies de mojarra analizadas. Así, la especie que presentó una talla significativamente menor (*E. melanopterus*), se alimentó más intensamente sobre presas de tamaño pequeño, como los copépodos y peracáridos. El consumo de presas de tamaño pequeño por peces de talla pequeña, se ha relacionado con la menor capacidad de apertura bucal por parte de éstos (Wootton, 1990). Por otra parte, si se considera que la morfología alimentaria de un pez, contribuye a determinar los hábitos de alimento de una especie (Wootton, 1990; Jobling, 1995), en el presente estudio se observó, a partir de algunos tipos de evidencia, que la anatomía trófica (Figura 4.1) también contribuyó parcialmente a determinar la dieta de las especies.

La primera evidencia se relaciona con el hecho que, así como las dietas fueron significativamente diferentes entre cada una de las tres especies, también las tres estructuras morfológicas analizadas mostraron diferencias significativas entre éstas. El segundo tipo de evidencia fue que, las mayores diferencias interespecíficas en las dietas las mostró *E. melanopterus*, siendo la especie la que mostró siempre una posición extrema en los gradientes que mostraron todas las estructuras tróficas analizadas (Tabla 4.1). La última evidencia, derivada del estudio de los cambios ontogénicos, fue el alto grado de asociación (análisis de correlación) que se detectó entre las estructuras tróficas y los porcentajes de importancia de las presas sobre las que se alimentaron cada una de las especies (principalmente en el caso de *E. melanopterus*).

Sin embargo, pocas de las relaciones entre la anatomía y hábitos de alimento de estas especies pueden ser explicadas en términos biológicos. De éstas, la longitud intestinal y número de ciegos pilóricos significativamente menores de *E. melanopterus*, señalan que ésta podría presentar una tendencia a ser más carnívora, mientras que las especies del género *Diapterus* (con intestinos y número de ciegos significativamente mayores) muestran una tendencia a ser más detritívoras (Tablas 4.1 y 4.2). En este sentido, se ha señalado que las especies que presentan alto consumo de detritus y de plantas, tienden a presentar una longitud del intestino relativamente mayor, que las

especies carnívoras (Jobling, 1995; Moyle & Cech, 1996). Desde la teoría de competencia, esto representa un patrón de reparto de recursos entre especies (principalmente entre las de diferente género), permitido por una diferenciación de nicho trófico, debido a su vez por una diferenciación morfológica.

Con relación a la diversidad de la dieta, a pesar que el número de grupos tróficos consumidos por *D. rhombeus* fue menor al de las otras dos mojarra (Tabla 4.2), la amplitud de nicho trófico no mostró diferencias significativas entre especies. Por el contrario, la intensidad de la alimentación fue significativamente diferente entre las tres especies, presentando el valor más alto *E. melanopterus*, que fue la especie cuyo peso relativo del hígado fue significativamente más grande, mientras que *D. rhombeus* presentó la intensidad más baja, siendo la especie que presentó el peso del hígado significativamente menor (Tabla 4.1). En este sentido, se ha observado en peces, que el hígado juega un papel importante en el metabolismo y almacenamiento de los elementos nutritivos (Lagler *et al.*, 1977). Así, la mayor intensidad de alimentación se podría relacionar con un hígado más grande, de hecho, en el presente estudio existieron correlaciones significativas entre estas variables.

Variabilidad sexual

En general en las tres especies de mojarra, las hembras fueron mayores que los machos (Tabla 4.3), pero sólo *D. auratus* mostró diferencias significativamente consistentes en la talla y en todas sus estructuras anatómicas. Asimismo, con respecto a la dieta sólo *D. auratus* mostró diferencias significativas entre sexos, las cuales pueden estar influenciadas por las diferencias que esta especie mostró en la talla y en las estructuras morfológicas. En relación con la talla, los machos (con talla menor) tendieron a consumir mayor cantidad de organismos pequeños, como nemátodos y copépodos calanoideos, mientras que las hembras con talla mayor, tendieron a consumir más organismos de tamaño relativamente mayor como peracáridos (restos no identificados y anfípodos; Tabla 4.4), los cuales fueron la categoría trófica que más contribuyó en la separación de las dietas. Esto concuerda con la relación entre la talla, la capacidad de abertura bucal y tamaño de presa, discutidos previamente. En relación con las estructuras anatómicas (Tabla 4.3), las hembras que presentaron mayor longitud del intestino, tendieron a consumir más detritus y plantas que los machos, lo que también concuerda con la relación previamente discutida entre la longitud intestinal y el consumo de detritus. Sin embargo, de acuerdo a los valores de la Lambda de Wilks (λ), es evidente que las diferencias sexuales en la dieta de esta especie, aunque significativas, no fueron muy grandes, lo cual podría deberse a un sesgo en el análisis de discriminantes (fundamentalmente por el tamaño grande de los grupos, lo que incrementa los grados de libertad), pero la literatura disponible no menciona posibles sesgos en este sentido y en consecuencia no se tienen los elementos para evaluarlo.

Las dietas de *D. rhombeus* y *E. melanopterus*, no mostraron diferencias significativas entre sexos, lo cual podría relacionarse con el hecho de que éstas no mostraron diferencias significativas en la mayoría de sus estructuras morfológicas, ni en la talla en el caso particular de *D. rhombeus*. Además, en la laguna de Pueblo Viejo, los machos y hembras de estas especies, no muestran una segregación espacial ni temporal conspicua (Montiel, 1994), lo que implica que los individuos de ambos sexos se presentan en los mismos lugares, en los mismos tiempos, teniendo acceso a los mismos recursos y en consecuencia presentado dietas similares.

Aunque existió una tendencia a que las hembras de las especies del género *Diapterus* ingirieran mayor número de grupos tróficos (Tabla 4.4), el promedio de amplitud de nicho trófico tendió a ser mayor en los machos, y aún así, ninguna de las tres especies mostró diferencias significativas en la diversidad de recursos tróficos consumidos (Tabla 4.5), probablemente como ya se discutió,

debido a que no existe segregación espacio temporal en los individuos de cada sexo. Con respecto a la intensidad de la alimentación, sólo los machos de *D. auratus* mostraron una repleción significativamente mayor, lo cual podría relacionarse con el peso del hígado, también significativamente mayor (Tabla 4.3), como previamente se ha discutido este tipo de relación.

Variabilidad ontogénica

Las especies del género *Diapterus* mostraron una relación consistente significativa en el aumento de la longitud del intestino y el descenso del peso del hígado, a medida que los peces incrementan su talla. También *E. melanopterus* presentó una relación consistente entre la longitud de los individuos y las estructuras morfológicas analizadas, aunque en este caso las tres tendieron a disminuir a medida que los peces crecieron (Tabla 4.6).

Con respecto a los hábitos de alimento, tanto *D. auratus* como *D. rhombeus* mostraron un cambio ontogénico significativo en la dieta a medida que los individuos aumentaron de talla, el cual consistió en un aumento en el consumo de detritus y un descenso en el consumo de copépodos (organismos pequeños), como lo indicaron los análisis de correlación y de discriminantes. Estos cambios progresivos en el consumo de estos y otros grupos tróficos (Tabla 4.7), generaron la existencia de diferencias significativas entre las dietas de los tres grupos de talla de *D. auratus* y en dos grupos de talla de *D. rhombeus*. De acuerdo con los valores de la lambda de Wilks (λ), las mayores diferencias ontogénicas en la dieta de *D. auratus*, se dieron entre los grupos más alejados en talla (1 y 3), mientras que para *D. rhombeus* las mayores diferencias se dieron entre las dietas de los individuos de los grupos de talla 2 y 3 (debidas en este caso particular, por el mayor consumo de otros invertebrados en la talla 2).

El patrón ontogénico de cambios en la dieta presentado por los peces del género *Diapterus* en la laguna de Pueblo Viejo, es bastante consistente con el que muestran las especies de peces que en estado adulto muestran un hábito detritívoro. Así, se ha observado que muchas de estas especies (dulceacuícolas y marinas), en estadios ontogénicos primarios, muestran un alto consumo de zooplancton, particularmente de copépodos de las especies de los géneros *Acartia*, *Oncaea* y *Euterpina* (Gerking, 1994), las cuales también fueron una fuente importante de alimento para los organismos de talla pequeña de *D. auratus* y *D. rhombeus*.

Con respecto a los hábitos de alimento de *E. melanopterus*, los cambios ontogénicos significativos entre los dos grupos de talla, estuvieron determinados también (de acuerdo con los análisis de correlación y de discriminantes), por un descenso en el consumo de copépodos y un aumento en el consumo de organismos de tamaño medio a grande (otros invertebrados, peracáridos, decápodos y peces), plantas y detritus.

El mayor consumo de copépodos por juveniles y de presas más grandes conforme los peces aumentan de talla, también han sido reportados para estas tres especies de mojarra en otras lagunas costeras de México (López-López *et al.*, 1991; Aguirre-León & Yáñez-Arancibia, 1986) y en general para otros miembros de la familia Gerreidae (Kinch, 1979; Kerschner *et al.*, 1985; Teixeira & Helmer, 1997).

Los resultados del presente estudio, muestran que puede existir una fuerte relación entre los cambios ontogénicos en los hábitos de alimento de las mojarra y los cambios en sus correspondientes estructuras morfológicas. La primera evidencia en este sentido, es que tanto los cambios en las dietas como las variaciones de las estructuras anatómicas evaluadas mostraron diferencias significativas entre grupos de talla. Una segunda evidencia es la relativamente gran cantidad de correlaciones significativas que existieron entre las estructuras tróficas y el consumo de diferentes grupos tróficos, y aunque muchas de estas relaciones no implican necesariamente causalidad, algunas sí pueden presentar un sentido biológico. De éstas, el consumo de organismos

pequeños como copépodos, por los individuos de tallas menores de las tres especies, se relaciona con su menor capacidad de abertura bucal; de hecho Jobling (1995) señala que los principales cambios ontogénicos en la dieta de los peces están determinados por el aumento del tamaño de la boca y de su correspondiente capacidad de abertura. Además, en estas especies el cambio progresivo en el consumo de copépodos y detritus, se puede relacionar con las necesidades energéticas que presentan los peces en cada estado ontogénico. Así, los individuos pequeños que presentan mayor demanda de energía metabólica, consumen más copépodos, los cuales aportan más energía, proteínas y lípidos que el detritus (Jobling, 1995; Moyle & Cech, 1996), el cual fue la principal fuente de alimento de los individuos grandes.

El mayor consumo de detritus por ciertas especies, se relaciona con un incremento de la longitud del intestino y del número de ciegos pilóricos (Jobling, 1995; Moyle & Cech, 1996) y en este sentido, en las dos especies del género *Diapterus* existió una correlación significativa directa entre la longitud del intestino y el consumo de detritus. Por otro lado se ha señalado que en especies de hábitos carnívoros, las que consumen organismos pequeños, tienden a presentar una mayor longitud intestinal que las especies que consumen presas más grandes (v.g. piscívoros; Moyle & Cech, 1996). Para el caso particular de *E. melanopterus* esta relación se cumple, pues los individuos pequeños con intestinos relativamente más largos y mayor número de ciegos pilóricos, tendieron a consumir más organismos pequeños como los copépodos, mientras que los individuos de talla mayor, con intestinos cortos y menor número de ciegos pilóricos (Tabla 4.6), tendieron a consumir organismos relativamente más grandes, como otros invertebrados y peracáridos, siendo además los únicos en consumir, aunque en bajas proporciones, las presas de mayor tamaño (decápodos y peces, Tabla 4.7). De hecho, la longitud relativa del intestino de esta especie se correlacionó significativamente en forma directa con el consumo de copépodos y en forma inversa con el consumo de peracáridos y otros invertebrados.

Por último, un patrón consistente fue la correlación directa significativa que las tres especies mostraron entre el peso relativo del hígado y la importancia en el consumo de copépodos. Aunque al respecto existe poca información en la literatura revisada, la fuerte relación encontrada, podría indicar una mayor actividad del hígado, cuando los peces consumen más crustáceos pequeños.

En relación con la amplitud de nicho trófico, Wootton (1990) señala que existe una tendencia en la cual a medida que los peces crecen la diversidad de grupos tróficos consumidos por estos aumenta, debido a que al aumentar la talla de los individuos aumenta el espectro de tallas de potenciales presas. En este sentido, la amplitud de nicho trófico de *E. melanopterus* siguió este patrón en forma significativa (análisis de varianza y correlación), sin embargo las amplitudes de *D. auratus* y *D. rhombeus*, presentaron un compartimiento inverso (también significativo; Tabla 4.8). Esto último se debe a una tendencia por parte de estas dos especies a basar su dieta en los últimos estadios ontogénicos en un solo grupo trófico (detritus > 80% de importancia), lo que implica una reducción en la diversidad de recursos tróficos consumidos. Así, se podría considerar como una generalización, a reserva de un análisis más profundo, que en las especies detritívoras existe una disminución en la diversidad de recursos que consumen, a medida que los peces aumentan de tamaño, mientras que las especies depredadoras presentarían el patrón inverso.

Con respecto a los cambios ontogénicos en la intensidad de la alimentación, se esperaría que ésta se relacionara con las demandas de energía metabólica que los peces presentan en sus diferentes estadios de desarrollo. En este sentido, aunque los peces grandes tienen una mayor demanda total de oxígeno, por unidad de peso corporal los peces pequeños presentan un mayor consumo de oxígeno (Moyle & Cech, 1996), debido obviamente a un metabolismo más alto. Esto explicaría el comportamiento presentado por las tres especies de mojarra analizadas en la laguna de Pueblo

Viejo, las cuales mostraron una relación significativa entre el incremento de su talla y una disminución en el índice de repleción (análisis de correlación y varianza; Tabla 4.8). Así, a mayor actividad metabólica, mayor demanda de alimento (Moyle & Cech, 1996), lo que explicaría que los peces pequeños de las tres especies se alimentan más intensamente, para satisfacer los requerimientos energéticos de crecimiento y maduración sexual. De hecho, en muchas especies de peces, el consumo de alimento por unidad de peso corporal declina a medida que los peces crecen, lo que representa en términos relativos que conforme un pez crece, éste come menos (Wootton, 1992).

Variabilidad estacional

Para las dos especies del género *Diapterus*, la principal fuente de alimento en las dos épocas climáticas fue el detritus, pero en cuanto a las fuentes secundarias de alimento los copépodos (las presas de menor tamaño en la dieta de estas especies) fueron principalmente consumidos durante la época de lluvias, mientras que peracáridos, otros invertebrados y plantas (recursos tróficos de mayor tamaño), lo fueron durante la época de secas (Tabla 4.9). Los cambios en el consumo de estos grupos tróficos determinaron la existencia de diferencias significativas entre épocas, en la dieta de estas dos especies. En general, el patrón de un consumo importante de detritus en ambas épocas, así como el mayor consumo de copépodos en la estación lluviosa y de otros invertebrados y plantas en la de secas, lo presentan *D. auratus* y *D. rhombeus* en otros sistemas estuarinos de México (Aguirre-León & Yáñez-Arancibia, 1986; López-López *et al.*, 1991) y Colombia (Arenas-Granados & Acero, 1992).

Por el contrario, los cambios estacionales en la dieta de *E. melanopterus* presentaron un patrón diametralmente opuesto al presentado por las especies del género *Diapterus*, consumiendo más organismos de tamaño medio a grande (v.g. peracáridos, decápodos, peces y plantas) y detritus durante la época de lluvias y más copépodos en la época de secas (Tabla 4.9), por lo que existieron diferencias significativas estacionales en la dieta, debidas al consumo diferencial de estos grupos tróficos. Similares cambios estacionales en la dieta, presentaron especies del mismo género en un estuario de Florida, EE.UU. (Odum & Heald, 1972).

De acuerdo con la teoría de competencia, se ha señalado que el alimento, el tiempo y el hábitat, son los principales ejes o dimensiones a lo largo de los cuales, especies potencialmente competidoras se pueden segregar (Pianka, 1969; Ross, 1986; Begon *et al.*, 1996). En la laguna de Pueblo Viejo existió una fuerte segregación estacional en los hábitos de alimento entre las dos especies más abundantes (*D. auratus* y *E. melanopterus*), lo que implica una obvia separación en el eje alimenticio (el cual puede ser considerado como uno de los más importantes en la segregación de especies), y además una segregación en el eje temporal, pues existe una sustitución estacional adecuada de los recursos tróficos utilizados por estas dos especies; de hecho dentro del eje temporal, una de las segregaciones más frecuentemente encontrada en peces es la estacional (Ross, 1986). Particularmente en Brasil, Teixeira y Helmer (1997) encontraron un consistente patrón de reparto de recursos tróficos entre *E. melanopterus* y *D. rhombeus*. Considerando los valores de la Lambda de Wilks (λ), *E. melanopterus* fue la especie que mayores diferencias estacionales presentó, mientras que *D. auratus* fue la que presentó las menores diferencias

Aunque los cambios estacionales en los hábitos de alimento de los peces, dependen principalmente de la disponibilidad estacional de los recursos tróficos (Wootton, 1990), los cambios mostrados por las mojarra de la laguna de Pueblo Viejo, también parecen estar influenciados por las diferencias en talla de los organismos entre estos periodos. Los individuos de las especies del género *Diapterus* presentaron menor talla durante la época de lluvias (con

diferencias significativas en el caso de *D. auratus*), período durante el cual tendieron a consumir más organismos pequeños, mientras que en la época de secas (cuando presentaron mayor talla) tendieron a consumir preferentemente organismos de tamaño mayor. En este sentido, *E. melanopterus* consumió más organismos pequeños (copépodos) durante la época de secas, cuando los individuos presentaron una longitud significativamente menor, mientras que en la época de lluvias consumieron organismos más grandes.

Con respecto a la disponibilidad de los recursos, tanto *D. auratus* como *E. melanopterus* consumieron más detritus durante la época de lluvias, lo que se relaciona con la abundancia de este recurso, debido a que durante este período se incrementa la descarga de los ríos y el escurrimiento de la cuenca de la laguna de Pueblo Viejo, arrastrando hacia el sistema materia orgánica 'alóctona', la cual en parte puede ser consumida por los peces (Castillo-Rivera *et al.*, 1994). El hecho que *D. rhombeus* consumiera menos detritus durante la época de lluvias, se puede deber a un sesgo determinado por el número relativamente pequeño de individuos analizados en esta estación (n=12). Además, debido a que en la laguna de Pueblo Viejo se presentan dos pulsos de fitoplancton (Cruz-Romero, 1973; De la lanza y Cantú, 1986), uno durante la época de secas y otro durante la época de lluvias, cabría esperar que estos fueran acompañados de dos pulsos de zooplancton (copépodos), de tal manera que durante el pulso de secas, estos fueran principalmente consumidos por *E. melanopterus*, mientras que durante la de lluvias lo fueran por *D. auratus* y *D. rhombeus*.

En general, la variación anual de la amplitud de nicho trófico de las especies de mojarra, tendió a presentar valores altos de abril a septiembre, presentando otro valor alto durante la época fría del año (noviembre a enero; Figura 4.3), aunque sólo *E. melanopterus* mostró diferencias significativas entre épocas climáticas (Tabla 4.10). El mayor número de grupos tróficos consumidos y la mayor amplitud de esta especie durante la época lluviosa, se relaciona con el hecho de que durante este período, el aumento del drenaje de la cuenca del sistema, aporta mucha materia orgánica y nutrientes 'alóctonos' al sistema, como previamente se discutió, lo que a su vez puede permitir una mayor cantidad de recursos tróficos disponibles.

Con respecto a la intensidad de la alimentación, se observó una programación estacional en los pulsos máximos del índice de repleción de las tres especies de mojarra, presentando su máximo *D. auratus* durante febrero, *E. melanopterus* en abril y *D. rhombeus* en julio (Figura 4.4), lo cual junto a la segregación de las dietas, implica un reparto de recursos que contribuye a atenuar la posible competencia por alimento entre estas especies. Aunque estas especies mostraron un mayor promedio de repleción durante la época de secas, sólo *E. melanopterus* mostró diferencias significativas consistentes (Tabla 4.10). Similarmente en el Caribe Colombiano, esta especie presentó una mayor intensidad de la alimentación durante la época seca (Arenas-Granados & Acero, 1992). Además, dos de los pulsos de la intensidad en la alimentación que a lo largo del año mostró *E. melanopterus* (abril y enero; Figura 4.4), concuerdan con los dos pulsos de máxima abundancia en número que esta misma especie presentó en la laguna de Pueblo Viejo durante abril y enero (Montiel, 1994; Montiel *et al.*, 1995), por lo que se puede suponer que los patrones estacionales de abundancia de esta especie están principalmente determinados por su biología trófica.

Variabilidad nictémera

A lo largo de un ciclo nictémero, tanto en el día como en la noche la principal fuente de alimento de *D. auratus* la constituyó el detritus y una fuente secundaria la representaron los copépodos. Similarmente, para *E. melanopterus* la principal fuente de alimento en ambos períodos la constituyó el detritus y los copépodos y un recurso secundario fueron los peracáridos y otros

invertebrados. Para ambas especies existieron grupos tróficos que fueron exclusivamente consumidos durante el día (principalmente peracáridos y plantas), pero la importancia de estos nunca rebasó el 2.6% en *D. auratus*, ni el 0.5% en *E. melanopterus* (Tabla 4.11). Por lo tanto se puede considerar que los hábitos de alimento de ambas especies, durante el día y la noche son muy semejantes, de hecho no existieron diferencias estadísticas significativas en la dieta entre ambos períodos. También Kerschner *et al.* (1985) encontraron que las dietas de las mojarras del estuario Indian River (Florida, EE.UU.), fueron muy similares entre la mañana y la tarde.

Considerando que los cambios diurnos en la dieta de un pez, pueden reflejar cambios en la actividad de las presas (Wootton, 1990), las similitudes dietéticas nictémeras detectadas en el presente estudio, se pueden deber por un lado, a que los principales grupos tróficos sobre los que se alimentan estas especies, probablemente presentan en el sistema estudiado la misma disponibilidad y vulnerabilidad tanto en el día como en la noche. Por otro lado, puede contribuir el hecho, de que estas especies no presentaron diferencias consistentes en sus respectivas tallas entre estos dos períodos, por lo que en consecuencia tampoco existió un consumo diferencial de los recursos en este sentido.

En general, aunque *D. auratus* y *E. melanopterus* no mostraron diferencias significativas en la amplitud de nicho trófico por horas, ni entre el día y la noche, fue evidente que esta variable presentó sus máximos durante las horas de la mañana (Figura 4.5). También el número de grupos tróficos consumidos (Tabla 4.11) y la amplitud de nicho (Tabla 4.12), fueron mayores durante el día, y esto se puede relacionar con el hecho de que durante las horas luz, la mayor intensidad lumínica en el sistema, puede permitirle a ambas especies una mayor capacidad visual y en consecuencia un mayor espectro de posibles presas, aunque evidentemente la variabilidad en su consumo, no se reflejó en forma significativa.

Con respecto a la intensidad de la alimentación, las mojarras tampoco mostraron diferencias significativas en el índice de repleción por hora, ni entre el día y la noche. A pesar de esto, se observó que los máximos de alimentación también se relacionan con las horas de mayor intensidad lumínica (medio día) o con los cambios de ésta a lo largo del día (amanecer y anochecer; Figura 4.6). Similar comportamiento en la intensidad de la alimentación de mojarras encontró Kerschner *et al.* (1985) en un estuario de Florida. En este sentido, se ha señalado que uno de los estímulos más importantes en la alimentación de peces, es la hora del día, siendo particularmente importantes los cambios rápidos en la intensidad luminosa (Lagler *et al.* 1977; Helfman, 1993). Además, existe una relación entre la intensidad de la alimentación de estas especies y sus patrones de máxima captura y/o actividad, siendo ambos mayores durante el día (Montiel, 1994; Montiel *et al.*, 1995), lo que implica que los patrones de abundancia en el sistema estudiado, pueden obedecer a su conducta alimentaria.

Variabilidad espacial

Espacialmente, en ambos tipos de ambiente los hábitos de alimento de las especies del género *Diapterus*, se basaron principalmente en detritus, mientras que *E. melanopterus*, este recurso fue principalmente consumido en las localidades sin vegetación sumergida (Tabla 4.13), lo que implica que el detritus como fuente de alimento, se encuentra ampliamente distribuido en todo el sistema. Además, las tres especies de mojarras mostraron un patrón de alimentación el cual en las zonas sin vegetación sumergida, consumieron más plantas y otros invertebrados (principalmente poliquetos), mientras que en las zonas con densos lechos de *R. maritima*, consumieron más copépodos. De hecho, *D. auratus* y *E. melanopterus* mostraron diferencias significativas entre las dietas de ambos tipos de hábitat, las cuales estuvieron determinadas por las diferencias en el consumo de poliquetos y copépodos.

Los cambios en la dieta de *D. auratus* se pueden relacionar más con la disponibilidad de los recursos, que con las diferencias de talla que esta especie mostró en cada uno de los ambientes, ya que los individuos de esta especie presentaron una talla significativamente mayor en las localidades con pastos, donde tendieron a consumir más organismos pequeños (copépodos) que en el otro donde su talla fue menor. En relación con la disponibilidad de los recursos, debido a que las poblaciones de muchos invertebrados crustáceos tienden a ser mayores en ambientes con vegetación sumergida, por el papel que estos juegan como áreas de crianza y alimentación (Heck & Orth, 1980), cabría esperar que en estos ambientes la disponibilidad de estos invertebrados como recurso trófico, también fuera mayor y en consecuencia la mayor importancia de los copépodos en la dieta de las mojarra en este tipo de hábitat. Por el contrario, otros invertebrados propios de la infauna (como moluscos y anélidos), tienden a habitar ambientes de substrato blando, sin vegetación, lo que explicaría el mayor consumo de poliquetos en localidades sin pastos.

Los cambios en la dieta de *E. melanopterus* muestran que pueden estar influenciados, tanto por la disponibilidad espacial de los recursos (en el mismo sentido que ya se explicó), como por las diferencias de talla. Así, los copépodos (organismos pequeños), fueron la principal fuente de alimento en el hábitat con vegetación (>62%; Tabla 4.13), donde los organismos de esta especie presentaron una talla significativamente menor.

De acuerdo con los valores de las Lambdas de Wilks, *E. melanopterus* fue la especie que presentó una mayor segregación de la dieta entre hábitat, mientras que *D. auratus* presentó la menor segregación. Situación similar se observó en el análisis estacional de los hábitos de alimento, por lo que se cabría esperar un mayor grado de competencia intraespecífica por alimento en el caso de *D. auratus* y una atenuación en este tipo de competencia en el caso de *E. melanopterus*.

Aunque la amplitud de nicho trófico de *D. auratus* y *D. rhombeus* fue mayor en las localidades ubicadas al norte del sistema (Figura 4.7), entre los dos principales tipos de hábitat, ambas no mostraron diferencias en la diversidad de grupos tróficos consumidos (Tabla 4.14). Esto se puede deber a que tanto en las zonas con y sin vegetación sumergida, la abundancia o por lo menos la vulnerabilidad de los grupos tróficos sobre los que se alimentan estas especies, presentan un grado de distribución bastante homogéneo. De igual manera, *E. melanopterus* presentó una dieta significativamente más diversa en los sitios cercanos a la boca del sistema, que no presentan vegetación sumergida, lo cual estuvo principalmente determinado por que en las localidades con presencia de *R. maritima*, los hábitos de alimento de esta especie se centraron en el consumo de copépodos (Tabla 4.13), reduciendo en consecuencia su diversidad trófica.

La intensidad de la alimentación mostró una segregación entre las dos especies más abundantes de mojarra (Tabla 4.14), siendo mayor en las localidades sin vegetación sumergida para *D. auratus* y mayor en las localidades con pastos para *E. melanopterus*, lo que implica un patrón de reparto de recursos, el cual podría contribuir a disminuir los posibles eventos de competencia interespecífica por alimento en la laguna de Pueblo Viejo, entre estas especies. Esta segregación trófica puede estar complementada por una diferenciación espacial que estas mismas especies muestran tanto en la laguna de Pueblo Viejo (Castillo-Rivera, 1995; Montiel, 1994; Montiel *et al* 1995), como en otros estuarios (Matheson & Gilmore, 1995), en la cual *D. auratus* tiende a distribuirse preferentemente en zonas alejadas de la boca, con baja salinidad, mientras que *E. melanopterus* se distribuye principalmente en zonas cercanas a la boca, con alta salinidad. De la información anterior, también se puede derivar el entendimiento de otras estrategias de historias de vida de estas especies, pues contrario al patrón de abundancia, la intensidad en la alimentación de *D. auratus*, fue significativamente mayor en las localidades cercanas a la boca (de mayor

salinidad; Figura 4.8). Esto sugiere un uso más integral del sistema por parte de esta especie, en el cual los ambientes de baja salinidad le pueden implicar un uso preferente como áreas de protección, crianza y reproducción, mientras que las zonas de alta salinidad le representan zonas preferentemente de alimentación. Por otro lado *E. melanopterus* se alimenta más intensamente y es más abundante en las zonas con vegetación sumergida, cercanas a la boca y con alta salinidad (de hecho en el presente estudio fueron capturados más del cuádruple de individuos en las zonas con vegetación), lo que implica un uso más restringido del sistema por parte de esta especie, la cual en la laguna parece satisfacer principalmente el aspecto de la alimentación, como ya había sido observado en el análisis estacional de la repleción.

FAMILIA SPARIDAE RESULTADOS

DIETA GENERAL

En total fueron analizados los contenidos estomacales de 364 individuos de la especie *Lagodon rhomboides*, los cuales presentaron un intervalo de longitud patrón de 11.3 a 132 mm con valor promedio de 48.37 mm, y un intervalo de peso total de 0.05 a 70.64 g con valor promedio de 6.76 g. Para la especie *Archosargus probatocephalus* fueron analizados los contenidos estomacales de un total de 52 individuos, cuyas longitudes patrón variaron entre 21.95 y 275 mm presentando un promedio de 54.05 mm, y con valores de peso total que variaron entre 0.29 y 800.2 g, con un promedio de 34.80 g. Tanto la longitud ($H=6.682$; $g.l.=1$; $P=0.0097$), como las respectivas distribuciones de tallas ($Z=2.613$; $P<0.001$) presentaron diferencias significativas entre las especies.

Con respecto a la morfología relacionada con la alimentación (Figura 5.1), ambas especies mostraron una serie de dientes incisivos en la parte anterior de la boca y de dos a dos y media series de dientes molariformes en la parte posterior. Para ambas especies, el estómago presentó forma de saco y el hígado una forma masiva, el cual se distribuye sobre la parte anterior del tubo digestivo. Para *L. rhomboides* el número de ciegos pilóricos osciló entre 2 y 6 con un promedio de 3.99 y la longitud relativa del intestino varió de 6.10 a 154.5% con un valor promedio de 72.83%. En el caso de *A. probatocephalus* el número de ciegos pilóricos varió de 4 a 7, con un promedio de 5.86, mientras que la longitud relativa del intestino mostró una variación de 26.30 a 393.3%, presentando un promedio de 128.75%. Tanto el número de ciegos pilóricos ($H=189.19$; $g.l.=1$; $P<0.001$), como la longitud relativa del intestino ($H=46.809$; $g.l.=1$; $P<0.001$), mostraron diferencias significativas entre especies.

La dieta de *L. rhomboides* se constituyó por 15 grupos tróficos, mientras que la correspondiente a *A. probatocephalus* por 14 (Tabla 5.1). En la Figura 5.2, se muestra el comportamiento del número acumulado de estos grupos tróficos con respecto al porcentaje de contenidos estomacales analizados para cada especie.

De acuerdo a la frecuencia de ocurrencia y al porcentaje de importancia relativa de cada uno de los grupos tróficos consumidos por ambas especies (Tabla 5.1), se puede observar que sus dietas estuvieron principalmente constituidas por invertebrados crustáceos (aportando casi la mitad de la importancia de su dieta, >45%) y plantas (>25%), mientras que el detritus (~20%) fue una fuente secundaria de alimento y los restos de peces una alternativa sólo ocasional (<2%).

Dentro de los invertebrados los grupos más importantes fueron los peracáridos, aportando más del 26% de importancia para *L. rhomboides* y más del 19% para *A. probatocephalus*, siendo los anfipodos (representados casi exclusivamente por los miembros de la familia Gammaridae,

particularmente por la especie *Gammarus mucronatus*) los que en mayor grado contribuyeron a estos porcentajes (> 90%). Los crustáceos copépodos (principalmente los calanoideos), también fueron importantes para ambas especies, aportando a las dietas entre el 6 y 8 % y de los moluscos consumidos, en su gran mayoría correspondieron al grupo de los gasterópodos.

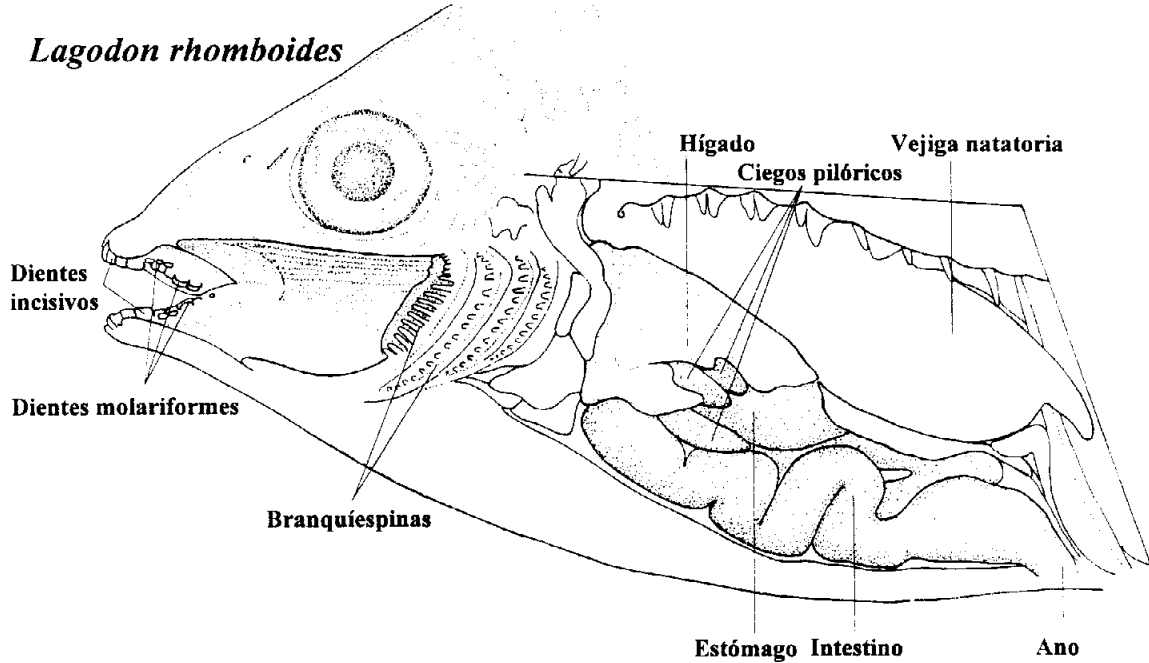


Figura 5.1. Esquematación anatómica de la morfología relacionada con la alimentación de los espáridos, generalizada a partir del caso particular de *Lagodon rhomboides*.

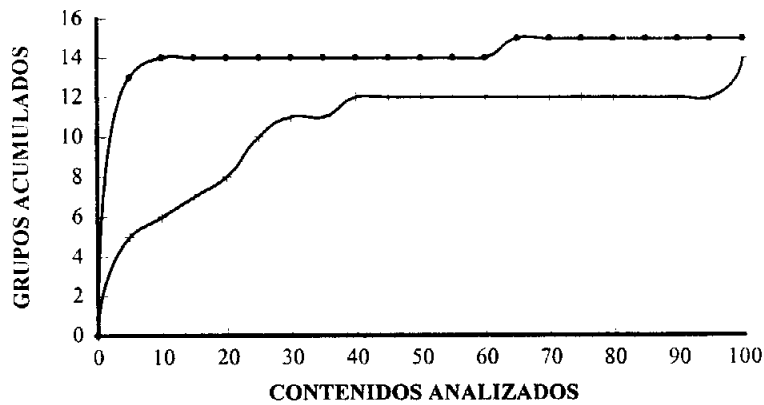


Figura 5.2. Número acumulado de categorías tróficas consumidas por *Lagodon rhomboides* (●) y *Archosargus probatocephalus* (+), en función del incremento del porcentaje de contenidos estomacales analizados.

Con respecto a las plantas, las algas cianofíceas filamentosas, las clorofíceas del género *Enteromorpha* y las rodofíceas de la especie *Polysiphonia atlantica* contribuyeron a la dieta de *L. rhomboides* en más del 10%, complementándose con el consumo del pasto acuático *Ruppia maritima* (2.26%). Aunque las algas fueron menos importantes en la dieta de *A. probatocephalus*

(<3%), esta especie consumió más *R. maritima* y restos de plantas no identificados que la primera especie, complementando así una importante ingestión de material vegetal.

Tabla 5.1. Frecuencia de ocurrencia e importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de las dos especies de espáridos en la laguna de Pueblo Viejo.

Grupos Tróficos	<i>Lagodon rhomboides</i> n=364		<i>Archosargus probatocephalus</i> n=52	
	Frecuencia	Importancia	Frecuencia	Importancia
Plantas		25.98		29.92
Cianophyta	15.93	6.24	5.77	2.41
Chlorophyta	5.22	1.95	1.92	0.19
Rhodophyta	5.77	2.46	1.92	0.39
<i>Ruppia maritima</i>	24.45	2.26	11.54	4.48
Restos no identificados	28.57	13.07	38.46	22.45
Invertebrados		52.28		49.09
Mollusca	3.85	2.56	7.69	3.51
Crustacea				
Copepoda	31.04	6.70	15.38	7.85
Tanaidacea e Isopoda	10.71	2.54	3.85	0.87
Amphipoda				
Gammaridae indeterminados	34.89	19.63	5.77	5.52
<i>Gammarus mucronatus</i>	4.40	3.43	15.38	12.65
Caprellidae	3.30	1.00	1.92	0.01
Decapoda	3.02	0.26	0.00	0.00
Restos no identificados	52.47	16.16	38.46	18.68
Peces		1.51	3.85	1.68
Restos no identificados	4.67	1.51	3.85	1.68
Detritus	73.35	20.25	65.38	19.31
Total de items consumidos		15		14

El análisis de discriminantes aplicado a los grupos tróficos de ambas especies, mostró que a pesar de las similitudes descritas anteriormente, existen ligeras diferencias en las dietas, las cuales fueron significativas ($\lambda=0.888$; $P<0.001$; c.c.c.=69.2%). Los grupos tróficos que tuvieron una mayor incidencia en la separación de las dietas fueron los gammáridos (0.490), *Gammarus mucronatus* (-0.462) y las cianofíceas (0.282), lo cual también se puede apreciar en la Tabla 5.1. La amplitud de nicho trófico promedio de *L. rhomboides* fue de 0.562 y la correspondiente a *A. probatocephalus* fue de 0.301. Estos valores promedio presentaron diferencias significativas entre ambas especies ($F=22.44$; g.l.=1/414; $P<0.001$). Por el contrario, el índice de repleción de *L. rhomboides* ($\bar{x}=1.596$), no mostró diferencias significativas del de *A. probatocephalus* ($\bar{x}=1.153$; $F=1.498$; g.l.=1/386; $P=0.222$).

VARIABILIDAD SEXUAL

Para *L. rhomboides*, la talla de los machos ($\bar{x}=46.84$) fue significativamente menor ($H=6.068$; g.l.=1; $P=0.014$), que la de hembras ($\bar{x}=56.67$) y similarmente las distribuciones de tallas también fueron significativamente diferentes ($Z=1.884$; $P=0.002$). Para esta especie, también

existieron diferencias significativas ($H=5.310$; g.l.=1; $P=0.021$) en la longitud relativa del intestino, entre machos ($\bar{x}=70.97$) y hembras ($\bar{x}=79.13$). Los promedios de ciegos pilóricos de machos ($\bar{x}=4.065$) y hembras ($\bar{x}=3.955$), difirieron significativamente sólo a una $P<0.1$ ($F=3.252$; g.l.=1/222; $P=0.073$).

Con respecto a los hábitos de alimento, para *L. rhomboides* las dietas de machos y hembras fueron bastante similares (Tabla 5.2) y no existieron diferencias significativas entre las mismas ($\lambda=0.934$; $P=0.473$). La amplitud de nicho de los machos ($\bar{x}=0.569$) fue ligeramente inferior al de las hembras ($\bar{x}=0.595$), pero en este caso tampoco existieron diferencias significativas ($F=0.295$; g.l.=1/223; $P=0.588$). El índice de repleción de los machos ($\bar{x}=1.364\%$), no mostró diferencias significativas ($F=1.166$; g.l.=1/223; $P=0.281$), con respecto al valor promedio de las hembras ($\bar{x}=1.534\%$).

Tabla 5.2. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de machos y hembras de las dos especies espáridos.

Grupos Tróficos	<i>Lagodon rhomboides</i>		<i>Archosargus probatocephalus</i>	
	Machos n=92 Importancia	Hembras n=133 Importancia	Machos n=16 Importancia	Hembras n=6 Importancia
Plantas	28.70	34.73	46.82	31.00
Cianophyta	7.75	9.07	2.22	0.00
Chlorophyta	0.98	3.47	0.63	0.00
Rhodophyta	0.76	4.84	1.25	0.00
<i>Ruppia maritima</i>	2.20	1.16	11.56	0.00
Restos no identificados	17.01	16.19	31.16	31.00
Invertebrados	45.78	41.47	34.60	47.61
Mollusca	0.35	0.89	5.03	0.00
Crustacea				
Copepoda	3.29	2.59	0.00	0.03
Tanaidacea e Isopoda	2.76	2.31	0.63	0.00
Amphipoda				
Gammaridae	20.72	14.91	5.63	0.00
<i>Gammarus mucronatus</i>	2.26	4.00	16.56	13.33
Caprellidae	1.33	1.17	0.00	0.00
Decapoda	0.59	0.19	0.00	0.00
Restos no identificados	14.48	15.41	6.75	34.25
Peces	0.80	1.93	0.16	14.17
Restos no identificados	0.80	1.93	0.16	14.17
Detritus	24.72	21.88	18.44	7.22
Total de ítems consumidos	15	15	12	6

En relación con *A. probatocephalus*, para evaluar todos los aspectos de cada uno de los sexos, se consideraron sólo 22 individuos, dado que esta especie presentó muchos individuos indeterminados. Para esta especie no existieron diferencias significativas ($F=0.839$; g.l.=1/20; $P=0.370$) entre los promedios de talla de machos ($\bar{x}=89.57$) y hembras ($\bar{x}=59.93$), y tampoco entre sus respectivas distribuciones de tallas ($Z=1.001$; $P=0.269$). Tampoco existieron diferencias

significativas ($F=0.884$; g.l.=1/19; $P=0.359$), entre la longitud relativa del intestino de machos ($x=170.43$) y hembras ($x=131.15$), ni entre los promedios de ciegos pilóricos de machos ($x=5.993$) y hembras ($x=5.667$; $F=0.700$; g.l.=1/19; $P=0.413$).

De igual manera que con la especie anterior, las dietas entre ambos sexos de *A. probatocephalus* fueron muy similares (Tabla 5.2) y no existieron diferencias significativas ($\lambda=0.326$; $P=0.205$). La amplitud de nicho de los machos ($x=0.346$) también fue ligeramente inferior al de las hembras ($x=0.366$), pero sin mostrar diferencias significativas ($F=0.015$; g.l.=1/20; $P=0.904$) y el índice de repleción de los machos ($x=0.975$), aunque ligeramente inferior al valor promedio de las hembras ($x=1.320$), no mostró diferencias significativas ($F=0.520$; g.l.=1/20; $P=0.274$).

VARIABILIDAD ONTOGENICA

Para evaluar los cambios ontogénicos, los individuos de cada especie se conjuntaron en tres grupos de tallas, la talla 1 donde quedaron incluidos los peces <40.00 mm, la talla 2 comprendió los individuos entre 40.01 a 80.00 mm y la talla 3 aquellos con longitudes >80.00 mm. Con respecto a la morfología trófica, en *L. rhomboides* se observaron cambios en los dientes incisivos, los cuales presentaron cuatro cúspides en los individuos más pequeños, y un solo margen cortante en los más grandes. La longitud relativa intestinal promedio de la talla 1 (59.97), talla 2 (80.59) y talla 3 (109.53), mostraron diferencias significativas entre sí ($F=122.348$; g.l.=2/352; $P<0.001$), las cuales mostraron un incremento progresivo significativo en su valor de acuerdo al crecimiento de los peces ($JT=12.987$, $P<0.001$). Similarmente, el promedio del número de ciegos pilóricos de los individuos de talla 1 (4.096), talla 2 (3.946) y talla 3 (3.615), mostraron diferencias significativas ($H=33.740$; g.l.=2; $P<0.001$), pero debidas en este caso a un decremento significativo a medida que los peces crecen ($JT=-5.163$, $P<0.001$).

En el caso de *A. probatocephalus*, aunque no se notaron cambios conspicuos en la dentición, los promedios de longitud relativa del intestino de los individuos de talla 1 (93.13), talla 2 (216.91) y talla 3 (255.60), mostraron diferencias significativas ($F=40.399$; g.l.=2/45; $P<0.001$), debidas a un aumento progresivo significativo en esta longitud relativa a medida que los peces crecen ($JT=4.965$, $P<0.001$). Por el contrario el promedio del número de ciegos pilóricos de los individuos de talla 1 (5.946), talla 2 (5.667) y talla 3 (5.600), no mostraron diferencias significativas ($F=0.806$; g.l.=2/47; $P=0.453$).

En general *L. rhomboides* mostró un cambio en la dieta en la medida que los individuos aumentaron de tamaño, iniciando como una especie estrictamente carnívora y finalizando como una especie omnívora, con un consumo importante de componentes vegetales (Tabla 5.3). Así, las plantas (principalmente clorofíceas, rodofíceas y los pastos) y el detritus, aumentaron progresivamente en importancia entre los tres grupos de talla, de ~7 a ~46 %, con un cambio brusco entre las dietas de los individuos pequeños (<40 mm) y los individuos medianos. Por el contrario, los invertebrados mostraron un patrón inverso, es decir la importancia de estos fue progresivamente descendiendo, de ~79 a ~20%, lo que fue particularmente evidente en copépodos (de ~12 a ~1 %), anfípodos (de >40 a <3%) y restos de crustáceos (~24 a ~3%). Los moluscos gasterópodos fueron los únicos invertebrados que presentaron la misma progresión de las plantas.

Para *L. rhomboides* el cambio progresivo en el tipo de alimento consumido, a medida que los peces de crecen también se observó en un análisis de correlación entre la importancia de cada grupo trófico y la longitud patrón. Así, todos los ítem de plantas y el detritus se correlacionaron positiva y significativamente con la longitud de los peces (Tabla 5.4), siguiendo este mismo patrón los moluscos. Por el contrario, la mayoría de invertebrados, presentaron un patrón inverso,

con correlaciones significativas negativas. Además, existieron correlaciones significativas directas entre la longitud relativa del intestino con los ítem vegetales y en forma inversa con la mayoría de los crustáceos (Tabla 5.4). Con el número de ciegos pilóricos hubo menos correlaciones significativas, presentándose un patrón inverso al que se observó con la longitud relativa del intestino, es decir los ítem de plantas tienden a disminuir y los de invertebrados a aumentar conforme aumenta el número de ciegos pilóricos.

Tabla 5.3. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de los diferentes grupos de talla de las dos especies de espáridos.

Grupos Tróficos	<i>Lagodon rhomboides</i>			<i>Archosargus probatocephalus</i>		
	Talla 1 n=187	Talla 2 n=131	Talla 3 n=46	Talla 1 n=38	Talla 2 n=3	Talla 3 n=11
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
Plantas	7.07	45.88	46.17	22.79	62.00	45.83
Cianophyta	0.37	13.40	9.67	0.00	41.67	0.05
Chlorophyta	0.20	2.29	8.09	0.00	3.33	0.00
Rhodophyta	0.18	3.32	9.28	0.00	6.67	0.00
<i>Ruppia maritima</i>	0.28	3.79	5.95	0.05	1.00	20.73
Restos no identificados	6.04	23.08	13.18	22.74	9.33	25.05
Invertebrados	79.13	25.07	20.49	61.99	1.00	17.64
Mollusca	0.16	1.51	15.29	2.63	0.67	7.32
Crustacea						
Copepoda	12.14	1.08	0.54	10.74	0.00	0.00
Tanaidacea e Isopoda	2.07	4.08	0.03	0.92	0.00	0.91
Amphipoda						
Gammaridae	33.90	5.32	2.37	7.55	0.00	0.00
<i>Gammarus mucronatus</i>	5.08	2.28	0.00	17.32	0.00	0.00
Caprellidae	1.89	0.07	0.00	0.01	0.00	0.00
Decapoda	0.12	0.54	0.00	0.00	0.00	0.00
Restos no identificados	23.77	10.19	2.26	22.82	0.33	9.41
Peces	0.79	3.04	0.08	0.00	0.00	7.96
Restos no identificados	0.79	3.04	0.08	0.00	0.00	7.96
Detritus	13.03	26.01	33.24	15.22	37.00	28.59
Total de ítems consumidos	15	15	12	10	8	8

Un análisis de discriminantes mostró que existieron diferencias significativas en la dieta entre los individuos chicos y medianos ($\lambda=0.502$; $P<0.001$; c.c.c.=82.4%), con los gammáridos (-0.476), cianofíceas (0.421), restos vegetales (0.412) y copépodos (-0.395), como los ítem más importantes en la separación. Los individuos de talla 2 y 3, también mostraron diferencias significativas entre sus dietas ($\lambda=0.718$; $P<0.001$; c.c.c.=78.5%), con los restos de crustáceos (0.521), los moluscos (-0.462), las rodofíceas (-0.392) y los pastos (-0.303), como los ítem más importantes en la diferenciación. Similarmente existieron diferencias significativas entre las dietas de los individuos más chicos y los más grandes ($\lambda=0.317$; $P<0.001$; c.c.c.=93.1%), siendo los ítem más importantes en su separación las cianofíceas (0.400), los pastos (0.342), los restos de crustáceos (-0.316) y las rodofíceas (0.314).

Tabla 5.4. Correlaciones (Spearman) entre la importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos y variables anatómicas de la especie *Lagodon rhomboides*. ns denota correlación no significativa ($P>0.1$).

	Longitud patrón		Longitud intestinal %		Número de ciegos	
	correlación	P	correlación	P	correlación	P
Cianophyta	0.410	<0.001	0.446	<0.001	-0.125	<0.02
Chlorophyta	0.190	<0.001	0.160	<0.003	-	ns
Rhodophyta	0.275	<0.001	0.298	<0.001	-0.262	<0.001
<i>Ruppia maritima</i>	0.291	<0.001	0.346	<0.001	-0.105	<0.05
Restos no identificados	0.333	<0.001	0.363	<0.001	-	ns
Mollusca	0.201	<0.001	-	ns	-	ns
Copepoda	-0.531	<0.001	-0.487	<0.001	0.165	<0.003
Tanaidacea e Isopoda	-	ns	-	ns	-	ns
Gammaridae	-0.459	<0.001	-0.441	<0.001	-	ns
<i>Gammarus mucronatus</i>	-0.121	<0.03	-0.124	<0.02	-	ns
Caprellidae	-	ns	-	ns	-	ns
Decapoda	-	ns	-	ns	-	ns
Restos de crustáceos	-0.311	<0.001	-0.301	<0.001	0.123	<0.05
Peces	-	ns	-	ns	-	ns
Detritus	0.296	<0.001	0.320	<0.001	-	ns

En el caso de *A. probatocephalus* se observó que fueron los individuos de talla media los que consumieron más detritus y plantas, exceptuando los pastos que mostraron un aumento progresivo en la importancia a medida que los peces crecen. Por el contrario, los grupos tróficos animales fueron casi exclusivamente consumidos por los individuos de talla pequeña, excepto los peces, que fueron principalmente consumidos por individuos de talla grande (Tabla 5.3).

Un análisis de discriminantes demostró que existieron diferencias significativas entre las dietas de los individuos de talla 1 y 2 ($\lambda=0.153$; $P<0.001$; c.c.c.=100.0%), en las cuales contribuyeron principalmente las plantas (cianofíceas 0.568, clorofíceas 0.290, rodofíceas 0.290 y pastos 0.170). De igual manera existieron diferencias significativas entre la dieta de los individuos más pequeños y los más grandes ($\lambda=0.510$; $P=0.006$; c.c.c.=87.8%), siendo los pastos (0.536), el detritus (0.385), los restos de peces (0.342) y las cianofíceas (-0.284), los ítem más importantes en la separación de estas dietas. Entre los individuos de mayor talla (talla 2 y 3) no existieron diferencias significativas ($\lambda=0.326$; $P=0.494$).

El cambio progresivo de alimento para esta especie, sólo se presentó en algunos grupos tróficos, así, el análisis de correlación mostró que la longitud patrón tuvo relación significativa con la importancia de copépodos ($r_s=-0.352$; $P<0.02$) y de restos de peces ($r_s=0.293$; $P<0.05$). La longitud relativa del intestino se correlacionó con la importancia de los restos de crustáceos ($r_s=-0.388$; $P<0.01$), del detritus ($r_s=0.355$; $P<0.02$), de pastos ($r_s=0.351$; $P<0.02$), de restos de peces ($r_s=0.308$; $P<0.05$) y de *Gammarus mucronatus* ($r_s=-0.294$; $P<0.05$), mientras que el número de ciegos pilóricos se correlacionaron sólo con los restos vegetales ($r_s=0.304$; $P<0.05$).

En relación con la amplitud de nicho trófico de *L. rhomboides*, los valores promedio de este índice para los individuos de talla 1 ($\bar{x}=0.515$), talla 2 ($\bar{x}=0.635$) y talla 3 ($\bar{x}=0.546$), fueron significativamente diferentes entre los tres ($F=4.037$; g.l.=2/361; $P=0.018$). Además, la amplitud se correlacionó directa y significativamente con la longitud patrón ($r_s=0.171$; $P<0.002$) y con la longitud relativa del intestino ($r_s=0.224$; $P<0.001$). Con relación al índice de repleción, aunque los promedios no mostraron diferencias significativas ($F=1.377$; g.l.=2/361; $P=0.254$), hubo un

descenso progresivo en los individuos de talla 1 ($\bar{x}=1.625$), talla 2 ($\bar{x}=1.531$) y talla 3 ($\bar{x}=1.284$), el cual sí fue significativo (JT=-2.053; n=364; P=0.04).

En el caso de *A. probatocephalus*, la amplitud de los individuos de talla 1 ($\bar{x}=0.236$), talla 2 ($\bar{x}=0.802$) y talla 3 ($\bar{x}=0.390$) presentaron diferencias significativas entre sí (F=5.589; g.l.=2/49; P=0.007), aunque la amplitud no se correlacionó con ninguna de las variables morfológicas. El índice de repleción de esta especie, tuvo un descenso progresivo en la medida que los peces crecieron ($\bar{x}_1=1.188$, $\bar{x}_2=0.897$, $\bar{x}_3=0.683$), pero igualmente estos valores no presentaron ni diferencias significativas entre sí (F=1.276; g.l.=2/49; P=0.288), ni en la progresión (JT=-1.300; n=52; P=0.194).

VARIABILIDAD ESTACIONAL

La longitud patrón de *L. rhomboides* durante la época de lluvias ($\bar{x}=92.60$) fue mayor que la presentada en la época de secas ($\bar{x}=41.65$; F=311.690; g.l.=1/362; P<0.001) y las respectivas distribuciones de tallas también presentaron diferencias significativas (Z=5.291; P<0.001). Similarmente para *A. probatocephalus*, la talla en la época de lluvias ($\bar{x}=93.42$) fue mayor que la de secas ($\bar{x}=44.67$; F=7.862; g.l.=1/50; P=0.007), siendo también significativas las diferencias entre las distribuciones de tallas de ambos períodos (Z=2.436; P<0.001).

Con respecto a los hábitos de alimento, durante la época de lluvias ambas especies tendieron a consumir más detritus (>25%) y plantas (>39%), de hecho *A. probatocephalus* consumió algas sólo en este período (Tabla 5.5). Por el contrario, durante la época de secas ambas especies consumieron principalmente invertebrados (>55%), situación particularmente notable en el consumo de presas de talla pequeña, como copépodos, anfípodos y los restos de crustáceos.

Así, el análisis de discriminantes demostró para *L. rhomboides* diferencias significativas en la dieta entre estas dos épocas ($\lambda=0.578$; P<0.001; c.c.c.=90.7%), siendo los grupos más importantes en esta separación, moluscos (0.557), rodofíceas (0.388), restos de crustáceos (-0.382) y pastos (0.368). De igual forma, *A. probatocephalus* mostró diferencias significativas en la dieta entre épocas ($\lambda=0.499$; P=0.004; c.c.c.=86.5%), con los ítems tróficos cianofíceas (0.395), restos de peces (0.361), restos de crustáceos (-0.338) y gammáridos (0.315), como los más importantes en la segregación.

Con relación a la amplitud de nicho trófico, *L. rhomboides* mostró diferencias significativas entre meses (F=6.027; g.l.=10/353; P<0.001), pero el comportamiento de los promedios mensuales a lo largo del año, no evidenció ningún patrón específico (Figura 5.3). Además, la amplitud trófica de la época de lluvias ($\bar{x}=0.581$) no fue significativamente diferente (H=0.121; P=0.728), de la de secas ($\bar{x}=0.559$). La amplitud de nicho de *A. probatocephalus* no presentó diferencias significativas entre los valores promedios mensuales (F=1.643; g.l.=8/43; P=0.141), ni se detectó un comportamiento definido de estos valores a lo largo del año (Figura 5.3). Tampoco se detectaron diferencias significativas (F=1.045; g.l.=1/50; P=0.312) entre los valores promedio de este índice en la época de lluvias ($\bar{x}=0.396$) y la de secas ($\bar{x}=0.279$).

En lo que corresponde a la intensidad de la alimentación a lo largo de un año (Figura 5.4), el índice de repleción de *L. rhomboides*, presentó dos pulsos durante la época de secas (febrero y abril) y otro durante la época de lluvias (julio), observándose diferencias significativas entre los valores promedio mensuales (F=6.926; g.l.=10/353; P<0.001). Por el contrario, los valores promedio de este índice en la época de lluvias (1.338) y la época de secas (1.580), no presentaron diferencias significativas (F=1.539; g.l.=1/362; P=0.216).

Tabla 5.5. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales durante las épocas de lluvias y de secas de las dos especies de esparidos.

Grupos Tróficos	<i>Lagodon rhomboides</i>		<i>Archosargus probatocephalus</i>	
	Lluvias n=48 Importancia	Secas n=316 Importancia	Lluvias n=10 Importancia	Secas n=42 Importancia
Plantas	39.73	23.89	45.95	26.10
Cianophyta	8.91	5.83	12.55	0.00
Clorophyta	4.52	1.56	1.00	0.00
Rhodophyta	9.42	1.40	2.00	0.00
<i>Ruppia maritima</i>	6.06	1.68	10.10	3.14
Restos no identificados	10.82	13.42	20.30	22.96
Invertebrados	26.10	56.24	20.21	55.96
Mollusca	18.72	0.10	0.25	4.29
Crustacea				
Copepoda	0.52	7.64	0.00	9.72
Tanaidacea e Isopoda	3.59	2.37	0.00	1.07
Amphipoda				
Gammaridae	2.73	22.20	19.70	2.14
<i>Gammarus mucronatus</i>	0.00	3.95	0.00	15.67
Caprellidae	0.00	1.15	0.01	0.00
Decapoda	0.00	0.29	0.00	0.00
Restos no identificados	0.54	18.54	0.25	23.07
Peces	0.08	1.73	8.75	0.00
Restos no identificados	0.08	1.73	8.75	0.00
Detritus	34.09	18.15	25.09	17.94
Total de ítems consumidos	12	15	11	9

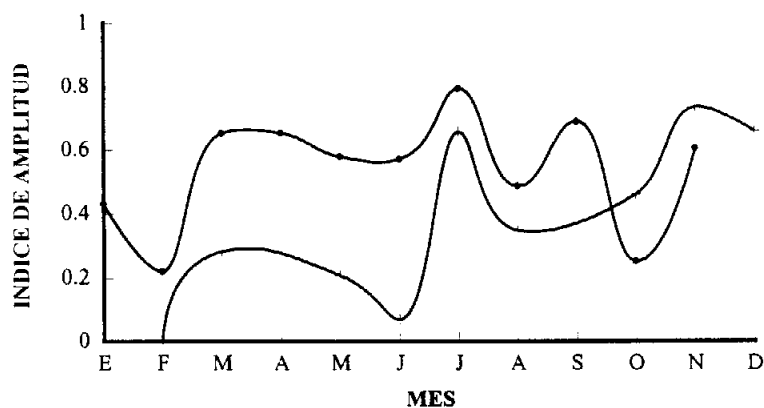


Figura 5.3. Comportamiento de los promedios mensuales de la amplitud de nicho trófico de *Lagodon rhomboides* (●) y *Archosargus probatocephalus* (+).

El índice de repleción de *A. probatocephalus*, no mostró diferencias significativas entre los valores mensuales ($F=1.299$; $g.l.=8/43$; $P=0.270$), aunque en su comportamiento anual (Figura

5.4), se observaron dos pulsos mayores durante la época de lluvias (junio y octubre) y uno menor durante la época seca (marzo). Para esta especie, tampoco se observaron diferencias significativas ($F=0.565$; g.l.=1/50; $P=0.456$), entre el valor promedio de la época lluviosa (1.267) y el correspondiente a la de secas (1.016).

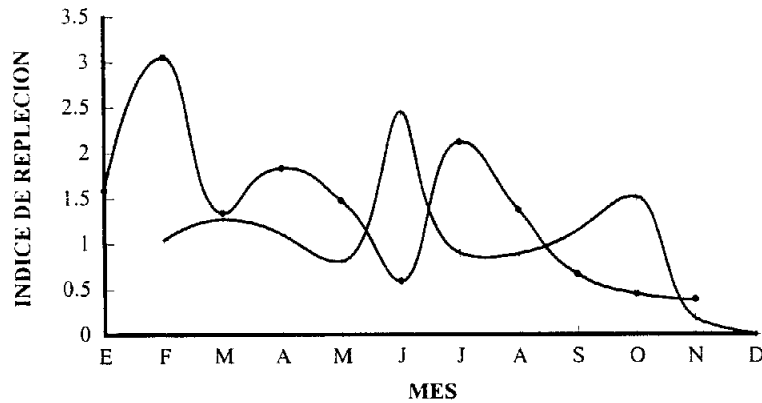


Figura 5.4. Comportamiento de los promedios mensuales del índice de repleción de *Lagodon rhomboides* (●) y *Archosargus probatocephalus* (+).

VARIABILIDAD NICTEMERA

La longitud patrón promedio de los individuos de *L. rhomboides* capturados durante la noche ($x=51.16$), no difirió significativamente ($F=0.044$; g.l.=1/152; $P=0.834$), de la de los capturados durante el día ($x=50.39$), y tampoco existieron diferencias en sus respectivas distribuciones ($Z=1.054$; $P=0.217$). Similarmente, *A. probatocephalus* no presentó diferencias significativas ($F=0.185$; g.l.=1/33; $P=0.670$), entre las longitudes promedio de los individuos capturados en la noche ($x=27.98$) y el día ($x=30.09$), así como tampoco en sus respectivas distribuciones de talla ($Z=0.769$; $P=0.596$).

A lo largo de los ciclos de 24-h, *L. rhomboides* tendió a consumir más plantas (>38%) e invertebrados (>45%; fundamentalmente anfípodos) durante el día, y durante la noche sus preferencias se orientaron al detritus (del cual consumió durante las horas de oscuridad más del doble que durante las horas luz) y los restos de peces (Tabla 5.6). Por otro lado, *A. probatocephalus* también mostró durante el día una marcada preferencia por las plantas (de hecho no consumió este tipo de ítems en la noche, exceptuado los restos no identificados) y por los invertebrados peracáridos, mientras que durante la noche fueron consumidos preferentemente otros invertebrados y el detritus.

Las dietas de noche y día mostraron diferencias significativas en *L. rhomboides* ($\lambda=0.745$; $P<0.001$; c.c.c.=70.1%), siendo los gammáridos (0.392), el detritus (-0.381) y los copépodos (-0.261), los que principalmente contribuyeron a estas diferencias. Por el contrario, *A. probatocephalus* no mostró diferencias significativas en la dieta entre el día y la noche ($\lambda=0.642$; $P=0.258$).

La amplitud de *L. rhomboides* a lo largo de un día, presentó diferencias significativas entre los promedios por hora ($F=4.119$; g.l.=11/142; $P<0.001$), con un pulso máximo a las 16:00 hrs y en general bajos valores durante la noche (Figura 5.5). De hecho, la amplitud durante el día ($x=0.553$) fue significativamente mayor ($F=5.159$; g.l.=1/152; $P=0.025$), a la que se presentó durante la noche ($\bar{x}=0.413$). Por el contrario, la amplitud de *A. probatocephalus* no presentó

diferencias significativas en los valores promedio por hora ($H=12.479$; $g.l.=7$; $P=0.086$), aunque se observaron tres pulsos a lo largo del día (12:00, 16:00 y 20:00 hrs; Figura 5.5). Esta especie tampoco presentó diferencias significativas ($F<0.001$; $g.l.=1/33$; $P=0.991$), entre los valores promedio en la noche (0.295) y los valores promedio del día (0.297).

Tabla 5.6. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales durante la noche y el día de las dos especies de espáridos.

Grupos Tróficos	<i>Lagodon rhomboides</i>		<i>Archosargus probatocephalus</i>	
	Noche n=49 Importancia	Día n=105 Importancia	Noche n=6 Importancia	Día n=29 Importancia
Plantas	31.27	38.54	4.17	32.29
Cianophyta	12.47	13.54	0.00	1.21
Clorophyta	2.55	1.10	0.00	0.35
Rhodophyta	0.00	3.19	0.00	0.69
<i>Ruppia maritima</i>	0.88	1.96	0.00	0.14
Restos no identificados	15.37	18.75	4.17	29.90
Invertebrados	32.59	45.84	75.84	54.93
Mollusca	0.00	0.03	16.67	0.00
Crustacea				
Copepoda	3.41	0.71	16.67	6.83
Tanaidacea e Isopoda	0.31	1.11	0.00	1.21
Amphipoda				
Gammaridae	3.06	19.15	0.00	3.10
<i>Gammarus mucronatus</i>	2.41	10.75	0.00	22.69
Caprellidae	0.00	0.00	0.00	0.00
Decapoda	0.00	0.06	0.00	0.00
Restos no identificados	23.40	14.03	42.50	21.10
Peces	1.43	0.19	0.00	0.00
Restos no identificados	1.43	0.19	0.00	0.00
Detritus	34.71	15.44	20.00	12.79
Total de ítems consumidos	11	14	5	11

En relación con la intensidad de la alimentación, el índice de repleción de *L. rhomboides* mostró diferencias significativas entre los valores promedio por hora ($H=44.734$; $g.l.=11$; $P<0.001$), mostrando un pulso máximo a las 18:00 hrs y con valores bajos durante la noche (Figura 5.6). En este sentido, también hubo diferencias significativas entre los valores promedio de noche (0.932) y día (1.567; $F=12.438$; $g.l.=1/152$; $P=0.001$). Además, los valores promedio de la amplitud de nicho y de la intensidad de la alimentación a lo largo de un día, mostraron una correlación significativa entre sí ($r_s=0.755$; $n=12$; $P=0.005$). Para *A. probatocephalus* no hubo diferencias significativas entre los valores promedio por hora ($F=1.591$; $g.l.=7/27$; $P=0.181$) y éstos tampoco se correlacionaron significativamente con los de la amplitud trófica ($P=0.648$). Sin embargo, se presentaron dos pulsos durante el día (10:00 y 14:00 hrs) y valores bajos durante la noche (Figura 5.6). Debido a lo anterior, esta especie sí mostró diferencias significativas ($F=4.140$; $g.l.=1/33$; $P=0.050$), entre la intensidad de alimentación de la noche ($\bar{x}=0.431$) y la del día ($\bar{x}=1.317$).

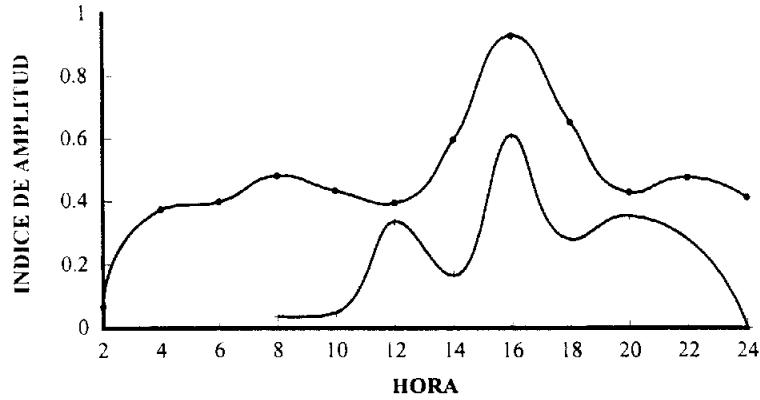


Figura 5.5. Comportamiento de los promedios por hora de la amplitud de nicho trófico de *Lagodon rhomboides* (●) y *Archosargus probatocephalus* (+).

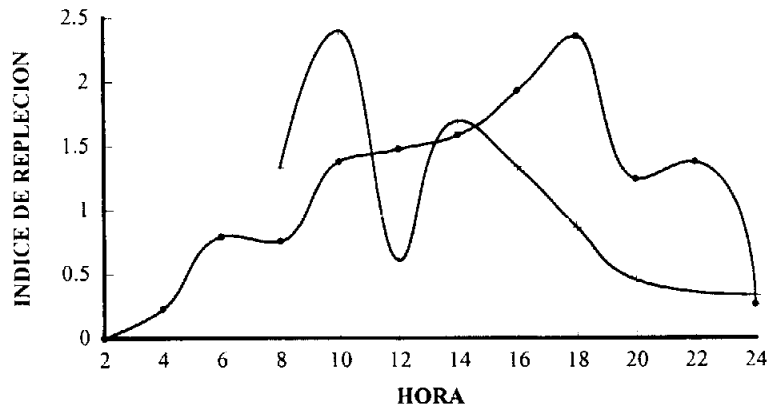


Figura 5.6. Comportamiento de los promedios por hora del índice de repleción de *Lagodon rhomboides* (●) y *Archosargus probatocephalus* (+).

VARIABILIDAD ESPACIAL

Tanto la longitud patrón de *L. rhomboides* ($\bar{x}=83.79$), como la de *A. probatocephalus* ($\bar{x}=101.66$) en el hábitat sin vegetación sumergida, fueron significativamente mayores ($H=5.760$, g.l.=1, $P=0.016$; $F=9.834$; g.l.=1/48; $P=0.003$), a las respectivas longitudes en el hábitat con vegetación sumergida ($\bar{x}_L=47.37$; $\bar{x}_A=42.80$). También las distribuciones de tallas de las respectivas especies, variaron significativamente entre hábitats ($Z=1.989$; $P=0.001$; $Z=2.021$; $P=0.001$).

Sorprendentemente con respecto a la dieta, en general ambas especies de espáridos consumieron más ítems de origen vegetal (>49%) en zonas sin vegetación sumergida (Tabla 5.7), contribuyendo en mayor grado los restos de plantas no identificados (>23%). Por el contrario, todos los invertebrados (>53%; la mayoría de ellos de talla pequeña), fueron consumidos principalmente en las zonas con pastos, representando más del doble, de lo que se consumió en las zonas sin pastos. El detritus fue una fuente de alimento importante para ambas especies (sobre todo para *A. probatocephalus* >40%), en las zonas sin vegetación sumergida.

Tabla 5.7. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales en zonas sin y con vegetación sumergida de las dos especies de espáridos.

Grupos Tróficos	<i>Lagodon rhomboides</i>		<i>Archosargus probatocephalus</i>	
	Sin pastos n=10 Importancia	Con pastos n=354 Importancia	Sin pastos n=10 Importancia	Con pastos n=42 Importancia
Plantas	49.14	25.32	50.00	25.15
Cianophyta	6.00	6.24	3.50	2.16
Clorophyta	19.69	1.45	1.00	0.00
Rhodophyta	0.00	2.53	2.00	0.00
<i>Ruppia maritima</i>	0.00	2.32	13.20	2.41
Restos no identificados	23.45	12.78	30.30	20.58
Invertebrados	24.05	53.06	0.70	60.6
Mollusca	2.00	2.57	0.05	4.33
Crustacea				
Copepoda	2.50	6.82	0.00	9.72
Tanaidacea e Isopoda	0.05	2.61	0.00	1.07
Amphipoda				
Gammaridae	17.30	19.70	0.00	6.83
<i>Gammarus mucronatus</i>	0.00	3.52	0.00	15.67
Caprellidae	0.00	1.02	0.00	0.00
Decapoda	0.00	0.26	0.00	0.00
Restos no identificados	2.20	16.56	0.65	22.98
Peces	0.30	1.55	8.75	0.00
Restos no identificados	0.30	1.55	8.75	0.00
Detritus	26.51	20.08	40.55	14.26
Total de ítems consumidos	10	15	9	10

Lagodon rhomboides mostró las diferencias significativas en la dieta entre las localidades sin y con pastos ($\lambda=0.919$; $P=0.012$; c.c.c.=90.4%), lo cual contribuyeron en mayor grado las clorofíceas (-0.730), restos de peces (0.372), crustáceos (0.317) y restos vegetales (-0.216). Para *A. probatocephalus*, también existieron diferencias significativas ($\lambda=0.476$; $P=0.004$; c.c.c.=96.6%), entre las dietas en zonas sin y con pastos, siendo el detritus (0.501), los restos de peces (0.401), las clorofíceas (0.330) y las rodofíceas (0.330), los ítems que más aportaron a esta separación.

Con respecto a la amplitud de nicho trófico, *L. rhomboides* mostró diferencias significativas sólo a $P<0.1$, entre sus valores promedio por localidad, ($F=1.868$; g.l.=5/357; $P=0.099$), con una disminución de los valores a medida que aumenta la distancia de cada localidad con respecto a la boca de la laguna (Figura 5.7). De hecho existió una correlación perfecta entre los promedios de amplitud por localidad y la distancia ($r_s=1.000$; $n=6$; $P<0.001$). Las amplitudes promedio en zonas sin vegetación sumergida (0.481) y con vegetación (0.564), no mostraron diferencias significativas ($F=0.473$; g.l.=1/362; $P=0.492$). Para *A. probatocephalus*, los promedios de amplitud no mostraron diferencias significativas entre localidades ($H=4.937$; g.l.=6; $P=0.552$), ni un patrón específico con respecto a la distancia (Figura 5.7). Por el contrario, el valor promedio

correspondiente a la zona sin vegetación (0.486), fue significativamente más grande ($F=4.236$; $1/48$; $P=0.045$) al presentado en la zona con vegetación (0.246).

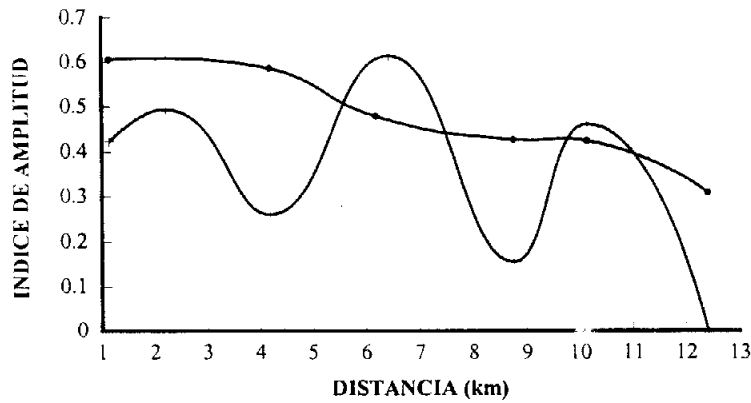


Figura 5.7. Comportamiento de los promedios de la amplitud de nicho trófico de *Lagodon rhomboides* (●) y *Archosargus probatocephalus* (+), de acuerdo a la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca.

El índice de repleción de *L. rhomboides* mostró diferencias significativas entre localidades ($H=31.774$; $g.l.=5$; $P<0.001$), pero sin mostrar un comportamiento definido con respecto a la distancia (Figura 5.8). El valor promedio de amplitud para esta especie, en la zona sin vegetación sumergida (1.540) fue muy similar a aquel de la zona con vegetación (1.548), sin mostrar diferencias significativas ($F<0.001$; $g.l.=1/362$; $P=0.984$). Tampoco existieron diferencias significativas entre los valores promedio de repleción por localidad para *A. probatocephalus* ($F=0.612$; $g.l.=6/43$; $P=0.719$), ni se detectó algún patrón específico en su comportamiento con respecto a la distancia (Figura 5.8), y el valor promedio en sitios sin vegetación (1.022), no difirió significativamente ($F=0.063$; $g.l.=1/48$; $P=0.803$) del valor promedio de sitios con vegetación (1.115).

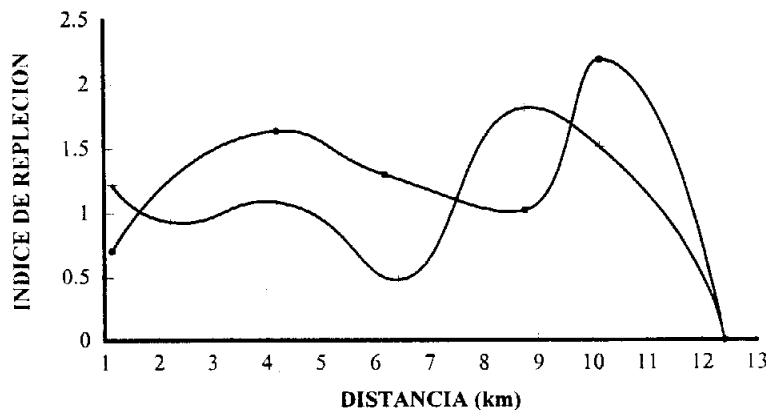


Figura 5.8. Comportamiento de los promedios del índice de repleción de *Lagodon rhomboides* (●) y *Archosargus probatocephalus* (+), de acuerdo a la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca.

DISCUSION

Dieta general

En general los espáridos tienden a ser carnívoros y se alimentan principalmente de fauna bentónica, como crustáceos, poliquetos y gasterópodos. Sin embargo, algunas especies costeras como las de la subfamilia Diplodinae, tienden a ingerir grandes cantidades de material vegetal, principalmente pastos acuáticos. Este es el caso de *L. rhomboides* y *A. probatocephalus*, y de otras especies de esta subfamilia, como *Diplodus holbrooki* y *Archosargus rhomboidalis* (Chavance *et al.*, 1986).

Así, aunque la fuente de alimento más importante de *L. rhomboides* fueron los invertebrados crustáceos (principalmente los peracáridos anfípodos), las plantas (algas y pastos) también contribuyeron de forma relevante a la dieta (Tabla 5.1). El consumo substancial de plantas, como algas y pastos, y de crustáceos anfípodos, es un patrón consistente para esta especie, como se ha observado tanto en latitudes templado frías (Luczkovich & Stellwag, 1993), como en Florida (Odum & Heald, 1972; Kinch, 1979; Stoner & Livingston, 1984; Luczkovich, 1988; Sedberry, 1989; Motta *et al.*, 1995), en Texas (Diener *et al.*, 1974; Matlock & García, 1983; Huh & Kitting, 1985) y en ambientes tropicales (Vega-Cendejas *et al.*, 1994).

La dieta de *A. probatocephalus* fue muy similar a la de *L. rhomboides*, y estuvo dominada por invertebrados crustáceos y plantas, pero este último grupo trófico fue ligeramente más importante de lo que lo fue para la otra especie (Tabla 5.1). La capacidad de *A. probatocephalus* de consumir recursos tróficos, tanto de origen animal como de origen vegetal, se ha observado en varios estudios (Darnell, 1958; Odum & Heald, 1972), por lo que se le ha considerado una especie omnívora. Aunque los hábitos de alimento presentados por *A. probatocephalus* en la laguna de Pueblo Viejo, difieren de aquellos que presenta esta especie en ambientes de arrecife de EE.UU. (Sedberry, 1987) y en un estuario de Florida (Odum & Heald, 1972), éstos fueron relativamente similares a los presentados por la misma especie en ambientes estuarinos de Texas (Matlock & García, 1983) y Veracruz (López-López *et al.*, 1991). También fueron similares a los presentados por la especie del mismo género *A. rhomboidalis* en lagunas costeras mexicanas del sur del Golfo de México (Chavance *et al.*, 1986; Vega-Cendejas, 1993; Vega-Cendejas *et al.*, 1994).

De acuerdo a la Figura 5.2, dado que la curva descrita se comporta en forma de asíntota (principalmente en el caso de *L. rhomboides*, ya que el número de estómagos revisados en esta especie fue mayor) se puede observar que el número de contenidos estomacales analizados para cada especie en el presente estudio, es suficiente para representar la dieta total de ambos espáridos.

A pesar de que como se señaló, la mayoría de los miembros de la familia Sparidae tienden a ser depredadores carnívoros, y de que en general el consumo directo de plantas es poco común en peces estuarinos, la facultad de consumir material vegetal por las especies analizadas, se puede relacionar con la adquisición de posibles adaptaciones morfológicas en la dentición y longitud del intestino, las cuales les permiten en cierto grado, consumir este tipo de componentes tróficos, aunque el estómago en forma de saco (Figura 5.1) típico de carnívoros, es un elemento que aparentemente no ha sufrido modificaciones conspicuas con respecto a las otras especies de esta familia. Los dos espáridos presentaron longitudes intestinales que con frecuencia rebasaron el 100% de sus respectivas longitudes patrón, además de que ambas especies cuentan con dientes incisivos capaces de cortar y con series de molares capaces de triturar (Figura 5.1), características típicas de herbívoros (Jobling, 1995; Moyle & Cech, 1996).

Obviamente la capacidad de consumir plantas puede radicar en estas adaptaciones morfológicas que presentan las especies, pero la capacidad de digerir este material vegetal, depende crucialmente de la actividad enzimática encargada de hidrolizar compuestos de carbono de alto

peso molecular, como la celulosa. La fuente de enzimas celulasas en el tubo digestivo de peces, puede deberse a tres explicaciones (Luczkovich & Stellwag, 1993). La primera sugiere que la celulasa asociada al tracto es producida por microflora residente en el intestino de la especie. La segunda explicación arguye que la presencia de esta actividad enzimática obedece a la ingestión de detritus, al cual se encuentran asociadas bacterias con este tipo de enzimas. La tercera expone que microorganismos con estas enzimas pueden provenir del tubo digestivo de invertebrados que son consumidos por los peces.

Particularmente para *L. rhomboides* ha sido observado que la asimilación de plantas se relaciona con la facultad de lisar las paredes de las células vegetales, hecho favorecido por su bajo pH gástrico y por la presencia de celulasas, producidas tanto por la microflora asociada a su tubo digestivo (Horn, 1989; Luczkovich & Stellwag, 1993), como a una plausible síntesis endógena (Weinstein *et al.*, 1982; Montgomery & Targett, 1992), aunque esta última alternativa es la menos probable dado que es muy poco frecuente éste tipo de actividad en vertebrados (Yokoe & Yasumasu, 1964; Barnard, 1973; Horn, 1989).

A pesar de lo anterior, esta especie asimila más eficientemente los crustáceos, que las algas y pastos, pero la abundante disponibilidad y bajo costo energético de localización y captura de las plantas (junto a su capacidad de digerirlas), puede favorecer una estrategia trófica hacia la omnívora sobre un hábito de carácter estrictamente carnívoro (Montgomery & Targett, 1992).

No obstante que para *A. probatocephalus* existe comparativamente menos información sobre estudios de biología trófica, se puede asumir que su capacidad de digestión de los compuestos vegetales obedece a las mismas razones expuestas para la especie *L. rhomboides*.

El consumo de material vegetal por parte de estas dos especies contribuye considerablemente a la transferencia de energía autóctona de los sistemas estuarinos con altas tasas de producción primaria, a especies piscívoras con alto valor comercial (Luczkovich & Stellwag, 1993) y en general a la trama trófica del sistema y de los ecosistemas con los que se comunica.

La similitud entre las dietas de *L. rhomboides* y *A. probatocephalus* en la laguna de Pueblo Viejo, también fue encontrada por Sedberry (1989), quien comparó la superposición de nicho trófico de estas dos especies con otras tres de espáridos (*Stenotomus aculeatus*, *Calamus leucosteus* y *Pagrus pagrus*), siendo *L. rhomboides* y *A. probatocephalus* las que mayor similitud mostraron. En este sentido, aunque se han realizado varios estudios que comparan la dieta entre especies de espáridos, el trabajo de Sedberry (1989) es el único que ha comparado la dieta entre las especies aquí estudiadas, pero lamentablemente sin evaluar la significación estadística de las diferencias o similitudes.

A pesar de las similitudes discutidas anteriormente, un análisis de discriminantes mostró que aunque sólo existen ligeras diferencias (el valor de $\lambda > 0.6$), éstas fueron de carácter significativo, las cuales estuvieron definidas principalmente por el mayor consumo de gammáridos por *L. rhomboides*. La ligera segregación trófica entre estas especies, puede contribuir a un reparto de recursos, lo cual a su vez contribuye a la atenuación de una posible competencia por alimento.

Estas ligeras diferencias en las dietas pueden ser debidas a las diferencias en talla y en la anatomía trófica entre estas dos especies, ya que a pesar de que ambas presentaron dentición similar, la talla, longitud intestinal relativa y número de ciegos pilóricos de *A. probatocephalus* fueron significativamente mayores. Lo anterior puede relacionarse con el hecho que *A. probatocephalus* consumiera una cantidad relativamente mayor de grupos tróficos vegetales y que *L. rhomboides* consumiera una cantidad relativamente mayor de invertebrados, dado que las especies que tienden a ser herbívoras, muestran una tendencia a presentar una longitud intestinal mayor, sucediendo lo contrario con las especies que tienden a consumir más organismos animales (Moyle & Cech, 1996).

Asimismo, Stoner y Livingston (1984) encontraron en Apalachee Bay, Florida, que *D. holbrooki* consume más material vegetal que *L. rhomboides*, lo cual estuvo determinado por diferencias en la morfología oral, aunque la longitud del intestino no mostró diferencias significativas entre estas especies. De acuerdo con los datos que estos mismos autores aportan sobre la longitud relativa del intestino de *L. rhomboides* ($n=35$, $\bar{x}=116.0$, $S=22.0$) en un intervalo de tallas similar (de 14 a 140mm) al analizado en el presente estudio, se observó que la longitud relativa del intestino de los ejemplares de Florida, fue significativamente mayor ($t=10.763$; $g.l.=388$; $P<0.001$) que la de los individuos de la laguna de Pueblo Viejo ($n=355$, $\bar{x}=72.83$, $S=22.7$). De acuerdo con los resultados que en el mismo sentido se obtuvieron en el análisis trófico de los miembros de la familia Sciaenidae, parece haber una relación en la cual a mayor latitud, mayor longitud del intestino de los peces.

Sí como se ha observado en diferentes estudios (incluido el presente), *L. rhomboides* tiende a ser más omnívora que las especies del género *Archosargus*, esto explicaría la razón por la cual la primera especie presentó una amplitud de nicho trófico significativamente mayor, de hecho Vega-Cendejas *et al.* (1994) encontraron que la amplitud trófica de *L. rhomboides* fue mayor que la de *A. rhomboidalis*. Con relación al índice de repleción, debido a que no hubo diferencias entre estas dos especies, se puede considerar que ambas se alimentan con la misma intensidad.

Variabilidad sexual

En relación con la variabilidad de las dietas entre sexos (Tabla 5.2), ninguna de las dos especies mostró diferencias significativas ($P>0.2$), a pesar que por un lado los machos *A. probatocephalus* consumieron grupos tróficos que no consumieron las hembras y viceversa (esto debido en parte a que estas diferencias en general fueron menores al 6%) y que por otro lado, *L. rhomboides* mostró diferencias significativas entre sexos en la talla y en las dos variables morfológicas. Así, la similitud en las dietas se debe probablemente, a que como sucede con otras especies analizadas, los individuos de ambos sexos de las dos especies, no muestran ningún tipo de segregación temporal, ni espacial.

Con relación a la amplitud de nicho trófico entre sexos, para ambas especies los machos presentaron una amplitud menor al de las hembras, pero sin llegar a mostrar diferencias significativas ($P>0.5$). Similar relación se encontró con el índice de repleción, pues las hembras de ambas especies tendieron a alimentarse más intensamente que los machos, pero tampoco existieron diferencias significativas ($P>0.25$) en los valores promedios de estos índices, por lo que para ambas especies se presentó la relación lógica, en la cual a mayor volumen de alimento ingerido, mayor diversidad de grupos tróficos consumidos.

Variabilidad ontogénica

De acuerdo a los tres grupos de talla establecidos, *L. rhomboides* mostró un cambio en la dieta en la medida que los peces crecieron (Tabla 5.3), con una transición de un hábito casi exclusivamente carnívoro a uno en el cual las plantas pasaron a constituir una fuente importante de alimento en su dieta. Este cambio (~40 mm) se vio claramente reflejado entre las dietas de los individuos pequeños y medianos, donde existió un aumento del orden de más de seis veces en el consumo de plantas. Este incremento estuvo acompañado de un descenso en el consumo de invertebrados crustáceos, el cual fue también bastante conspicuo entre los individuos pequeños y medianos (los peces de talla 1 consumieron más de tres veces la cantidad de invertebrados que los peces de talla 2). Estos hechos explican las diferencias significativas detectadas por el análisis de discriminantes, entre las dietas de los tres grupos de talla y los valores de la Lambda de Wilks

también explican porque las mayores diferencias se dieron entre los individuos de talla 1 con los individuos de talla 2 y 3 ($\lambda's < 0.51$; con los gammáridos y cianofíceas como los grupos tróficos más importantes en la separación de dietas) y las menores diferencias se dieron entre los individuos de grupos de talla más grandes ($\lambda > 0.7$; con los restos de crustáceos como ítem más importantes en la separación).

El patrón observado en el presente estudio, es bastante similar tanto cualitativa como cuantitativamente al descrito para grupos de tallas similares, que se ha determinado para *L. rhomboides* en varias latitudes, tanto templado frías (Luczkovich & Stellwag, 1993), como en templado cálidas (Carr & Adams, 1973; Kinch, 1979; Livingston, 1980; Stoner, 1980; Stoner & Livingston, 1984; Luczkovich, 1988; Motta *et al.*, 1995). Aunque en muchos estudios se considera a *L. rhomboides* como una especie omnívora, algunos trabajos señalan que los individuos mayores a 120 mm, presentan una dieta estrictamente herbívora (Darnell, 1958; Springer & Woodburn, 1960; Livingston, 1980; Stoner & Livingston, 1984; Luczkovich & Stellwag, 1993). Este hecho fue observado en la laguna de Pueblo Viejo, pues en las dietas de los cuatro individuos que presentaron una talla mayor a 120 mm, las plantas tendieron a presentar más del 95% de importancia.

Además, los cambios de la dieta de *L. rhomboides* en la laguna de Pueblo Viejo tuvieron un carácter progresivo, el cual se puede apreciar tanto en las dietas generales por talla (Tabla 5.3), como en el análisis de correlación de cada uno de los ítems con la longitud patrón (Tabla 5.4), en el cual todos los grupos tróficos vegetales se correlacionaron positivamente, mientras los crustáceos más importantes lo hicieron en forma negativa. También resultó evidente que la variabilidad de la dieta por tallas se relacionó con cambios en la morfología trófica de esta especie. Con respecto a la dentición, los dientes se modificaron de pequeños puntiagudos multicúspides (típicos de carnívoros y planctófagos), a dientes incisivos planos con margen cortante, típica de los ejemplares adultos (Figura 5.1). Stoner (1980) y Stoner y Livingston (1984) observaron estos mismos cambios en la dentición de este espárido y los vincularon con los cambios ontogénicos en la dieta. Luczkovich *et al.* (1995) relacionaron la dentición con el modo de alimentarse y los cambios en la dieta de *L. rhomboides*, observando que los individuos de menor talla se alimentan principalmente por succión capturando eficientemente organismos pequeños como copépodos y anfípodos. Estos autores encontraron que este modo de alimentación decrece a una talla aproximada de 40 mm, aumentando después de ésta, la alimentación por mordiscos, que los hace más eficiente en consumir organismos sésiles como plantas. Esto último concuerda claramente con los resultados obtenidos en el presente estudio, en el cual se observó un cambio radical en el consumo de plantas a partir de los individuos de talla 2 (>40 mm).

Con respecto a las otras características morfológicas analizadas en el presente estudio, principalmente la longitud relativa del intestino y en menor grado el número de ciegos pilóricos, parecen ser factores que influyen o permiten los cambios ontogénicos en la dieta de esta especie. Así, ambas estructuras mostraron diferencias significativas entre tallas, debidas a un cambio progresivo ascendente en la longitud relativa del intestino y descendente en el número de ciegos pilóricos, conforme los peces crecen. Adicionalmente existieron correlaciones significativas directas entre la longitud relativa del intestino con los ítems vegetales y el detritus, y con la mayoría de los crustáceos en forma inversa, las cuales presentaron en general, mayores valores de asociación que aquellas obtenidas con la longitud patrón (Tabla 5.4). En este sentido, se ha generalizado que los peces que consumen gran cantidad de detritus y material vegetal, tienden a presentar un intestino más largo que aquellos con un hábito preferentemente carnívoro (Moyle & Cech, 1996), como se observó en el presente estudio.

Con respecto a la capacidad de digestión del material vegetal, Luczkovich y Stellwag (1993) observaron un cambio ontogénico significativo en la microflora intestinal total y en su fracción capaz de hidrolizar la 'carboximetilcelulosa' (CMC), obtenidas del tubo digestivo de esta especie. Entre los organismos menores y mayores de 40 mm, la microflora total aumentó 10 veces y la fracción capaz de hidrolizar la CMC, aumentó de un 12 hasta un 50%. Estos resultados concuerdan y apoyan a los obtenidos para esta especie en la laguna de Pueblo Viejo, y con los señalados por Luczkovich *et al.* (1995), en relación con el modo de alimentarse, ocurriendo los tres tipos de cambio a los 40 mm. Similarmente Kinch (1979) señaló un incremento en el consumo de plantas en esta especie, aproximadamente a esta talla.

Luczkovich y Stellwag (1993) no encontraron una correlación lineal entre el porcentaje de material vegetal consumido y la proporción de bacterias productoras de celulasas, y argumentaron que la proporción de estas bacterias es independiente de la cantidad de material vegetal en la dieta. A pesar de lo anterior, esta información concuerda plenamente con lo observado en los análisis de correlación del presente trabajo, pues a mayor superficie intestinal, mayor cantidad de bacterias capaces de hidrolizar los compuestos de celulosa y por la tanto una mayor capacidad de ingestión de alimento de origen vegetal.

Con relación a las principales explicaciones del origen de las celulasas en el tubo digestivo de peces (Luczkovich & Stellwag, 1993), para el caso particular de *L. rhomboides* en la laguna de Pueblo Viejo, las tres explicaciones discutidas parecen actuar en forma sinérgica. Las correlaciones significativas entre la importancia del material vegetal y la longitud del intestino concuerdan con el mecanismo de un origen de celulasas a partir de bacterias simbióticas. El consumo progresivo tanto de plantas como de detritus (Tabla 5.3), apoya la sugerencia de un origen celulasas producidas por bacterias asociadas con el detritus. Y por último, dado que el incremento de consumo de material vegetal coincide con un incremento de moluscos gasterópodos (Tabla 5.3), estos podrían representar la fuente de celulasas. De hecho, los moluscos presentan el mayor número de especies de todas las de invertebrados, en los que se ha reportado actividad enzimática capaz de digerir celulosa (Yokoe & Yasumasu, 1964), y particularmente dentro de este grupo, ésta actividad se ha detectado principalmente en gasterópodos (Barnard, 1973), incluidas especies marinas como las del género *Littorina* (Stone & Morton, 1958).

De igual manera *A. probatocephalus* presentó cambios ontogénicos en la dieta, mostrando en general que los individuos pequeños tendieron a ser carnívoros, los medianos a ser herbívoros y los grandes a tener un hábito relativamente omnívoro (Tabla 5.3). Así, en la dieta de los individuos pequeños, las plantas tuvieron la tercera parte de importancia de la que tuvo en los individuos de talla mediana y menos de la mitad de la que se presentó en los organismos más grandes (Tabla 5.3). Análisis de discriminantes demostraron que la dieta de los individuos pequeños, fue significativamente diferente de la de los medianos y grandes, siendo los grupos vegetales (principalmente cianofíceas y pastos) las variables discriminatorias que más contribuyeron en la diferenciación de sus dietas. Similares resultados fueron obtenidos para esta especie por Darnell (1958) y Springer & Woodburn (1972).

De acuerdo a los valores de la Lambda de Wilks, el cambio más brusco en las dietas se dio entre las tallas 1 y 2, de igual manera como sucedió con el otro espárido. Aunque los individuos grandes mostraron un consumo ligeramente menor de vegetales que los medianos, entre estos grupos de talla no existieron diferencias significativas. Así, para esta especie los cambios en la dieta fueron más de carácter discreto que progresivo, como lo indica la baja frecuencia de correlaciones significativas entre la longitud patrón y la longitud del intestino, con los diferentes grupos tróficos. La misma secuencia ontogénica en los cambios de la dieta (carnívoro, herbívoro,

omnívoro), fue encontrada por Vega-Cendejas (1993) para la especie *A. rhomboidalis* en aguas costeras mexicanas.

Evidentemente los cambios dietéticos de esta especie concuerdan con los cambios en la longitud relativa del intestino, pues ésta mostró diferencias significativas entre tallas. En este sentido, Hernández y Motta (1997) relacionaron los cambios ontogénicos en la dieta de *A. probatocephalus* con la fuerza del complejo abductor de la mandíbula, encontrando una correlación significativa entre el incremento de esta fuerza y el incremento de un hábito 'durofago' (consumo de presas duras). De acuerdo a esto, a medida que esta especie crece aumenta su fuerza de masticación, lo que le permite consumir plantas. Aunque para esta especie existen comparativamente muy pocos estudios sobre su biología trófica, se puede especular que el papel que juegan otras estructuras anatómicas y la actividad enzimática capaz de catalizar la celulosa asociada al tubo digestivo, es similar al descrito para *L. rhomboides*.

Con relación a la amplitud de nicho trófico, ambas especies mostraron diferencias significativas de los valores promedio entre tallas, siendo los valores más bajos los de los individuos más pequeños y los valores grandes los de los peces de mayor talla. Este mismo comportamiento fue observado para *L. rhomboides* por Luczkovich *et al.* (1995), explicando que esto se debió a que a partir de los 40 mm esta especie presenta dos modos de alimentación (succión y mordisco), lo que permite mayor capacidad en el consumo de grupos tróficos más variados.

En relación con los valores del índice de repleción, las dos especies mostraron un descenso progresivo de acuerdo a un incremento en la talla, el cual fue significativo sólo para *L. rhomboides*. Esto se puede relacionar con el hecho de la mayor demanda energética de los peces pequeños, debido a su mayor metabolismo.

Variabilidad estacional

Las dietas de ambas especies presentaron diferencias significativas entre las dos épocas climáticas consideradas, las cuales estuvieron principalmente determinadas por el mayor consumo de plantas y detritus en la época de lluvias y por invertebrados crustáceos en la de secas (Tabla 5.5), lo cual fue confirmado por el análisis de discriminantes. Cambios estacionales similares en la dieta de *L. rombooides* fueron observados por Huh y Kitting (1985) en Red Fish Bay, Texas.

Los cambios estacionales de los hábitos de alimento, se pueden deber por un lado a las diferencias en talla que ambas especies presentaron, pues sus respectivas longitudes fueron significativamente mayores durante la época de lluvias y como se señaló en el análisis ontogénico, los individuos de mayor talla tanto *L. rhomboides* como *A. probatocephalus*, consumen más componentes vegetales y detritus, mientras que los especímenes de menor longitud ingieren más invertebrados crustáceos como copépodos y peracáridos (Tablas 5.3 y 5.4). Por otro lado, estos cambios también se relacionan con la disponibilidad de los recursos tróficos en la laguna de Pueblo Viejo. Durante la época de lluvias son más abundantes los pastos y la mayoría de algas epífitas que crecen sobre ellos (Castillo-Rivera, 1995). El mayor consumo de plantas durante este período, también puede estar relacionado con un cambio estacional en el número de bacterias con celulasas, asociadas al tubo digestivo de estas especies, como ha sido demostrado para *L. rhomboides* en Carolina del Norte, EE.UU. (Luczkovich & Stellwag, 1993). Asimismo, durante esta época en la laguna de Pueblo Viejo, el escurrimiento de la cuenca derivado de las lluvias, arrastra a este sistema gran cantidad de materia orgánica 'alóctona', lo que genera una mayor disponibilidad de detritus como fuente de alimento (Castillo-Rivera *et al.*, 1994), y en consecuencia un mayor consumo del mismo.

Con respecto a los invertebrados, en el sistema estudiado los copépodos son más abundantes durante la época de secas (Cruz-Romero, 1973), además, dado que durante la época de secas la cobertura vegetal es menor, existe una menor protección para los invertebrados crustáceos y por lo tanto aumenta la vulnerabilidad a ser depredados por esta especie. De hecho, Stoner (1982) demostró en experimentos de laboratorio, que el número de anfípodos consumidos por los juveniles de *L. rhomboides*, decreció significativamente con el incremento de la biomasa de pastos.

Stoner (1980) encontró en Apalachee Bay, Florida, que las diferencias estacionales que presentó *L. rhomboides* fueron tan dramáticas como la variabilidad ontogénica, argumentando que estas diferencias se debieron a la disponibilidad diferencial de los recursos en ese sistema. También Huh y Kitting (1985) argumentaron que los cambios en la dieta de esta especie en Red Fish Bay, Texas, fueron debidos a los cambios estacionales en la disponibilidad de los recursos tróficos.

Con relación a *A. probatocephalus*, la variación de su dieta (consumiendo más plantas y detritus durante lluvias y más invertebrados durante secas), es similar a la señalada por Odum & Heald (1972) para la misma especie en Florida y por Vega-Cendejas (1993) para *A. rhomboidalis* en Yucatán, México.

Aunque la diversidad trófica de ambas especies fue ligeramente mayor durante la época de lluvias, en ninguno de los dos casos estas diferencias fueron significativas (Figura 5.3). En relación con el índice de repleción, ambas especies mostraron diferencias entre meses (las cuales fueron significativas sólo para *L. rhomboides*), con pulsos de febrero a marzo (época de secas) y durante la época de lluvias (de julio a octubre; Figura 5.4). Estos pulsos coinciden con los pulsos de producción del sistema estudiado (Contreras, 1985), los cuales son comunes para la mayoría de lagunas costeras del Golfo de México (Contreras, 1995) y en general para las aguas marinas del hemisferio norte (Valiela, 1991). Así, la máxima actividad trófica de las especies de espáridos en la laguna de Pueblo Viejo, parece estar adaptada a la disponibilidad de alimento, producto de los pulsos máximos de producción del sistema, como ya ha sido señalado en Florida para *L. rhomboides* (Stoner, 1980). Aunque los promedios en la intensidad de alimentación no variaron significativamente entre épocas en de las dos especies, se puede apreciar una ligera segregación en su comportamiento, pues *A. probatocephalus* se alimentó más intensamente durante la época de lluvias, mientras que *L. rhomboides* lo hizo durante la de secas.

Variabilidad nictémera

En cuanto a la variación nictémera (Tabla 5.6), *L. rhomboides* tendió a consumir más plantas e invertebrados crustáceos durante el día (principalmente anfípodos) y detritus durante la noche, demostrando un análisis de discriminantes que estas diferencias fueron significativas, con los gammáridos y el detritus, como los ítems con mayor importancia en la diferenciación. Con relación a *A. probatocephalus*, esta especie mostró sólo ligeras diferencias en la dieta entre el día y la noche, consumiendo también más plantas durante el día e invertebrados y detritus durante la noche. Sin embargo estas diferencias no fueron significativas, a lo cual pudo haber contribuido el hecho que esta especie tampoco mostró diferencias significativas en la talla entre estos periodos.

El mayor consumo de plantas por ambas especies durante las horas luz, concuerda con lo señalado para varios ecosistemas acuáticos, en los cuales se ha observado que la actividad herbívora regularmente se desarrolla durante el día (Helfman, 1993).

Para *L. rhomboides*, tanto los promedios por hora de la amplitud trófica, como de la intensidad de alimentación, mostraron diferencias significativas, con un patrón consistente a lo largo de un ciclo, en el cual existió un pulso máximo para ambos índices durante la tarde y valores bajos durante la noche (Figuras 5.5 y 5.6). Además, tanto el número de grupos tróficos consumidos

(Tabla 5.6), como la amplitud trófica y la intensidad de alimentación, fueron significativamente mayores durante el día. Los promedios por hora de amplitud y repleción se correlacionaron de forma significativa ($P=0.005$), lo que implica que al alimentarse más intensamente, también adquiere una mayor diversidad de grupos tróficos. De acuerdo a esto, se puede considerar que esta especie presenta en la laguna de Pueblo Viejo una actividad trófica diurna, por lo que se le puede considerar como un depredador visual típico.

El pulso de mayor actividad trófica en la tarde, también fue observado por Luczkovich (1988), quien además observó un pulso importante en la mañana. La actividad trófica diurna y la condición de depredador visual de esta especie, también ha sido señalada por Caldwell (1957), Odum & Heald (1972), Livingston (1980), Stoner y Livingston (1984) y Huh y Kitting (1985). En este sentido, Sogard *et al.* (1989), argumentan que la mayor actividad de esta especie durante el día en aguas someras de Florida, se debe a la variabilidad nictémera en la disponibilidad de presas para esta especie.

Esto podría explicar el mayor consumo de anfípodos por esta especie durante las horas luz en la laguna de Pueblo Viejo, lo cual concuerda con lo observado en estuarios de Florida (Livingston, 1980; Stoner & Livingston, 1984). Experimentalmente se ha encontrado que además de la visión, la quimiorrepción juega un papel importante en la captura de presas por parte de esta especie (Luczkovich, 1988).

Aunque para *A. probatocephalus*, la amplitud de nicho y la intensidad de alimentación no variaron significativamente entre horas (Figuras 5.5 y 5.6), y para la amplitud tampoco hubo diferencias entre día y noche, el índice de repleción sí mostró ser significativamente más alto durante el día (en tres ordenes de magnitud), por lo que se puede inferir que esta especie, al igual que *L. rhomboides*, funciona como un depredador visual diurno, dependiendo de la capacidad de su visión para la captura de presas.

Variabilidad espacial

Un hecho significativo en el análisis espacial es el hecho que ambas especies fueron más abundantes en las zonas con vegetación sumergida, lo cual fue más claro en *L. rhomboides*, cuya abundancia fue cerca de 35 veces mayor en este tipo de ambiente, que en aquel que no muestra vegetación sumergida. Para esta especie, este mismo patrón se ha encontrado en otros ambientes (Odum & Heald, 1972; Livingston, 1980; Huh & Kitting, 1985; Irlandi & Crawford, 1997; Pierce *et al.*, 1998), señalando algunos autores que la mayor abundancia en zonas con vegetación sumergida se debe a que estos representan zonas de rápido crecimiento (Levin *et al.*, 1997) y de protección contra depredadores (Jordan *et al.*, 1996), por lo que tienden a agregarse en este tipo de áreas.

Con respecto a los hábitos de alimento, paradójicamente estas especies consumieron más grupos de plantas (siendo dentro de estas los restos no identificados el más relevante) y detritus, en las zonas sin vegetación sumergida (Tabla 5.7), lo que hace suponer restos en proceso de digestión que probablemente fueron consumidos en las zonas con vegetación sumergida. Además, ambas especies presentaron tallas significativamente mayores en las zonas sin vegetación, y como previamente se discutió, los organismos de mayor talla de ambas especies tienden a consumir más plantas (Tablas 5.3 y 5.4).

Por el contrario los invertebrados fueron más importantes en las zonas con vegetación sumergida, probablemente debido a que en estos ambientes su abundancia tienden a ser mayor (Heck & Orth, 1980). Así, se puede considerar, que por lo menos el consumo de invertebrados, se correlaciona con la disponibilidad del recurso.

Aunque los resultados de análisis de discriminantes muestran que ambas especies presentan diferencias significativas entre las dietas de ambos tipos de hábitat ($P < 0.02$; con las cianofíceas y el detritus como los grupos tróficos más importantes en la separación), en el caso de *L. rhomboides* el valor de la Lambda de Wilks fue muy alto ($\lambda > 0.9$), lo cual probablemente se puede deber a un sesgo por el tamaño grande de la muestra. Similarmente Stoner (1980) encontró una fuerte variación espacial en la dieta de *L. rhomboides*, asociándola a las diferencias en la disponibilidad de los recursos.

Los promedios del índice de amplitud trófica por localidades de *L. rhomboides*, presentaron diferencias significativas sólo a $P < 0.1$, mostrando una disminución significativa desde la boca hasta las localidades más alejadas de la misma (Figura 5.7). Aunque el promedio de este índice fue mayor en las localidades con pastos, no hubo diferencias significativas entre éste y el valor promedio de las zonas sin pastos. Stoner (1980), encontró que la diversidad trófica de esta especie, también presentó una fuerte oscilación espacial en Apalachee Bay, Florida. En relación con la intensidad de la alimentación de *L. rhomboides* (Figura 5.8), ésta mostró diferencias significativas entre localidades, aunque los valores promedio entre zonas con y sin vegetación, fueron muy similares.

Para *A. probatocephalus*, a pesar que los promedios de amplitud por localidad no difirieron y que tampoco presentaron una correlación con la distancia, el valor promedio en zonas sin vegetación fue significativamente más grande que en las zonas con pastos. La intensidad de alimentación para ésta especie no mostró diferencias entre localidades, ni entre hábitat y tampoco se presentó alguna relación aparente con la distancia.

FAMILIA SCIAENIDAE RESULTADOS

DIETA GENERAL

De la familia Sciaenidae se consideraron cuatro especies para el análisis trófico, las cuales fueron en orden de abundancia *Bairdiella chrysoura*, *Micropogonias undulatus*, *Bairdiella ronchus* y *Cynoscion arenarius*. El número total de individuos cuyos contenidos estomacales fueron analizados, así como la biometría básica por especie se muestran en la Tabla 6.1.

Tabla 6.1. Número de individuos y valores promedio, mínimo y máximo de longitud patrón y peso total, de cada una de las cuatro especies de esciénidos estudiadas en la laguna de Pueblo Viejo.

	número	Longitud Patrón (mm)			Peso Total (g)		
		Promedio	Mínimo	Máximo	Promedio	Mínimo	Máximo
<i>Bairdiella chrysoura</i>	132	67.758	21.0	140.0	8.349	0.30	50.36
<i>Cynoscion arenarius</i>	11	136.182	45.0	245.0	71.338	1.50	219.20
<i>Micropogonias undulatus</i>	63	139.952	53.0	251.0	68.864	2.61	353.22
<i>Bairdiella ronchus</i>	31	180.065	96.0	245.0	136.626	15.91	285.60

Con relación a las tallas, la longitud patrón mostró diferencias significativas entre las especies de esciénidos ($H=130.53$; $P < 0.001$). Una prueba de Tamhane indicó que las tallas fueron significativamente diferentes entre *B. chrysoura*, *M. undulatus* y *B. ronchus*, pero que la talla de *C. arenarius* no difirió significativamente de las de ninguna de las otras tres especies.

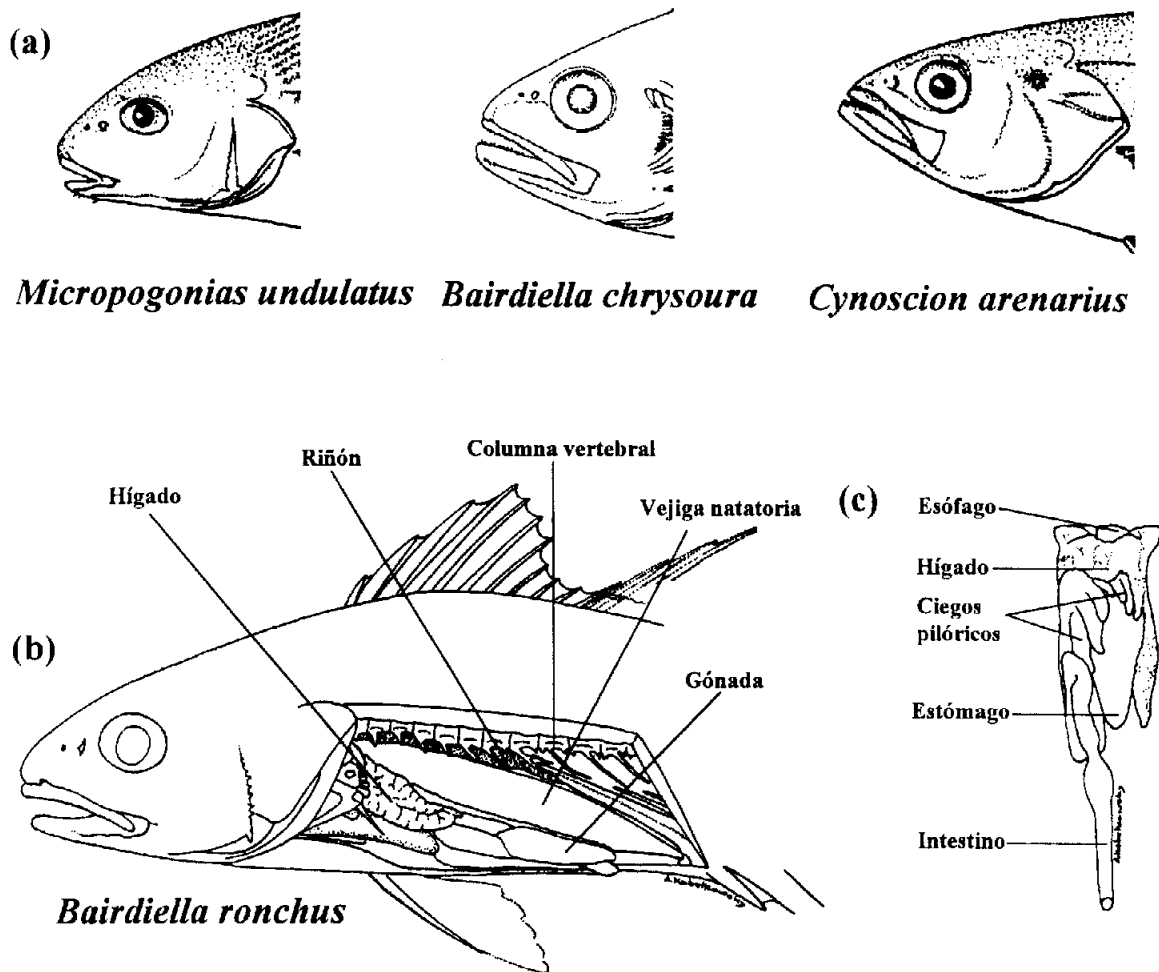


Figura 6.1. Organografía trófica de la familia Sciaenidae. (a) Regiones cefálicas mostrando tamaños de boca. (b) Vista lateral de la morfología interna típica, representada por la especie *Bairdiella ronchus*. (c) Vista ventral de la estructura general del tubo digestivo.

Exceptuado el estómago (Figura 6.1), el cual mostró ser alargado con forma de **J** en las cuatro especies, las otras estructuras de la anatomía trófica también mostraron diferencias cualitativas y cuantitativas significativas entre las cuatro especies. Con respecto a la anatomía oral, *M. undulatus* presenta boca inferior pequeña y dientes caninos relativamente pequeños, *B. chrysoura* y *B. ronchus* presentan un tamaño de boca intermedio en posición subterminal con caninos de tamaño medio, y *C. arenarius* presenta una boca oblicua grande con dientes caninos grandes. La longitud relativa promedio del intestino (Figura 6.1) mostró diferencias significativas entre las cuatro especies ($F=7.751$; $g.l.=3/231$; $P<0.001$), con un patrón inverso al observado en la morfología oral (Tabla 6.2), en el cual intestino más largo lo presentó la especie con boca pequeña y viceversa. Una prueba de Tukey indicó que aunque la longitud del intestino no mostró diferencias significativas entre *B. ronchus*, *B. chrysoura* y *C. arenarius*, estas dos últimas especies si mostraron diferencias con respecto a *M. undulatus*. Considerando un gradiente con respecto a las tallas promedio, se determinaron las relaciones entre las longitudes relativas

promedio del intestino entre parejas adyacentes. Así, la relación entre las longitudes intestinales de *B. chrysooura* y *C. arenarius* fue de 1.14, entre *C. arenarius* y *M. undulatus* fue de 1.36 y entre *M. undulatus* y *B. ronchus* la relación fue de 1.13.

En la Tabla 6.2 se comparan el número de individuos analizados, valores promedio y desviación estándar de las longitudes intestinales relativas de cuatro especies de esciéndidos estudiadas en otras localidades, con los resultados obtenidos en el presente estudio. Considerando estos datos adicionales, comparaciones entre parejas de datos complementan la información obtenida en la laguna de Pueblo Viejo. Así, en el estuario York *M. undulatus* muestra diferencias significativas en la longitud relativa del intestino con *B. chrysooura* ($t=6.696$; g.l.=67; $P<0.001$) y con *C. regalis*, ($t'=21.679$; g.l.=54.82; $P<0.001$), y entre estas dos últimas especies también existen diferencias significativas ($t'=12.627$; g.l.=41.72; $P<0.001$).

Las longitudes relativas del intestino de *B. chrysooura* y *M. undulatus* en Pueblo Viejo, fueron significativamente más pequeñas que las que presentaron estas especies en el estuario York ($t'=-3.923$; g.l.=92.65; $P<0.001$; $t'=-3.023$; g.l.=89.24; $P=0.003$). Aunque la longitud relativa promedio del intestino de *B. ronchus* en Pueblo Viejo, fue mayor a la que esta especie presentó en la Laguna de Tampamachoco, las diferencias no fueron significativas ($t'=0.433$; g.l.=43.83; $P=0.667$). Extendiendo este mismo tipo de análisis a la comparación entre especies del mismo género se observó que entre *B. chrysooura* de Pueblo viejo y *B. ronchus* de Tampamachoco ($t'=-1.159$; g.l.=151.08; $P=0.248$), no hubo diferencias significativas.

Tabla 6.2. Número de individuos y valores promedio, mínimo y máximo de la longitud relativa del intestino y del número de ciegos pilóricos, de cada una de las cuatro especies de esciéndidos analizados en el presente estudio (¹), y de esciéndidos estudiados por Chao y Musick (1977) en el estuario del Río York, Virginia, EE.UU. (²) y por Castillo-Rivera *et al.* (1988) en la laguna de Tampamachoco, Veracruz (³).

	número	Longitud Relativa del Intestino			Número de Ciegos Pilóricos		
		Promedio	Mínimo	Máximo	Promedio	Mínimo	Máximo
<i>Cynoscion regalis</i> ²	36	40.24	35.50	49.60	4.41	4.0	5.0
<i>Cynoscion arenarius</i> ¹	11	43.37	39.30	51.00	3.18	1.0	4.0
<i>Bairdiella chrysooura</i> ¹	132	49.40	20.70	78.60	6.33	4.0	9.0
<i>Bairdiella chrysooura</i> ²	30	55.34	46.10	64.10	6.76	6.0	8.0
<i>Bairdiella ronchus</i> ¹	31	52.05	20.30	71.10	6.26	5.0	8.0
<i>Bairdiella ronchus</i> ³	49	51.07	39.64	65.04	6.89	6.0	8.0
<i>Micropogonias undulatus</i> ¹	63	59.02	25.05	94.34	7.11	4.0	9.0
<i>Micropogonias undulatus</i> ²	39	65.57	52.30	88.60	8.27	7.0	9.0

Con respecto al número de ciegos pilóricos, en el presente estudio se observó que estos variaron significativamente entre especies ($F=40.671$; g.l.=3/233; $P<0.001$), presentándose un gradiente en los valores promedio, similar al mostrado por la longitud relativa del intestino (Tabla 6.2). Una prueba de Tukey indicó todas las especies mostraron diferencias significativas entre sí, excepto entre aquellas del mismo género (*Bairdiella*). Considerando el mismo gradiente de tallas al utilizado en el análisis de la longitud intestinal, se determinaron las relaciones del número promedio de ciegos pilóricos entre s parejas adyacentes, siendo el valor de la relación de 1.99 entre *B. chrysooura* y *C. arenarius*, 2.24 entre *C. arenarius* y *M. undulatus* y 1.14 entre *M. undulatus* y *B. ronchus*.

Con respecto a los análisis de contenidos estomacales, el número de grupos tróficos consumidos acumulativamente con relación al porcentaje de individuos analizados para cada especie, se observa en la Figura 6.2.

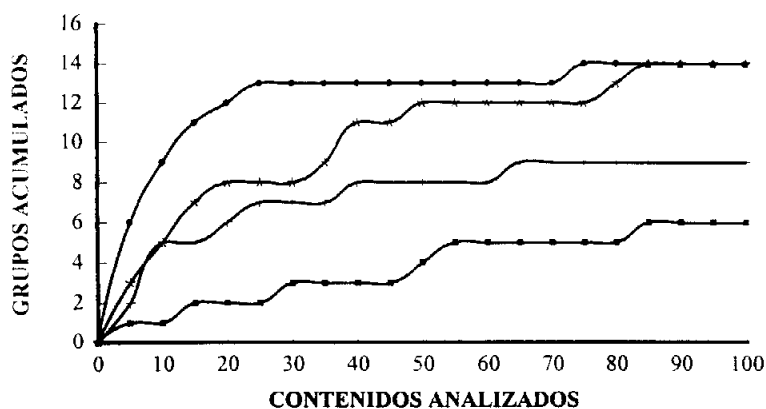


Figura 6.2. Número acumulado de categorías tróficas consumidas por *Bairdiella chrysoura* (●), *Bairdiella ronchus* (+), *Micropogonias undulatus* (*) y *Cynoscion arenarius* (■), en función del incremento del porcentaje de contenidos estomacales analizados.

En general, los esciéndidos analizados mostraron una preferencia por invertebrados crustáceos, peces y detritus (Tabla 6.3) y un consumo muy bajo o nulo (0 a 3.7 %) de otros invertebrados como nemátodos, quetognatos y poliquetos, existiendo diferencias cualitativas y cuantitativas entre las dietas de cada una de las especies (Tabla 6.3). Los crustáceos más pequeños como copépodos fueron principalmente consumidos por *B. chrysoura* (>33%), mientras que para las otras especies este grupo trófico no rebasó el 1% de importancia. El caso extremo en el consumo de este tipo de crustáceos fue el de los ostrácados, que únicamente fue consumido por *B. chrysoura*.

Con relación a los crustáceos de talla mediana como los peracáridos, estos fueron consumidos más intensamente (>47%) por *M. undulatus*, siendo particularmente abundantes en los contenidos estomacales los tanaidáceos (>44%) y de estos fue común la especie *Leptochelia rapax*. El consumo de peracáridos por las otras tres especies de peces, tuvo relativamente menor importancia (<9%), con una alternancia en las preferencias en la cual consumieron más anfípodos (principalmente gammarídeos) *B. chrysoura*, más tanaidáceos *B. ronchus* y más misidáceos *C. arenarius*.

Los decápodos (crustáceos grandes), como peneideos (*Penaeus* spp.) y carídeos (Alpheidae, *Palaemonetes* sp. y *Macrobrachium* sp.), fueron principalmente consumidos (>25%) por *B. ronchus* y *C. arenarius*, mientras que para las otras dos especies estos grupos tróficos presentaron una importancia menor al 12%. También otros crustáceos grandes como los braquiuros (casi exclusivamente constituido por miembros de la familia Portunidae, particularmente *Callinectes* spp. y en menor grado por anomuros), fueron prácticamente sólo consumidos por *B. ronchus*.

El consumo de peces por los esciéndidos presentó un patrón similar al consumo de los decápodos, en el cual la mayor ingesta (>34%) de este grupo (principalmente constituido por miembros de las familias Gobiidae y Ariidae), la realizaron *B. ronchus* y *C. arenarius*, mientras que para las otras dos especies, los peces presentaron una importancia menor al 13 %.

Por último, el detritus (principalmente el orgánico) fue una fuente de alimento importante para las cuatro especies de esciéndidos (>25%). Los otros componentes del detritus, como los restos vegetales y el detritus inorgánico se pueden considerar como incidentales dado que en la mayoría de los casos no rebasaron el 1% de importancia.

Los análisis de discriminantes mostraron que *B. chrysoura*, *B. ronchus* y *M. undulatus* presentaron diferencias significativas entre sus dietas, mientras que la dieta de *C. arenarius* no

mostró diferencias con ninguna de las de estas tres especies (Tabla 6.4). Los grupos tróficos que tuvieron más peso en la separación de las dietas de *B. chrysooura* y *M. undulatus*, fueron los tanaidáceos (-0.736), los restos no identificados de peces (0.365) y los copépodos (0.327). Entre la dieta de *M. undulatus* y *B. ronchus*, el alimento más importante en la separación fueron los tanaidáceos (0.518) y las diferencias entre la dietas de *B. ronchus* y *B. chrysooura*, estuvieron principalmente definidas por el consumo de copépodos (0.464) y góbidos y áridos (-0.448).

Tabla 6.3. Frecuencia de ocurrencia e importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de las cuatro especies de esciénidos en la laguna de Pueblo Viejo.

Grupos Tróficos	<i>B. chrysooura</i> n=132		<i>B. ronchus</i> N=31		<i>M. undulatus</i> n=63		<i>C. arenarius</i> n=11	
	Frecuencia	Importancia	Frecuencia	Importancia	Frecuencia	Importancia	Frecuencia	Importancia
Invertebrados menores	3.07		0.97		1.75		0.00	
Nematoda	0.00	0.00	0.00	0.00	1.59	0.08	0.00	0.00
Chaetognatha	5.30	3.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Polychaeta	0.00	0.00	3.23	0.97	3.17	1.67	0.00	0.00
Crustacea	47.76		36.45		59.92		33.63	
Ostracoda	0.76	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Copepoda	55.30	33.14	0.00	0.00	3.17	0.08	0.00	0.00
Peracarida	4.71		4.19		47.86		8.18	
Tanaidacea	0.76	0.08	6.45	4.19	69.84	44.92	0.00	0.00
Isopoda	3.79	0.28	0.00	0.00	1.59	0.56	0.00	0.00
Amphipoda	17.42	3.25	0.00	0.00	15.89	2.30	0.00	0.00
Mysidacea	6.82	1.10	0.00	0.00	1.59	0.08	18.18	8.18
Decapoda	9.83		32.26		11.98		25.45	
Penaeidea y Caridea	10.61	5.39	19.3	14.19	7.94	6.83	18.18	18.18
Brachyura	4.55	0.77	19.35	14.84	1.59	0.63	0.00	0.00
Restos no identificados	15.91	3.67	3.23	3.23	22.22	4.52	9.09	7.27
Osteichthyes	12.43		36.90		12.17		35.00	
Gobiidae y Ariidae	0.00	0.00	9.68	5.16	0.00	0.00	9.09	8.64
Restos no identificados	38.64	12.43	48.39	31.74	19.05	12.17	36.36	26.36
Detritus	36.74		25.67		26.15		31.36	
Restos vegetales	3.03	0.30	6.45	0.19	3.17	0.56	0.00	0.00
Detritus orgánico	62.12	35.57	35.48	25.48	47.62	22.42	54.55	31.36
Detritus inorgánico	3.03	0.87	0.00	0.00	9.52	3.17	0.00	0.00
Total de ítems consumidos	14		9		14		6	

Del conjunto de 17 grupos tróficos determinados para las cuatro especies de esciénidos (Tabla 6.3), *B. chrysooura* y *M. undulatus* fueron las que mayor número de éstos consumieron (14 en cada caso), de hecho estas dos especies presentaron los promedios más altos de amplitud de nicho trófico (0.476 para *B. chrysooura* y 0.457 para *M. undulatus*). Con relación a los otros dos esciénidos, *B. ronchus* consumió nueve grupos tróficos y presentó una amplitud promedio de 0.218, mientras que *C. arenarius* consumió seis grupos tróficos y tuvo una amplitud promedio de 0.236. Los promedios de amplitud de nicho trófico mostraron diferencias significativas entre

especies ($F=4.396$; g.l.=3/233; $P=0.005$), la cuales fueron debidas (Tukey) a que la amplitud de *B. ronchus* fue significativamente más baja que las de *B. chrysoira* y *M. undulatus*, mientras que la amplitud promedio de *C. arenarius* no mostró diferencias significativas con ninguna de las otras tres especies.

Tabla 6.4. Resultados de los análisis de discriminantes entre parejas de especies. Se indican sobre la diagonal los valores de la Lambda de Wilks (λ), y por debajo de la misma el nivel de probabilidad del análisis (P) y en los casos significativos, el porcentaje de casos correctamente clasificados (entre paréntesis).

	<i>B. chrysoira</i>	<i>M. undulatus</i>	<i>B. ronchus</i>	<i>C. arenarius</i>
<i>B. chrysoira</i>		$\lambda = 0.708$	$\lambda = 0.793$	$\lambda = 0.851$
<i>M. undulatus</i>	$P < 0.001$ (83.6)		$\lambda = 0.709$	$\lambda = 0.810$
<i>B. ronchus</i>	$P = 0.003$ (73.0)	$P = 0.016$ (68.1)		$\lambda = 0.778$
<i>C. arenarius</i>	$P = 0.119$	$P = 0.557$	$P = 0.551$	

Con relación a la intensidad de la alimentación, los promedios de índice de repleción fueron de 0.370 para *B. chrysoira*, 0.415 para *M. undulatus*, 0.757 para *B. ronchus* y 1.537 para *C. arenarius*, pero sin que existieran diferencias significativas entre éstos ($H=2.260$; $k=3$; $P=0.520$). En ninguna de las cuatro especies hubo correlación significativa entre el índice de repleción y el de amplitud trófica (r_s 's < 0.144; P 's > 0.25).

VARIABILIDAD SEXUAL

Las tallas entre machos y hembras no mostraron diferencias significativas en *B. chrysoira* ($H=0.467$; g.l.=1; $P=0.494$), *M. undulatus* ($F=0.003$; g.l.=1/58; $P=0.959$) y *C. arenarius* ($F=0.565$; g.l.=1/5; $P=0.486$). Por el contrario, las hembras de *B. ronchus* fueron significativamente más grandes que los machos ($H=4.380$; g.l.=1; $P=0.036$), aunque las distribuciones de tallas no difirieron entre sexos en ninguna de las cuatro especies ($Z' < 1.179$; P 's > 0.1). Las longitudes relativas del intestino no mostraron diferencias significativas entre cada uno de los sexos en las cuatro especies (F 's < 3.30; P 's > 0.07), y similarmente el número de ciegos pilóricos no mostró diferencias significativas entre sexos en *B. ronchus*, *M. undulatus* y *C. arenarius* (F 's < 2.90; P 's > 0.15), pero los machos de *B. chrysoira* presentaron un promedio (6.593) significativamente mayor que las hembras (6.194; $F=4.503$, g.l.=1/119; $P=0.036$).

Considerando las dietas de cada sexo, se pudo observar que los machos de *B. chrysoira*, *B. ronchus* y *M. undulatus*, tendieron a consumir más invertebrados crustáceos (principalmente peracáridos y decápodos) y menos peces que las hembras, mientras que *C. arenarius* presentó el patrón inverso (Tabla 6.5). Con respecto al detritus, los machos de *B. chrysoira*, *B. ronchus* y *C. arenarius* consumieron menos de este grupo trófico que las hembras, mientras que *M. undulatus* presentó el patrón inverso.

A pesar de estas ligeras diferencias, en general se puede considerar que los grupos tróficos consumidos por cada sexo fueron cualitativa y cuantitativamente muy similares en las especies *B. chrysoira*, *C. arenarius* y *M. undulatus*, siendo *B. ronchus* el único caso en el cual se observaron un poco más diferencias sexuales en los hábitos de alimento (Tabla 6.5). La similitud entre las dietas de machos y hembras fue confirmada por los análisis de discriminantes, los cuales indican que no hay diferencias significativas entre la dieta de los machos y la de las hembras en ninguna de las cuatro especies (*B. chrysoira*, $\lambda=0.922$, $P=0.827$; *M. undulatus*, $\lambda=0.787$, $P=0.590$; *B. ronchus*, $\lambda=0.947$, $P=0.995$; *C. arenarius*, $\lambda=0.438$, $P=0.408$).

Tabla 6.5. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de machos y hembras de las cuatro especies de esciénidos.

Grupos Tróficos	<i>B. chrysourea</i>		<i>B. ronchus</i>		<i>M. undulatus</i>		<i>C. arenarius</i>	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
	n=54	N=67	N=2	n=29	n=20	n=40	n=3	n=4
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
Invertebrados menores	3.89	2.91	0.00	1.03	0.25	2.63	0.00	0.00
Nematoda	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00
Chaetognatha	3.89	2.91	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Polychaeta	0.00	0.00	0.00	1.03	0.25	2.50	0.00	0.00
Crustacea	51.18	40.98	100.00	32.06	59.50	58.27	0.00	50.00
Ostracoda	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Copepoda	31.74	29.05	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00
Peracarida	5.91	4.28	50.00	1.03	41.25	49.01	0.00	0.00
Tanaidacea	0.00	0.15	50.00	1.03	38.00	46.75	0.00	0.00
Isopoda	0.09	0.25	0.00	0.00	0.00	0.88	0.00	0.00
Amphipoda	4.76	2.57	0.00	0.00	3.25	1.25	0.00	0.00
Mysidacea	1.06	1.31	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00
Decapoda	13.53	7.50	50.00	31.03	18.25	9.13	0.00	50.00
Penaeidea y Caridea	8.30	3.40	0.00	15.17	10.00	5.75	0.00	50.00
Brachyura	0.93	0.55	50.00	12.41	0.00	1.00	0.00	0.00
Restos no identificados	4.30	3.55	0.00	3.45	8.25	2.38	0.00	0.00
Osteichthyes	7.87	16.13	0.00	39.45	6.75	15.80	85.00	7.50
Gobiidae y Ariidae	0.00	0.00	0.00	5.52	0.00	0.00	31.67	0.00
Restos no identificados	7.87	16.13	0.00	33.93	6.75	15.80	53.33	7.50
Detritus	37.08	39.97	0.00	27.45	33.50	23.34	15.00	42.50
Restos vegetales	0.00	0.60	0.00	0.21	0.00	0.88	0.00	0.00
Detritus orgánico	36.80	37.88	0.00	27.24	24.25	22.08	15.00	42.50
Detritus inorgánico	0.28	1.49	0.00	0.00	9.25	0.38	0.00	0.00
Total de ítems consumidos	11	14	2	9	8	14	3	3

En general, las hembras de las cuatro especies tendieron a consumir más grupos tróficos que los machos (Tabla 6.5), aunque los valores promedio del índice de amplitud de nicho trófico fueron muy similares y ninguna de las cuatro especies mostró diferencias significativas entre sexos (Tabla 6.6).

Con respecto a la intensidad de la alimentación, las hembras tendieron a presentar mayores valores promedio en el índice de repleción (excepto en *M. undulatus* que presentó el patrón inverso). Aún así, como sucedió con la amplitud de nicho trófico, no existieron diferencias significativas entre los valores promedio de repleción de machos y hembras en ninguna de las cuatro especies (Tabla 6.6).

Tabla 6.6. Promedios de machos y hembras del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción, de las cuatro especies de esciénidos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Índice de amplitud de nicho trófico					Índice de repleción				
	Promedios		Pruebas de significación			Promedios		Pruebas de significación		
	Machos	Hembras	Prueba	g.l.	P	Machos	Hembras	F	g.l.	P
<i>B. chrysoira</i>	0.439	0.499	F=0.616	1/119	0.434	0.322	0.374	F=0.504	1/119	0.479
<i>B. ronchus</i>	0.000	0.233	F=1.012	1/29	0.323	0.316	0.788	F=0.259	1/29	0.615
<i>M. undulatus</i>	0.512	0.407	H=0.237	1	0.627	0.438	0.395	F=0.071	1/58	0.791
<i>C. arenarius</i>	0.291	0.153	F=0.314	1/5	0.600	0.406	0.479	F=0.027	1/5	0.876

VARIABILIDAD ONTOGENICA

Para evaluar los cambios ontogénicos en la morfología y dieta de las especies de esciénidos, se determinaron diferentes grupos de talla para cada una de las especies, tratando en cada caso que los grupos formados correspondieran a intervalos de 40mm, excepto en *C. arenarius* que debido al bajo número de individuos se formaron sólo dos grupos.

Así, para *B. chrysoira* se determinaron tres grupos, la talla 1 constituida por individuos <40.00 mm, la talla 2 comprendió los de longitudes entre 40.01 y 80.00 mm, y la 3 formada por los individuos que midieron de 80.01 a 120.00 mm y de 120.01 a 140.00 mm. Para *M. undulatus* se formaron cuatro grupos, la talla 1 constituida por los individuos que midieron de 40.01 a 80.00 mm, la 2 por los que cayeron en el intervalo de 80.01 a 120.00 mm, la 3 por los que midieron de 120.01 a 160.00 mm y la 4 incluyó a los individuos que midieron de 160.01 a 200.00 mm y de 200.01 a 251.00 mm. En el caso de *B. ronchus* se determinaron tres grupos, la talla 1 formada por los que midieron entre 80.01 a 120.00 mm y por los individuos que midieron entre 120.01 y 160.00 mm, la talla 2 por los que midieron de 160.01 a 200.00 mm y la 3 por los que midieron de 200.01 a 245.00 mm. Para *C. arenarius*, el grupo de talla 1 lo constituyeron los individuos entre 45.00 y 155.00 mm y el 2 los individuos de 155.01 a 245.00 mm.

Con relación a la morfología trófica, el promedio de longitud intestinal relativa de *B. chrysoira* mostró una tendencia a disminuir a medida que los peces crecieron, pero estas diferencias no fueron significativas (Tabla 6.7), y el número de ciegos pilóricos tendió a aumentar de acuerdo a la talla, pero tampoco existieron diferencias significativas entre los valores promedio (Tabla 6.8).

Tabla 6.7. Promedios por grupos de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) de la longitud relativa del intestino de las cuatro especies de esciénidos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Promedios				Pruebas de significación		
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Prueba	g.l.	P
<i>Bairdiella chrysoira</i>	51.41 (16)	50.44 (79)	46.30 (37)		F=1.723	2/129	0.183
<i>Bairdiella ronchus</i>	47.34 (3)	53.08 (24)	49.40 (4)		F=0.447	2/28	0.644
<i>Micropogonias undulatus</i>	52.43 (6)	44.15 (15)	68.62 (16)	63.56 (24)	F=13.844	3/57	0.000
<i>Cynoscion arenarius</i>	40.61 (6)	46.69 (5)			H=5.633	1	0.018

Los promedios de longitud relativa del intestino de *B. ronchus* no mostraron diferencias significativas entre los grupos de talla, aunque los valores más altos se presentaron en las tallas

intermedias (Tabla 6.7), y el promedio de número de ciegos pilóricos, si mostró diferencias significativas (Tabla 6.8), debidas (Tukey) a las diferencias entre los individuos de talla 1 y 2.

Tabla 6.8. Promedios por grupos de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) del número de ciegos pilóricos de las cuatro especies de esciéndidos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Promedios				Pruebas de significación		
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Prueba	g.l.	P
<i>Bairdiella chrysourea</i>	5.94 (16)	6.37 (79)	6.41 (37)		F=1.280	2/129	0.282
<i>Bairdiella ronchus</i>	7.33 (3)	6.04 (24)	6.75 (4)		F=4.237	2/28	0.025
<i>Micropogonias undulatus</i>	7.00 (7)	6.19 (16)	7.44 (16)	7.54 (24)	H=10.153	3	0.017
<i>Cynoscion arenarius</i>	3.67 (6)	2.60 (5)			H=1.964	1	0.161

Los promedios de longitud relativa del intestino de *M. undulatus* mostraron diferencias significativas entre los grupos de talla, las cuales se debieron (Tukey) a que los promedios de los individuos de tallas menores (1 y 2) tendieron a ser significativamente más pequeños que los de los individuos de talla grande (Tabla 6.7). Esta especie también mostró diferencias en el número de ciegos pilóricos (Tabla 6.8), debidas (Tamhane) a que el número promedio de los individuos de talla 2 fue significativamente más pequeño que el de los individuos de talla 4, mientras que los promedios de los individuos de talla 1 y 3 no mostraron diferencias significativas con ninguno de los otros dos grupos.

Para *C. arenarius* existieron diferencias significativas en la longitud relativa del intestino entre los dos grupos de talla (Tabla 6.7), y aunque los individuos de talla 1 presentaron mayor número de ciegos pilóricos que los individuos de talla 2, no existieron diferencias significativas entre los valores promedio (Tabla 6.8).

Con relación a los cambios ontogénicos en la dieta, las cuatro especies de esciéndidos estudiados en la laguna de Pueblo Viejo mostraron diferencias en el comportamiento trófico. Así, *B. chrysourea* mostró cambios progresivos en los hábitos de alimento, constituyendo los copépodos la principal fuente de alimento de los individuos pequeños (>78%), pero a medida que éstos aumentaron de tamaño la importancia de los copépodos descendió progresivamente, hasta llegar a ser menos de la mitad para los organismos de tamaño intermedio (talla 2) y menos de la décima parte para los organismos grandes (talla 3). Los invertebrados menores y los peracáridos (sobre todo anfípodos y misidáceos) fueron principalmente consumidos por individuos de tamaño medio (talla 2), y la importancia de los decápodos (principalmente peneideos, carídeos y restos no identificados), restos de peces y detritus, aumentaron a medida que los peces crecieron, alcanzando sus valores máximos de consumo en los individuos grandes (talla 3; Tabla 6.9). Estos cambios progresivos en la dieta de *B. chrysourea* que denotaron una fuerte asociación con la talla, se evidenciaron a través de una correlación inversa entre la longitud patrón de los individuos y el consumo de copépodos ($r_s = -0.605$; $n=132$; $P<0.001$) y una correlación directa con los restos de peces ($r_s = 0.260$; $n=132$; $P=0.003$) y el detritus ($r_s = 0.383$; $n=132$; $P<0.001$). Los restantes grupos tróficos no mostraron correlación significativa con la longitud patrón de los individuos.

Los cambios ontogénicos en la dieta de *B. ronchus* estuvieron definidos por el mayor consumo de poliquetos y tanaidáceos en los individuos de talla pequeña (talla 1), y la preferencia de decápodos y peces a tallas intermedias, mientras que para los individuos grandes el recurso alimenticio más importante lo constituyó el detritus (Tabla 6.9). Para esta especie, no existió correlación significativa de la talla con ninguno de los grupos tróficos ($P's > 0.1$).

Tabla 6.9. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de los diferentes grupos de talla de las cuatro especies de esciénidos.

Grupos Tróficos	<i>Bairdiella chrysoura</i>			<i>Bairdiella roonchus</i>			<i>Micropogonias undulatus</i>					<i>Cynoscion arenarius</i>		
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Talla 1	Talla 1	Talla 1	Talla 2
	n=16	n=79	n=37	n=3	n=24	n=4	n=7	n=16	n=16	n=24	n=6	n=6	n=5	
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
	0.00	4.62	1.08	10.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	4.38	0.00	0.00	0.00	
Invertebrados menores	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.00	0.00	0.00	0.00	
Nematoda	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.00	0.00	0.00	0.00	
Chaetognatha	0.00	4.62	1.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
Polychaeta	0.00	0.00	0.00	10.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.38	0.00	0.00	0.00	
Crustacea	85.72	51.18	24.06	33.33	38.76	25.00	76.43	83.25	51.87	44.92	28.33	40.00	0.00	
Ostracoda	0.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
Copepoda	78.19	36.13	7.30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	
Peracarida	1.89	5.86	3.46	33.33	1.25	0.00	65.00	74.06	41.24	29.79	15.00	0.00	0.00	
Tanaidacea	0.00	0.13	0.00	33.33	1.25	0.00	54.29	71.56	40.62	27.29	0.00	0.00	0.00	
Isopoda	0.63	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.46	0.00	0.00	0.00	
Amphipoda	0.63	3.81	3.19	0.00	0.00	0.00	10.71	2.50	0.31	1.04	0.00	0.00	0.00	
Mysidacea	0.63	1.58	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.00	15.00	0.00	0.00	
Decapoda	5.01	9.19	13.30	0.00	37.51	25.00	11.43	9.06	10.63	15.00	13.33	40.00	0.00	
Penaeidea y Caridea	0.63	5.71	6.76	0.00	14.17	25.00	0.00	0.00	8.13	12.50	0.00	40.00	0.00	
Brachyura	2.00	0.25	1.35	0.00	19.17	0.00	0.00	0.00	2.50	0.00	0.00	0.00	0.00	
Restos no identificados	2.38	3.23	5.19	0.00	4.17	0.00	11.43	9.06	0.00	2.50	13.33	0.00	0.00	
Osteichthyes	5.38	10.70	19.19	33.33	39.34	25.00	0.00	0.31	18.13	19.67	31.67	39.00	0.00	
Gobiidae y Ariidae	0.00	0.00	0.00	0.00	6.67	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	19.000	0.00	
Restos no identificados	5.38	10.70	19.19	33.33	32.67	25.00	0.00	0.31	18.13	19.67	31.67	20.000	0.00	
Detritus	8.94	33.50	55.68	23.33	21.92	50.00	23.57	16.44	29.69	31.04	40.00	21.00	0.00	
Restos vegetales	0.00	0.19	0.68	0.00	0.04	1.25	0.00	0.00	0.31	1.25	0.00	0.00	0.00	
Detritus orgánico	8.94	32.11	54.46	23.333	21.88	48.75	15.00	15.19	29.38	24.79	40.00	21.00	0.00	
Detritus inorgánico	0.00	1.20	0.54	0.00	0.00	0.00	8.57	1.25	0.00	5.00	0.00	0.00	0.00	
Total de ítems consumidos	10	13	11	4	8	4	5	7	9	11	4	4	4	

Con respecto a *C. arenarius*, los individuos más pequeños tendieron a consumir más peracáridos y detritus orgánico, mientras que los individuos grandes consumieron más decápodos y peces (Tabla 6.9), aunque la longitud patrón de los individuos de esta especie tampoco se correlacionó con ninguno de los grupos tróficos consumidos (P 's>0.1)

En el caso de *M. undulatus*, la principal fuente de alimento para los organismos relativamente pequeños (tallas 1 y 2), estuvo representada (>64%) por los peracáridos (principalmente tanaidáceos y anfípodos), mientras que para los individuos más grandes (tallas 3 y 4) la importancia de este grupo descendió (<42%). En cuanto a los decápodos, los peneideos y carídeos no fueron consumidos por los individuos pequeños, pero los individuos grandes (tallas 3 y 4), presentaron un aumento progresivo de su importancia, mientras que el consumo de restos no identificados presentó un patrón inverso a éste. Los restos de peces y el detritus mostraron una tendencia a incrementar progresivamente su importancia a medida que los peces crecieron (Tabla 6.9). El análisis de correlación entre la longitud patrón de los individuos y los grupos tróficos mostró correlaciones significativas inversas sólo con los tanaidáceos ($r_s=-0.358$; $n=63$; $P=0.004$), anfípodos ($r_s=-0.255$; $n=63$; $P=0.043$) y restos no determinados de decápodos ($r_s=-0.317$; $n=63$; $P=0.011$) y directas sólo con peneideos y carídeos ($r_s=0.289$; $n=63$; $P=0.022$).

Los análisis de discriminantes demostraron que los individuos más pequeños de *B. chrysourea* no presentaron diferencias significativas en la dieta, con respecto a la de los individuos medianos ($\lambda=0.855$; $P=0.489$), ni con la dieta de los individuos grandes ($\lambda=0.823$; $P=0.721$), y tampoco existieron diferencias significativas entre las dietas de los individuos medianos y grandes ($\lambda=0.904$; $P=0.626$). Similarmente, los individuos más pequeños de la especie *B. ronchus* no mostraron diferencias significativas en la dieta con respecto a la de los medianos ($\lambda=0.652$; $P=0.345$), ni con la de los grandes ($\lambda=0.583$; $P=0.596$) y tampoco hubo diferencias en la dieta entre los individuos medianos y grandes ($\lambda=0.893$; $P=0.923$). De igual manera, *C. arenarius* no mostró diferencias significativas entre las dietas de los individuos pequeños y grandes de ($\lambda=0.489$; $P=0.460$).

Por el contrario de como sucedió con las otras tres especies de esciéndidos, los individuos de la talla 1 de *M. undulatus* mostraron diferencias significativas con respecto a las dietas de los individuos de talla 2 ($\lambda=0.410$; $P=0.029$; c.c.c.=91.3%), talla 3 ($\lambda=0.165$; $P=0.003$; c.c.c.=95.7%) y talla 4 ($\lambda=0.281$; $P=0.001$; c.c.c.=93.5%). En los tres análisis, los ítem más importantes en la separación de las dietas fueron el detritus orgánico e inorgánico y los restos no determinados de decápodos. La dieta de los individuos de talla 2 mostró diferencias significativas con la dieta de los de la talla 3 sólo a un nivel de $P<0.1$ ($\lambda=0.445$; $P=0.079$), pero no mostró diferencias con la de los de talla 4 ($\lambda=0.665$; $P=0.199$), y tampoco existieron diferencias entre las dietas de los individuos de talla 3 y 4 ($\lambda=0.667$; $P=0.560$).

En relación con la amplitud de nicho trófico, las especies mostraron dos patrones de comportamiento, en el primero, los individuos pequeños tendieron a presentar valores promedio más altos que los individuos grandes. Dentro de este patrón se ubicó el comportamiento de *M. undulatus*, cuya amplitud mostró diferencias significativas entre los valores promedio por talla (Tabla 6.10), debidas a las diferencias (Tukey) entre el promedio de los individuos más pequeños (talla 1) y los promedios de los individuos más grandes (tallas 3 y 4). Además, existió una correlación inversa significativa entre el índice de amplitud y la longitud de los individuos ($r_s=-0.327$; $n=63$; $P=0.009$). Los valores promedio de la amplitud mostraron un comportamiento inverso al número de ítem consumidos por los individuos de cada talla (Tabla 6.9). Similar a la especie anterior, los individuos pequeños de *C. arenarius* mostraron un promedio de amplitud

mayor al que presentaron los individuos grandes, con diferencias significativas sólo a un nivel de $P < 0.1$ (Tabla 6.10) y sin presentar correlación con la longitud patrón ($r_s = -0.207$; $n = 11$; $P = 0.542$).

Tabla 6.10. Promedios por grupo de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de amplitud de nicho trófico de las cuatro especies de esciéndidos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Promedios				Pruebas de significación		
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Prueba	g.l.	P
<i>Bairdiella chrysoura</i>	0.442 (16)	0.496 (79)	0.448 (37)		F=0.233	2/129	0.793
<i>Bairdiella ronchus</i>	0.204 (3)	0.240 (24)	0.099 (4)		F=0.324	2/28	0.726
<i>Micropogonias undulatus</i>	0.910 (7)	0.524 (16)	0.343 (16)	0.357 (24)	F=3.960	3/59	0.012
<i>Cynoscion arenarius</i>	0.399 (6)	0.040 (5)			H=3.228	1	0.072

En el segundo patrón, al que corresponden las especies del género *Bairdiella*, los individuos de talla intermedia son los que presentan los valores más altos, aunque en ninguna de las dos especies estas diferencias fueron significativas (Tabla 6.10). Estas especies tampoco presentaron correlación entre la amplitud y la longitud patrón ($r_s < 0.04$; $P > 0.7$), pero sí mostraron una relación aparente entre la amplitud y el número de ítem consumidos por los individuos de cada talla (Tabla 6.9).

Con respecto a la intensidad de la alimentación, los promedios del índice de repleción por talla de *B. chrysoura*, mostraron diferencias significativas entre sí (Tabla 6.11), las cuales fueron debidas (Tukey 95%) a las diferencias entre los promedios de los individuos de talla 1 y 3, además existió una correlación inversa significativa entre la longitud patrón y el índice de repleción ($r_s = -0.512$; $n = 132$; $P < 0.001$).

Similarmente, *M. undulatus* también mostró diferencias significativas en los promedios de este índice (Tabla 6.11), debido a que el valor promedio de los individuos pequeños fue significativamente más alto (Tukey) que los promedios de las otras tres tallas. De hecho, se presentó una correlación inversa significativa entre la longitud patrón de los individuos y su respectivo índice de repleción ($r_s = -0.636$; $n = 63$; $P < 0.001$). Por último, el índice de repleción de *B. ronchus* y *C. arenarius* no mostraron diferencias significativas entre tallas (Tabla 6.11), ni correlación con la longitud patrón ($P > 0.14$).

Tabla 6.11. Promedios por grupo de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de repleción de las cuatro especies de esciéndidos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Promedios				Pruebas de significación		
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Prueba	g.l.	P
<i>Bairdiella chrysoura</i>	0.615 (16)	0.375 (79)	0.252 (37)		F=4.710	2/129	0.011
<i>Bairdiella ronchus</i>	0.163 (3)	0.940 (24)	0.104 (4)		F=1.146	2/28	0.332
<i>Micropogonias undulatus</i>	0.635 (7)	0.485 (16)	0.623 (16)	0.164 (24)	F=10.443	3/59	0.000
<i>Cynoscion arenarius</i>	2.354 (6)	0.557 (5)			F=0.785	1/9	0.399

VARIABILIDAD ESTACIONAL

Estacionalmente *B. chrysoura* tendió a consumir más animales (invertebrados menores, copépodos, peracáridos, decápodos y peces) durante la época de secas, que durante la época de

lluvias, en la cual el detritus orgánico e inorgánico fueron la principal fuente de alimento (Tabla 6.12). A pesar de estos ligeros cambios en los hábitos de alimento de esta especie, no existieron diferencias significativas entre las dietas de ambas épocas ($\lambda=0.856$; $P=0.158$).

Tabla 6.12. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales durante las épocas de lluvias y de secas de las cuatro especies de esciéndidos.

Grupos Tróficos	<i>B. chrysourea</i>		<i>B. ronchus</i>		<i>M. undulatus</i>		<i>C. arenarius</i>	
	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas
	n=59	n=73	n=16	n=15	n=25	n=38	n=6	n=5
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
Invertebrados menores	0.00	5.55	0.00	2.00	0.00	2.89	0.00	0.00
Nematoda	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00
Chaetognatha	0.00	5.55	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Polychaeta	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	2.76	0.00	0.00
Crustacea	41.26	53.01	39.38	33.33	61.28	59.02	28.33	40.00
Ostracoda	0.00	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Copepoda	31.10	34.80	0.00	0.00	0.08	0.08	0.00	0.00
Peracarida	2.45	6.52	6.25	2.00	47.00	48.42	15.00	0.00
Tanaidacea	0.17	0.00	6.25	2.00	46.40	43.95	0.00	0.00
Isopoda	0.25	0.30	0.00	0.00	0.00	0.92	0.00	0.00
Amphipoda	1.27	4.85	0.00	0.00	0.60	3.42	0.00	0.00
Mysidacea	0.76	1.37	0.00	0.00	0.00	0.13	15.00	0.00
Decapoda	7.71	11.55	33.13	31.33	14.20	10.52	13.33	40.00
Penaeidea y Caridea	5.00	5.70	16.88	11.33	12.00	3.42	0.00	40.00
Brachyura	1.10	0.51	10.00	20.00	0.00	1.05	0.00	0.00
Restos no identificados	1.61	5.34	6.25	0.00	2.20	6.05	13.33	0.00
Osteichthyes	11.36	13.30	28.44	45.93	15.40	10.05	32.5	38.00
Gobiidae y Ariidae	0.00	0.00	4.38	6.00	0.00	0.00	15.83	0.00
Restos no identificados	11.36	13.30	24.06	39.93	15.40	10.05	16.67	38.00
Detritus	47.37	28.14	32.19	18.73	23.32	28.03	39.17	22.00
Restos vegetales	0.25	0.34	0.00	0.40	1.20	0.13	0.00	0.00
Detritus orgánico	45.51	27.53	32.19	18.33	21.32	23.16	39.17	22.00
Detritus inorgánico	1.61	0.27	0.00	0.00	0.80	4.74	0.00	0.00
Total de ítems consumidos	12	13	7	8	9	14	5	3

Por su lado, *B. ronchus* consumió más peracáridos, decápodos y detritus durante la época de lluvias, que durante la época de secas, mientras que en este último período la fuente de alimento más importante fueron los peces. De igual manera a como sucedió con el esciéndido del mismo género, *B. ronchus* no mostró diferencias significativas entre las dietas de las dos épocas ($\lambda=0.761$; $P=0.556$).

La importancia que presentó para *M. undulatus* el consumo de detritus y peces exhibió un patrón inverso al de la especie anterior, mientras que la importancia de los diferentes grupos tróficos de

peracáridos y decápodos se repartió alternativamente entre las dos épocas climáticas. Este último hecho contribuyó a que esta especie tampoco mostrara diferencias significativas en su dieta entre la época de lluvias y la de secas ($\lambda=0.781$; $P=0.500$). Por último, *C. arenarius* consumió más peracáridos y detritus durante la época de lluvias, y más decápodos y peces durante la de secas, pero sin mostrar tampoco diferencias significativas en las dietas de ambas épocas ($\lambda=0.550$; $P=0.566$).

La amplitud de nicho trófico de *B. chrysoura* y *M. undulatus* presentó tres pulsos a lo largo del año, los dos más grandes durante la época de secas (diciembre-enero y abril-mayo) y uno más durante la época de lluvias (agosto-octubre), y en cuanto a *C. arenarius*, fue conspicuo sólo un pulso en secas, durante diciembre-enero (Figura 6.3). A pesar de este comportamiento, los promedios de amplitud de *B. chrysoura* y *C. arenarius* no mostraron diferencias significativas entre meses ($P's > 0.2$), ni entre épocas, aunque existió una tendencia a presentar valores más altos durante los meses de la época de secas (Tabla 6.13). En el caso de *M. undulatus* si existieron diferencias significativas entre meses ($F=2.892$; $g.l.=12/62$; $P=0.005$), debidas a que el promedio la amplitud durante los meses de la época de secas, fue significativamente mayor al promedio de los meses de la época de lluvias (Tabla 6.13).

La amplitud de *B. ronchus* presentó tres pulsos a lo largo del año (Figura 6.3), pero en este caso, el mayor al inicio de la época lluviosa (julio) y dos bastante más pequeños durante la época de secas (febrero-marzo y noviembre). Así, esta especie presentó un patrón inverso a las otras, con amplitudes mayores durante la época lluviosa, aunque los promedios no mostraron diferencias significativas entre meses ($F=0.948$; $g.l.=12/30$; $P=0.507$), ni entre épocas (Tabla 6.13).

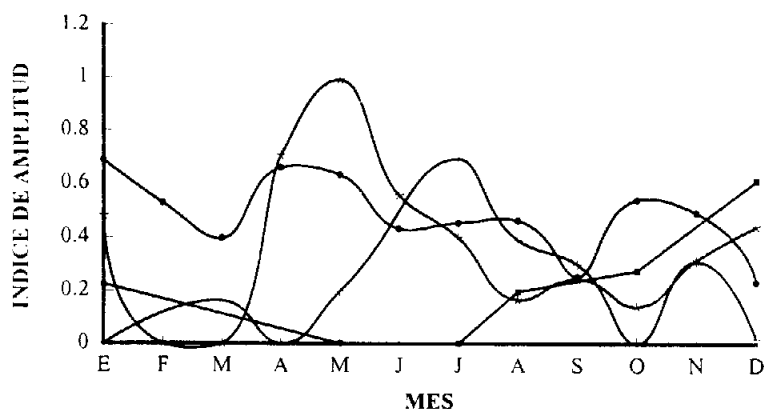


Figura 6.3. Comportamiento de los promedios mensuales de la amplitud de nicho trófico de *Bairdiella chrysoura* (●), *Bairdiella ronchus* (+), *Micropogonias undulatus* (*) y *Cynoscion arenarius* (■).

Las amplitudes de *B. chrysoura* y *M. undulatus* mostraron una relación directa con el número de ítems consumidos, mientras que para *B. ronchus* y *C. arenarius* esta relación fue inversa (Tablas 6.12 y 6.13).

Las especies de esciéndidos en la laguna de Pueblo Viejo, mostraron una segregación en cuanto a los periodos de mayor intensidad de alimentación. Así, *M. undulatus* se alimento más intensamente de febrero a marzo, *B. chrysoura* de abril a julio y *B. ronchus* y *C. arenarius* de agosto a noviembre (Figura 6.4). Como resultado de esto, los índices de repleción de *B. chrysoura* y *M. undulatus* tendieron a presentar valores mayores durante la época secas, aunque para la primer especie no existió diferencias significativas entre los promedios mensuales ($F=1.663$; $g.l.=12/131$; $P=0.09$), ni en los promedios por épocas (Tabla 6.13), pero para la

segunda especie si existieron estas diferencias entre meses ($F=3.807$; g.l.=12/62; $P=0.001$) y entre épocas (Tabla 6.13). Por el contrario, *B. ronchus* y *C. arenarius* se alimentaron más intensamente durante la época de lluvias, pero sin existir diferencias significativas para estas especies en los promedios mensuales ($P's > 0.25$), ni los promedios por época (Tabla 6.13) del índice de repleción.

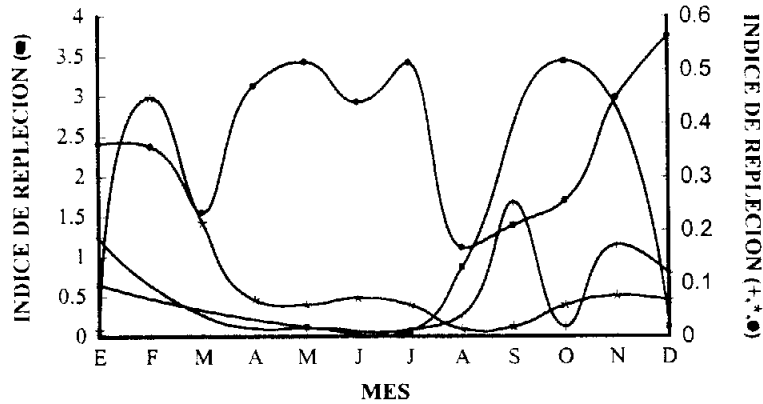


Figura 6.4. Comportamiento de los promedios mensuales del índice de repleción de *Bairdiella chrysoura* (●), *Bairdiella ronchus* (+), *Micropogonias undulatus* (*) y *Cynoscion arenarius* (■).

Tabla 6.13. Promedios del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción durante las épocas de lluvias y secas, de las cuatro especies de esciéndidos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Índice de amplitud de nicho trófico					Índice de repleción				
	Promedios		Pruebas de significación			Promedios		Pruebas de significación		
	Lluvias	Secas	Prueba	g.l.	P	Lluvias	Secas	Prueba	g.l.	P
<i>B. chrysoura</i>	0.432	0.511	F=1.211	1/130	0.273	0.319	0.411	F=1.699	1/130	0.195
<i>B. ronchus</i>	0.297	0.133	H=1.269	1	0.260	0.851	0.657	F=0.181	1/29	0.674
<i>M. undulatus</i>	0.291	0.567	F=6.598	1/61	0.013	0.257	0.518	H=3.868	1	0.049
<i>C. arenarius</i>	0.218	0.257	F=0.042	1/9	0.843	2.453	0.438	F=1.009	1/9	0.341

VARIABILIDAD ESPACIAL

Espacialmente, *B. chrysoura* mostró cambios importantes en la dieta entre hábitat, consumiendo preferentemente invertebrados menores, peces y detritus en las localidades que no presentaron vegetación sumergida, mientras que en las localidades que presentaron densos lechos de vegetación consumió más crustáceos (exceptuando los peracáridos; Tabla 6.14). De acuerdo al análisis de discriminantes estas diferencias fueron significativas ($\lambda=0.824$; $P=0.048$; c.c.c.=65.2%), siendo los ítem tróficos más importantes en la separación, el detritus inorgánico (0.409), los copépodos (0.400) y peracáridos (isópodos: 0.330 y anfípodos: 0.324).

La tendencia a consumir más invertebrados menores, peces y detritus en las localidades sin vegetación y más crustáceos en aquellas con vegetación (Tabla 6.14), también la presentaron, aunque sin diferencias significativas, *B. ronchus* ($\lambda=0.688$; $P=0.313$) y *M. undulatus* ($\lambda=0.812$; $P=0.668$).

Tabla 6.14. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales en zonas sin y con vegetación sumergida de las cuatro especies de esciéndidos.

Grupos Tróficos	<i>B. chrysourea</i>		<i>B. ronchus</i>		<i>M. undulatus</i>		<i>C. arenarius</i>	
	Sin pastos	Con pastos	Sin pastos	Con pastos	Sin pastos	Con pastos	Sin pastos	Con pastos
	n=59	n=73	n=18	n=13	n=46	n=17	n=9	n=2
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
Invertebrados menores	6.61	0.21	1.67	0.00	2.39	0.00	0.00	0.00
Nematoda	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00
Chaetognatha	6.61	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Polychaeta	0.00	0.00	1.67	0.00	2.28	0.00	0.00	0.00
Crustacea	33.54	59.27	27.79	48.46	51.48	82.77	41.11	0.00
Ostracoda	0.00	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Copepoda	19.00	44.56	0.00	0.00	0.07	0.12	0.00	0.00
Peracarida	6.65	3.15	0.00	10.00	37.28	76.47	10.00	0.00
Tanaidacea	0.00	0.14	0.00	10.00	35.54	70.29	0.00	0.00
Isopoda	0.46	0.14	0.00	0.00	0.00	2.06	0.00	0.00
Amphipoda	5.09	1.77	0.00	0.00	1.63	4.12	0.00	0.00
Mysidacea	1.10	1.10	0.00	0.00	0.11	0.00	10.00	0.00
Decapoda	7.89	11.42	27.79	38.46	14.13	6.18	31.11	0.00
Panaeidea y Caridea	3.78	6.69	16.67	10.77	9.35	0.00	22.22	0.00
Brachyura	1.19	0.44	5.56	27.69	0.87	0.00	0.00	0.00
Restos no identificados	2.92	4.29	5.56	0.00	3.91	6.18	8.89	0.00
Osteichthyes	15.25	10.15	38.00	35.38	16.57	0.29	42.78	0.00
Gobiidae y Ariidae	0.00	0.00	2.78	8.46	0.00	0.00	10.56	0.00
Restos no identificados	15.25	10.15	35.22	26.92	16.57	0.29	32.22	0.00
Detritus	44.61	30.39	32.55	16.15	29.57	16.94	16.11	100.00
Restos vegetales	0.59	0.07	0.33	0.40	0.76	0.00	0.00	0.00
Detritus orgánico	42.07	30.32	32.22	16.15	25.22	14.88	16.11	100.00
Detritus inorgánico	1.95	0.00	0.00	0.00	3.59	2.06	0.00	0.00
Total de ítems consumidos	12	13	7	8	9	14	5	3

En general, *C. arenarius* consumió más animales (crustáceos y peces) en las localidades sin pastos, mientras que en las zonas con pastos consumió exclusivamente detritus, siendo la única especie en la cual este grupo trófico fue más importante en este hábitat (Tabla 6.14), aunque no presentó diferencias significativas entre la dietas de ambos tipo de hábitat ($\lambda=0.815$; $P=0.932$).

La amplitud de nicho trófico de *B. chrysourea* mostró diferencias significativas entre localidades ($F=2.527$; $g.l.=7/124$; $P=0.018$), aunque sin ningún patrón aparente relacionado con la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca (Figura 6.5). Entre las zonas con y sin vegetación sumergida las diferencias fueron sólo a un nivel de $P<0.1$ (Tabla 6.15), y similar patrón presentó *C. arenarius*, pero sin mostrar diferencias significativas entre localidades ($F=2.254$; $g.l.=6/4$; $P=0.226$), ni entre zonas con y sin vegetación (Tabla 6.15).

Por el contrario, *M. undulatus* y *B. ronchus* presentaron mayor amplitud en las zonas con vegetación, pero sin mostrar diferencias significativas entre localidades (*M. undulatus*: $H=8.080$; $g.l.=8$; $P=0.426$; *B. ronchus*: $F=1.403$; $g.l.=7/23$; $P=0.252$), ni entre ambos tipos de zonas (Tabla 6.15), y la amplitud de estas especies tampoco mostró una relación aparente con la distancia a la que se encuentran las localidades (Figura 6.5).

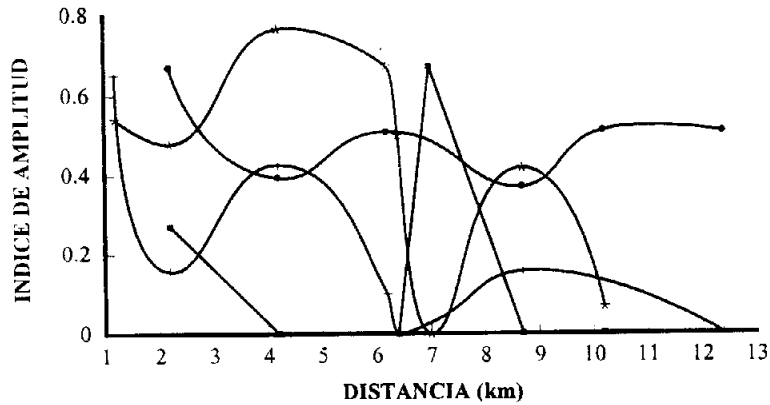


Figura 6.5. Comportamiento de los promedios de la amplitud de nicho trófico de *Bairdiella chrysoura* (●), *Bairdiella ronchus* (+), *Micropogonias undulatus* (*) y *Cynoscion arenarius* (■), de acuerdo a la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca.

En cada una de las cuatro especies de esciéndidos en la laguna de Pueblo Viejo, el comportamiento de la intensidad de la alimentación siguió el mismo patrón al mostrado por la amplitud de nicho trófico, incluyendo la carencia de relación aparente con la distancia (Figura 6.6). Así, *B. chrysoura* y *C. arenarius* mostraron un promedio de índice de repleción mayor en las zonas sin pastos, aunque para estas especies no hubo diferencias significativas entre localidades (*B. chrysoura*: $F=0.710$; $g.l.=7/124$; $P=0.663$; *C. arenarius*: $H=5.485$; $g.l.=6$; $P=0.483$), ni entre los dos tipos de ambientes (Tabla 6.15).

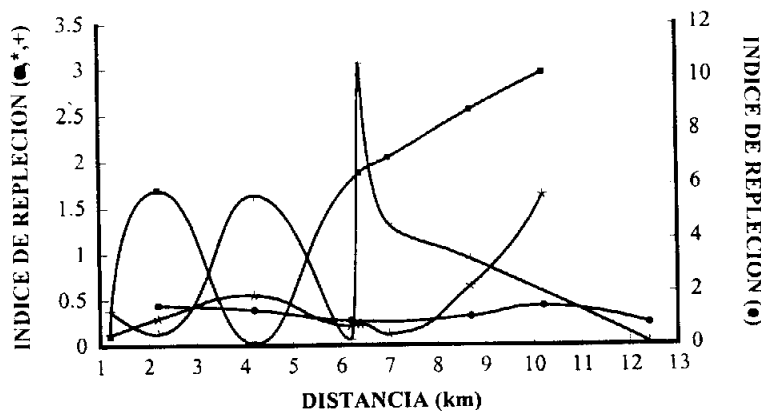


Figura 6.6. Comportamiento de los promedios del índice de repleción de *Bairdiella chrysoura* (●), *Bairdiella ronchus* (+), *Micropogonias undulatus* (*) y *Cynoscion arenarius* (■), de acuerdo a la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca.

El promedio de índice de repleción para *M. undulatus*, mostró diferencias significativas entre localidades ($F=2.537$; $g.l.=8/54$; $P=0.020$), pero entre zonas con y sin vegetación mostró

diferencias sólo a $P < 0.1$ (Tabla 6.15). Un patrón similar presentó *B. ronchus*, pero sin mostrar diferencias significativas entre localidades ($F=1.844$; g.l.=7/23; $P=0.127$), ni entre los dos tipos de ambiente (Tabla 6.15).

Tabla 6.15. Promedios del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción en zonas sin y con vegetación sumergida, de las cuatro especies de esciéndidos. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Índice de amplitud de nicho trófico					Índice de repleción				
	Promedios		Pruebas de significación			Promedios		Pruebas de significación		
	Sin pastos	Con pastos	Prueba	g.l.	P	Sin pastos	Con pastos	Prueba	g.l.	P
<i>B. chrysourea</i>	0.548	0.417	F=3.374	1/130	0.069	0.375	0.365	F=0.018	1/130	0.894
<i>B. ronchus</i>	0.181	0.269	F=0.575	1/29	0.454	0.444	1.191	F=2.847	1/29	0.102
<i>M. undulatus</i>	0.434	0.521	F=0.495	1/61	0.484	0.339	0.619	F=3.046	1/61	0.086
<i>C. arenarius</i>	0.288	0.000	H=7.903	6	0.245	1.715	0.735	F=0.131	1/9	0.726

DISCUSION

Dieta General

De los esciéndidos cuya biología trófica fue analizada, la especie con menor talla promedio fue *B. chrysourea*, mientras que *B. ronchus* presentó el mayor valor. Tanto *M. undulatus* como *C. arenarius* presentaron tallas promedio intermedias, aunque esta última especie fue la que mostró un mayor intervalo de longitud (200 mm), sobreponiéndose sus longitudes ampliamente con las de las otras tres especies (Tabla 6.1). Así, las tallas promedio de los miembros de la familia Sciaenidae analizados, difirieron significativamente entre sí, excepto *C. arenarius* que fue la única que no mostró diferencias significativas con ninguna de las otras especies.

Con relación a la anatomía trófica, las cuatro especies de esciéndidos mostraron características típicas de depredador carnívoro (Figura 6.1), correspondiendo su dentición y la forma del estomago, con la de los peces con este tipo de hábito (Lagler *et al.*, 1977; Jobling, 1995). La longitud del intestino, la cual en todos los casos fue menor a la longitud patrón del pez, corresponde también a la del hábito carnívoro (Nilkosky, 1963; Jobling, 1995; Moyle & Cech, 1996).

Asimismo, la anatomía trófica mostró un gradiente, estando en uno de sus extremos *M. undulatus* que fue la especie que presentó la boca y dientes más pequeños (Figura 6.1), y los promedios de longitud relativa del intestino y número de ciegos pilóricos mayores, mientras que en el otro extremo de este gradiente *C. arenarius* presentó la boca y dentición más grandes, y los promedios de longitud intestinal relativa y número de ciegos pilóricos menores. En todas las estructuras anatómicas analizadas las especies del género *Bairdiella* guardaron una posición intermedia. Tanto en la longitud del intestino, como en el número de ciegos pilóricos existieron diferencias significativas, las cuales fueron debidas principalmente a diferencias entre la especie que presentó los promedios mayores y la que presentó el promedio más bajo (Tabla 6.2), mientras que los valores promedio de ambas estructuras no difirieron entre las especies del mismo género (*Bairdiella*).

El gradiente en la morfología trófica mostrado por las cuatro especies de esciéndidos en la laguna de Pueblo Viejo, también fue encontrado por Chao y Musick (1977), quienes estudiaron siete especies de la misma familia en el estuario del Río York en Virginia, EE.UU., entre las cuales

dos fueron comunes (*B. chrysooura* y *M. undulatus*) y una más corresponde a uno de los géneros que se abordaron en el presente estudio (*Cynoscion regalis*; Tabla 6.2). Al igual como sucedió en la laguna de Pueblo Viejo, en el gradiente encontrado por estos autores hubo diferencias significativas entre la longitud relativa del intestino de *M. undulatus* y las de *B. chrysooura* y de la especie del género *Cynoscion* ($t's > 6$; $P's < 0.001$).

Con relación a los objetivos del presente estudio y particularizando con los datos que se tienen de la longitud relativa de intestino de esciéndidos en diferentes latitudes, el análisis comparativo de estos datos, aportó dos observaciones particularmente importantes.

La primera, es que tanto la longitud intestinal que presentaron *B. chrysooura*, como *M. undulatus* en Pueblo Viejo (latitud $\sim 22^\circ\text{N}$), fueron significativamente menores ($t's > 3$; $P's < 0.004$) a las correspondientes que estas especies presentaron en el estuario del Río York ($\sim 38^\circ\text{N}$), pero por el contrario la longitud intestinal que *B. ronchus* presentó en Pueblo Viejo, fue ligeramente mayor, aunque sin diferencias significativas ($P > 0.6$) de la que esta especie mostró en la laguna de Tampamachoco en Veracruz ($\sim 21^\circ\text{N}$; Castillo-Rivera *et al.*, 1988). Esto último de alguna manera confirma la constancia de esta estructura en especies del mismo género, cuando se consideran distancias relativamente cortas (como la que existe entre las lagunas de Pueblo Viejo y Tampamachoco, ambos sistemas en el estado de Veracruz interconectados entre sí por el canal del Chijol y solamente separados por aproximadamente 200 km), ya que tampoco hubo diferencias significativas entre la longitud intestinal entre *B. chrysooura* de Pueblo Viejo y *B. ronchus* de Tampamachoco, ni entre estas especies en la laguna de Pueblo Viejo. Estos resultados señalan posibles cambios en la morfología trófica, los cuales llegan a ser significativos cuando se consideran grandes extensiones geográficas.

La segunda observación importante, es que considerando los datos de *B. chrysooura*, *B. ronchus* y *M. undulatus* (Tabla 6.2), se detecta una relación directa entre la longitud relativa del intestino de cada especie y la latitud a la que se encuentra cada localidad de muestreo, siendo mayor esta longitud cuando se incrementa la latitud y viceversa, lo que también se observó para *L. rhomboides*. Cabe mencionar que una situación similar presentan *B. chrysooura* y *M. undulatus*, con respecto al número de ciegos pilóricos.

Desde que Hutchinson (1959) planteó que secuencias de especies potencialmente competidoras presentaban proporciones en longitud aproximadas a 1.3, muchos estudios han confirmado esta observación, particularmente aquellos enfocados a estructuras alimenticias, en los cuales se ha encontrado que las proporciones entre especies adyacentes varían entre 1.13 y 1.50 (Begon *et al.*, 1996). En este sentido, en el presente estudio, las longitudes intestinales entre especies adyacentes (por talla), presentaron proporciones entre 1.13 y 1.36, y estas proporciones se relacionan con el concepto de diferenciación morfológica entre especies, lo que podría permitir una atenuación de la competencia, facilitando su coexistencia.

Con relación al análisis de los contenidos estomacales y considerando el comportamiento en forma de asíntota de los grupos tróficos consumidos con respecto al porcentaje acumulado de individuos (Figura 6.2), se puede considerar que con el número de estómagos analizados para *B. chrysooura*, la determinación de sus hábitos de alimento en la laguna de Pueblo Viejo, puede representar fielmente la dieta de esta especie. Esta observación se ve apoyada por el hecho de que la dieta de *B. chrysooura* en la laguna de Pueblo Viejo, se basó principalmente en detritus, copépodos, peces y decápodos (Tabla 6.3), la cual es bastante similar a las dietas que se han reportado para esta especie, en sistemas estuarinos templados-fríos de Carolina del Norte (Matlock & García, 1983) y Carolina del Sur, EE.UU. (Kleypas & Dean, 1983), en templado-cálidos de Texas (Diener *et al.*, 1974; Matlock & García, 1983) y Florida, EE.UU. (Springer & Woodburn, 1960; Odum & Heald, 1972; Carr & Adams, 1973; Kinch, 1979) y en sistemas

tropicales, como en la laguna de Tampamachoco, Veracruz (López-López *et al.*, 1991) y lagunas costeras del sudeste de México (Chavance *et al.*, 1984; Vega-Cendejas *et al.*, 1994). Con respecto a las dietas determinadas en estos estudios, en general se puede considerar que existieron sólo dos diferencias. La primera, es que en todos el detritus tuvo una importancia menor de la que representó en la laguna de Pueblo Viejo, debido probablemente a que esta laguna presenta una comunicación restringida con el mar, lo que permite una mayor dominancia del componente dulceacuícola, el cual tiende a aportar grandes cantidades de materia orgánica al sistema, permitiendo que el detritus se convierta en un recurso de gran disponibilidad. La segunda diferencia, es que en muchos de estos estudios los copépodos tuvieron una importancia menor que la que presentaron en el sistema estudiado, siendo los crustáceos de tamaño medio como los peracáridos los que fueron consumidos como fuente alternativa. En muchos de estos casos, la talla de los ejemplares analizados incluía pocos individuos pequeños (<40 mm), siendo este tipo de individuos los que consumieron más copépodos en la laguna de Pueblo Viejo (Tabla 6.9). De hecho, estudios sobre la dieta de larvas de esta especie, indican que los copépodos son una fuente importante de alimento en los primeros estadios ontogénicos de desarrollo (Ocaña-Luna & Sánchez-Ramírez, 1999).

Debido a que los grupos tróficos consumidos con respecto al porcentaje acumulado de individuos de la especie *M. undulatus* también presentó una forma de asíntota (Figura 6.2), se puede considerar que con el número de estómagos analizados en la laguna de Pueblo Viejo, es posible tener representada fielmente su dieta. Así, esta especie en el sistema estudiado, se alimentó principalmente de peracáridos, detritus, peces y decápodos, representando esto un hábito de alimento muy similar a los reportados en sistemas estuarinos templado-cálidos de Texas (Diener *et al.*, 1974; Matlock & García, 1983) Louisiana (Day *et al.*, 1973, Weaver & Holloway, 1974) y Florida (Sheridan, 1979; Kobylinski & Sheridan, 1979), así como a los reportados para la plataforma continental del norte del Golfo de México (Overstreet & Heard, 1978; Sheridan *et al.*, 1984). La única diferencia entre la dieta determinada en la laguna de Pueblo Viejo, con respecto a aquellas determinadas para ambientes templados-cálidos, es que en estos últimos, los poliquetos revistieron de mayor importancia, mientras que para el área de estudio este grupo trófico estuvo restringido sólo a los organismos de mayor talla (Tabla 6.9).

Aunque el número de contenidos estomacales revisados para *B. ronchus* no fue muy grande ($n=31$), el comportamiento asíntótico de los grupos tróficos consumidos con respecto al porcentaje acumulado de individuos (Figura 6.2), indica que el número de estómagos analizados de estos organismos en la laguna de Pueblo Viejo, puede derivar en una buena aproximación de los hábitos de alimento de esta especie. De hecho, en esta laguna *B. ronchus* se alimentó principalmente de peces, decápodos y detritus, los cuales representan los grupos tróficos más importantes determinados para la dieta de esta especie, en otros sistemas tropicales que cubren una amplia extensión geográfica, desde Brasil (Vendel & De Tarso, 1998), Cuba (García & Nieto, 1978), hasta la laguna de Tampamachoco en Veracruz (Castillo-Rivera *et al.*, 1988; López-López *et al.*, 1991). Los resultados del presente estudio, sólo difirieron ligeramente con respecto a los obtenidos en estos otros estudios, a nivel de las fuentes secundarias de alimento. Así, los poliquetos tuvieron mayor importancia para los ejemplares analizados en Brasil y Cuba (>6 %), que en la de los ejemplares de las lagunas mexicanas (<2%). También los copépodos fueron un grupo trófico registrado en las dietas de los ejemplares de Brasil y Cuba, mientras que en el presente estudio, este grupo estuvo ausente, probablemente por que estos crustáceos pequeños son ingeridos principalmente por individuos pequeños y en Pueblo Viejo el ejemplar de *B. ronchus* con menor talla fue de 96 mm (Tabla 6.1).

El comportamiento casi lineal de los grupos tróficos consumidos con respecto al porcentaje acumulado de individuos de *C. arenarius* (Figura 6.2), indican que podría ser necesario un mayor número de observaciones para determinar más puntualmente la dieta de esta especie. A pesar de esto, sus hábitos de alimento en la laguna de Pueblo Viejo, los cuales se basaron principalmente en el consumo de peces, detritus y decápodos (Tabla 6.3), son muy similares a los determinados en sistemas estuarinos de Texas (Diener *et al.*, 1974; Moffett *et al.*, 1979; Matlock & García, 1983), y exceptuado por el bajo consumo de detritus, muy similares a los reportados para organismos de esta especie en plataforma continental del Sur (Tapia-García *et al.*, 1988) y Norte del Golfo de México (Sheridan *et al.*, 1984). En todo caso, para este esciénido se siguieron todos los análisis paralelamente al de las otras tres especies, con el fin de aportar información que pueda complementar estudios posteriores.

En la laguna de Pueblo Viejo, cualitativamente las especies de esciénidos mostraron una condición típica de verdaderos depredadores (Begon *et al.*, 1996) con carácter de consumidores de tercer orden, basándose la alimentación de las cuatro especies en detritus, peces y crustáceos (decápodos, peracáridos y copépodos; Tabla 6.3), lo cual corresponde con la morfología trófica discutida. El carácter de consumidores de tercer orden, así como la característica de penetrar a sistemas estuarinos principalmente a alimentarse, han sido reportados en estudios previos para *B. chrysourea* (Chao & Musick, 1977; Kinch, 1979; Kleypas & Dean, 1983; Chavance *et al.*, 1984; Vega-Cendejas *et al.*, 1994), *M. undulatus* (Chao & Musick, 1977), *B. ronchus* (Vendel & de Tarso, 1998) y *C. arenarius* (Tapia-García *et al.*, 1988).

A pesar de las similitudes cualitativas de las dietas, como ya se indicó las especies mostraron preferencias por algún grupo trófico en particular, las cuales obedecen al tamaño de la presa. Así, *B. chrysourea* tuvo como una fuente importante de alimento (>36%) los invertebrados pequeños (copépodos e invertebrados menores), mientras que para *M. undulatus* la fuente de alimento más importante (~48%) fueron los invertebrados de tamaño medio (peracáridos). Para *B. ronchus* y *C. arenarius*, la principal elección de alimento estuvo constituida por presas de tamaño grande, como invertebrados decápodos (>25%) y peces (>35%). Una segunda fuente de alimento para las cuatro especies la constituyó el detritus orgánico (a pesar de que sus anatomías tróficas son las típicas de carnívoro), lo cual es una característica común en peces estuarinos señalada en muchos estudios, desde las observaciones hechas por Darnell (1961) en el Lago Pontchartrain, Louisiana, EE.UU.

Estas preferencias alimenticias y por consecuencia las diferencias en las dietas de las especies (Tabla 6.4), guardan relación con la talla promedio y la morfología alimentaria que las especies presentaron. Con relación a la longitud del intestino y el número de ciegos pilóricos, se han señalado dos hechos importantes para las especies carnívoras, uno relacionado con el tipo de presa y otro con el tamaño de la misma. Con respecto al tipo de alimento, las especies carnívoras que consumen principalmente peces tienden a presentar longitudes intestinales más pequeñas, que aquellas que consumen tanto peces como invertebrados (Jobling, 1995), lo cual fue el caso de *C. arenarius*, que presentó el intestino más corto y un alto consumo de peces. En relación con el tamaño de la presa, se ha observado que las especies que consumen presas de tamaño grande, tienden a presentar intestino más corto y menor número de ciegos pilóricos, que el de las especies cuyas presas consumidas tienden a ser más pequeñas (Chao & Musick, 1977; Moyle & Cech, 1996), lo que representaría el caso de *M. undulatus*, que presentó el intestino más largo y el mayor consumo de peracáridos.

Las especies del mismo género *B. chrysourea* y *B. ronchus*, no mostraron diferencias significativas entre sí en las estructuras anatómicas (ocupando siempre ambas una posición intermedia, Tabla 6.2), pero sus tallas sí mostraron diferencias significativas, siendo las especies

más alejadas (Tabla 6.1). Así, *B. chrysourea* con la menor talla promedio, presenta una menor capacidad en cuanto a la extensión de la abertura bucal, estando limitada a consumir presas cuyo tamaño es pequeño. Por el contrario, *B. ronchus* con la mayor talla promedio y en consecuencia con mayor capacidad de abertura bucal, tendió a consumir presas de tamaño grande. De hecho el análisis de discriminantes indicó diferencias significativas entre las dietas de estas dos especies ($P < 0.004$), con los copépodos y los peces, como los grupos tróficos que más contribuyeron en la separación de sus dietas. Debido a la coexistencia de estas especies y a su similitud morfológica, se esperaría una intensa competencia entre ellas, pero este proceso podría verse fuertemente atenuado en la laguna de Pueblo Viejo, por una segregación de tallas de los individuos entre ambas especies.

Las diferencias significativas entre las dietas de *M. undulatus* y *B. chrysourea* ($P < 0.001$, determinadas por el mayor consumo de peracáridos -organismos de tamaño medio- por la primera especie y copépodos por la segunda) y entre *M. undulatus* y *B. ronchus* ($P < 0.02$, determinadas por el mayor consumo de invertebrados medianos -peracáridos- por parte de *M. undulatus*), se relacionan también con las diferencias en talla y en las estructuras anatómicas analizadas, que se dieron entre estas especies.

Por último, *C. arenarius* fue la única especie cuya talla promedio y dieta, no mostraron diferencias significativas con respecto a aquellas de las otras especies. En este sentido, los individuos pequeños de esta especie podrían estar compitiendo por alimento fuertemente con los individuos de *B. chrysourea*, mientras que los grandes lo harían con las otras dos especies. Las bajas abundancias que en la laguna de Pueblo Viejo mostró *C. arenarius*, podrían estar relacionadas con una plausible exclusión competitiva.

En algunos estudios se ha considerado al número de espinas branquiales como una característica anatómica que puede tener influencia en las diferencias de dietas entre especies, pero en el presente caso se puede considerar que esta característica podría tener poca influencia en la separación de las dietas de los esciénidos, pues el número de espinas branquiales se sobrepone ampliamente en las cuatro especies (Chao, 1978a; Chao, 1978b).

Estudios que abordan la anatomía general (Chao, 1978a) y en particular la morfología branquial (Aguilera, 1987) de la familia Sciaenidae, ubican a las especies del género *Micropogonias* y *Bairdiella* en grupos diferentes, lo cual se podría ver reflejado en el presente estudio en el hecho que de acuerdo a los valores de la Lambda de Wilks (Tabla 6.4), las mayores diferencias dietéticas se dieron entre *M. undulatus* y las especies del género *Bairdiella*.

En general, la amplitud de nicho trófico estuvo fuertemente determinada por el número de grupos tróficos que cada una de las especies consumió. Así, *B. chrysourea* y *M. undulatus* fueron las especies que más grupos tuvieron representados en sus dietas (Tabla 6.3), y mostraron una amplitud de nicho trófico significativamente mayor a la de *B. ronchus*, que consumió casi la mitad de grupos tróficos de los que consumieron estas especies. La amplitud de *C. arenarius* no mostró diferencias significativas con ninguna de las otras especies, lo que también se relaciona con el hecho de que su talla tampoco difirió de la de éstas. Por otro lado, no se encontró ninguna relación entre la amplitud y sus características morfológicas.

Con respecto a la intensidad de la alimentación, aunque el índice de repleción no mostró diferencias significativas, el orden de magnitud de este valor entre especies guardó una relación inversa con el orden de abundancia de las mismas (Tabla 6.1), es decir, a medida que las especies fueron más abundantes, menor fue su valor correspondiente del índice de repleción y viceversa. Esto podría ser indicativo de que las especies menos abundantes (*B. ronchus* y *C. arenarius*) en la laguna de Pueblo Viejo, usan este sistema estrictamente o prioritariamente para alimentarse, lo que derivaría en estómagos regularmente llenos y en consecuencia presentado valores altos de

repleción. Por otro lado, especies que además de alimentarse desarrollan otras partes de su ciclo vital (v.g. reproducción, desarrollo, protección) dentro del sistema, no siempre presentarían estómagos llenos, atenuando esto su índice de repleción.

Variabilidad sexual

En general, la talla, longitud relativa del intestino y el número de ciegos pilóricos, no mostraron diferencias significativas entre sexos en las especies de esciénidos analizadas, exceptuando el caso de *B. ronchus*, en el cual las hembras fueron significativamente más grandes que los machos y en *B. chrysourea* en la cual los machos presentaron un valor promedio de ciegos pilóricos significativamente mayor al de las hembras.

En relación con las dietas de cada sexo, sólo hubo ligeras diferencias en el consumo de invertebrados crustáceos, peces y detritus entre machos y hembras de las cuatro especies, siendo el caso extremo *B. ronchus*, que en aparentemente tuvo diferencias más conspicuas (Tabla 6.5), las cuales se pueden deber por un lado, a que esta especie fue la única que presentó diferencias entre sexos en su talla y número de ciegos pilóricos, y por otro lado a la fuerte asimetría en el número de individuos analizados (sólo dos machos). En todo caso, de acuerdo al análisis multivariado, las diferencias de dietas entre machos y hembras no tuvieron carácter significativo en las cuatro especies (λ 's>0.4; P's>0.4).

En peces, las diferencias de dietas entre sexos no parecen ser un hecho común, y para el caso particular de los esciénidos de la laguna de Pueblo Viejo, la carencia de diferencias se pueden deber a dos causas específicas. La primera es la similitud de las tallas y estructuras morfológicas relacionadas con la alimentación, que presentaron ambos sexos, y la segunda se puede relacionar con el hecho de que los machos y hembras de estas especies, no presenten patrón alguno de segregación espacio-temporal, lo que derivaría en que los individuos de cada sexo coexistan en las mismas localidades durante los mismos períodos, teniendo acceso a los mismos recursos tróficos del sistema. Estas mismas razones podrían explicar porque los machos y hembras de estas especies, no presentan diferencias significativas en la amplitud trófica (P's>0.3), ni en la intensidad de alimentación (P's>0.4; Tabla 6.6).

Variabilidad ontogénica

En relación con la morfología trófica, la especie *B. chrysourea* no mostró cambios ontogénicos significativos en la longitud relativa del intestino ni en el número de ciegos pilóricos, representado esto una constancia en las estructuras morfológicas analizadas, a medida que los peces crecen. En los casos de *B. ronchus*, *M. undulatus* y *C. arenarius*, la longitud del intestino mostró una tendencia a presentar los valores más bajos en los peces de talla pequeña y los más altos en peces de talla mayor, aunque existieron diferencias significativas sólo para las dos últimas especies (Tabla 6.7). En relación con el número de ciegos pilóricos, *M. undulatus* presentó un patrón similar al anterior, con promedios más bajos en los individuos pequeños y más altos los individuos grandes, existiendo diferencias significativas entre los promedios de las tallas. El número de ciegos no varió significativamente en *C. arenarius* y aunque para *B. ronchus* si hubo diferencias, el comportamiento de los promedios no presentó un patrón conciso con respecto a la talla (Tabla 6.8).

De acuerdo con la dieta de las cuatro especies de esciénidos, se pudo observar que en general y salvo raras excepciones, los cambios en el comportamiento trófico se relacionaron con un cambio en la importancia de los diferentes ítems consumidos, fundamentalmente debido al tamaño de la presa. Así, a medida que los peces aumentan de tamaño, también aumenta la capacidad de abertura bucal, adquiriendo la capacidad para consumir presas de mayor tamaño, presentándose

una progresión en el consumo de copépodos, peracáridos, decápodos y peces, además de que se observó un aumento progresivo en el consumo de detritus a medida que los peces crecieron (Tabla 6.9).

Los cambios progresivos en la dieta de *B. chrysourea* se aprecian en la correlación significativa inversa de la longitud con los copépodos y directa con los restos de peces y detritus orgánico (estos tres grupos tróficos representaron más del 80% de importancia en su dieta total, Tabla 6.3). Sin embargo, los análisis de discriminantes indicaron que no existen diferencias significativas en las dietas entre los grupos de talla, lo cual se puede deber por un lado, a que esta especie fue la única en no mostrar diferencias ontogénicas significativas de las dos estructuras anatómicas analizadas (Tablas 6.7 y 6.8), contribuyendo esto a que no existan cambios bruscos en la dieta de un grupo de talla a otro. Por otro lado, los cambios en la dieta de esta especie fueron de carácter progresivo, lo que explica la carencia de cambios bruscos de un grupo a otro, señalados por el análisis de discriminantes.

Los cambios progresivos en la dieta de *B. chrysourea* en la laguna de Pueblo Viejo, también han sido observados en aguas templado-cálidas de Louisiana (Darnell, 1958) y Florida (Springer & Woodburn, 1960; Odum & Heald, 1972; Carr & Adams, 1973; Kinch, 1979), y tropicales de México (Chavance *et al.*, 1984), y al igual que como se sugiere en el presente estudio, estos cambios se han relacionado con el aumento en la capacidad de abertura bucal (Kinch, 1979).

Los individuos de menor talla de *B. ronchus* consumieron más poliquetos y tanaidáceos, los cuales fueron substituidos por decápodos y peces en la tallas intermedias y por el detritus en las tallas mayores (Tabla 6.9), siendo este patrón ontogénico muy similar al detectado para esta especie a tallas similares, en sistemas estuarinos de Veracruz (López-López *et al.*, 1991) y de Brasil (Vendel & De Tarso, 1998). A pesar de esto, la dieta de esta especie a lo largo de sus diferentes tallas parece mantenerse constante, dado que no fueron detectadas diferencias significativas entre grupos de talla por el análisis de discriminantes y que tampoco existieron correlaciones significativas de ningún grupo trófico con la longitud patrón.

Debido a que *C. arenarius* tampoco mostró diferencias significativas entre las dietas de los dos grupos de talla, ni correlación significativa entre la longitud patrón y los ítems consumidos, se puede considerar que esta especie mantiene una constancia en la dieta a medida que los peces crecen, basada en detritus, peces y decápodos (Tabla 6.9). A pesar de esto, se pudo observar que los individuos de mayor talla de esta especie, consumieron más presas grandes como decápodos y peces, mientras que los individuos de menor talla, tendieron a consumir más crustáceos pequeños como peracáridos. De hecho se ha encontrado que las larvas de *C. arenarius* basan su dieta en el consumo de copépodos (Flores-Coto *et al.*, 1998), y su patrón ontogénico en la laguna de Pueblo Viejo, es similar al reportado en otros estudios (Moffett *et al.*, 1979; Sheridan & Trimm, 1983; Sheridan *et al.*, 1984; Tapia-García *et al.*, 1988).

En el caso de *M. undulatus*, los individuos relativamente pequeños presentes en la laguna de Pueblo Viejo, tendieron a consumir presas más pequeñas como tanaidáceos, anfípodos y restos de decápodos (fragmentos de decápodos de tamaño menor al de un organismo completo), descendiendo su importancia progresiva y significativamente conforme los peces aumentaron de tamaño. En este sentido, se ha encontrado que las larvas y juveniles de esta especie, se alimentan principalmente de copépodos, anfípodos y otros crustáceos pequeños (Govoni *et al.*, 1986; Ocaña-Luna & Sánchez-Ramírez, 1999). Por el contrario, el consumo de presas de mayor tamaño como los peneideos y carideos (decápodos no fragmentados) y peces tendieron a aumentar conforme los individuos crecieron (Tabla 6.9), aunque los cambios de estos últimos no fueron significativos. Un patrón similar en el consumo de estos grupos tróficos a tallas similares, ha sido señalado en un estuario (Kobylnski & Sheridan, 1979) y en la plataforma continental (Sheridan

et al., 1984) del norte del Golfo de México. Además de estos cambios progresivos en la dieta, los análisis de discriminantes mostraron cambios bruscos en los hábitos de alimento a partir de los 80 mm, ya que la dieta del primer grupo (de 40.00 a 80.00 mm) mostró diferencias significativas ($P's < 0.05$) con las dietas de los restantes tres grupos de talla (> 80.01 mm) y a que las dietas de los individuos más grandes (tallas 2, 3 y 4) no mostraron diferencias significativas entre sí ($P's > 0.05$). Así, los cambios ontogénicos en la dieta de esta especie, se debieron tanto a una sustitución progresiva de ciertos ítem (principalmente de las tallas 2 a la 4), como a cambios bruscos de estos a partir del segundo grupo de talla.

Por último, se pudo observar que en general, las cuatro especies de esciéndidos presentaron poca relación entre los cambios ontogénicos de la anatomía trófica y los cambios en sus hábitos de alimento.

Con relación a la amplitud de nicho trófico, debido a que ésta no mostró diferencias significativas entre los grupos de talla de las especies del género *Bairdiella* (Tabla 6.10), se puede considerar que a lo largo de sus diferentes etapas ontogénicas estas especies no sufren cambios perceptibles en el comportamiento de la diversidad de grupos tróficos consumidos. Aunque en estas especies, la amplitud de nicho trófico no mostró una relación lógica con las estructuras morfológicas analizadas, sí mostró una relación directa con el número de ítem consumidos por cada especie (Tabla 6.9). Esto indica, que el comportamiento de la amplitud entre tallas, estuvo principalmente determinado por el número de grupos tróficos consumidos, y no tanto por la equidad con que estos se consumieron.

Similarmente, los cambios ontogénicos en la amplitud de nicho trófico de *M. undulatus* y *C. arenarius*, tampoco presentaron una relación consistente con sus respectivos cambios en la anatomía trófica, pero por el contrario sí mostraron relación con la talla, dado que los individuos pequeños de estas especies, tendieron a presentar valores de amplitud promedio significativamente más altos ($P's < 0.1$) que los valores de los individuos de tallas grandes (Tabla 6.10). De hecho, para *M. undulatus* existió una correlación inversa significativa entre la amplitud y la longitud de los peces, y la especialización en la dieta de los individuos grandes, también ha sido reportada por Sheridan (1979). Además, la amplitud de esta especie mostró una relación inversa con respecto al número de ítem consumidos en cada talla, lo que indica que a diferencia de las especies del género *Bairdiella*, los cambios de amplitud por talla estuvieron determinados más por la equidad con que se consumieron los recursos tróficos, que por el número que de estos se consumieron.

Considerando los cambios en la intensidad de la alimentación, los individuos más grandes de los cuatro esciéndidos en la laguna de Pueblo Viejo, mostraron los promedios más bajos del índice de repleción, con una tendencia general a que los mayores valores de este índice los presentaran los individuos pequeños (Tabla 6.11). De hecho, para *B. chrysourea* y *M. undulatus*, el índice de repleción fue significativamente diferente entre tallas y también se correlacionó significativamente con la longitud patrón. La mayor intensidad de alimentación en los individuos pequeños de las cuatro especies, se puede relacionar con el hecho de que los organismos de menor tamaño tienden a presentar un metabolismo más alto, en parte debido a un mayor requerimiento energético por el crecimiento y por las demandas de la maduración sexual, lo que deriva en un mayor consumo de recursos tróficos por unidad de peso de los organismos.

Variabilidad estacional

Los esciéndidos de la laguna de Pueblo Viejo, mostraron sólo ligeros cambios en sus hábitos de alimento entre las dos épocas climáticas, sin que se presentaran diferencias significativas en ninguno de los cuatro casos. A pesar de esto, durante la época de lluvias *B. chrysourea*, *B. ronchus*

y *C. arenarius* tendieron a consumir más detritus, el cual se constituyó como uno de los dos recursos tróficos más importantes para las tres especies en este período, mientras que durante la época de secas tendieron a consumir más peces (Tabla 6.12). El mayor consumo de detritus en la época de lluvias, se relaciona con el incremento de la precipitación, que a su vez aumenta el volumen del drenaje de la cuenca del sistema, arrastrando con esto materia orgánica 'alóctona' a la laguna de Pueblo Viejo (Castillo-Rivera *et al.*, 1994), existiendo en consecuencia una mayor disponibilidad de este recurso trófico.

El patrón de consumo estacional de detritus y peces encontrado en la dieta de los esciéndidos de la laguna de Pueblo Viejo, también ha sido observado en otros sistemas para *B. chrysooura* (Kinch, 1979; Chavance *et al.*, 1984), *B. ronchus* (Castillo-Rivera *et al.*, 1988) y *C. arenarius* (Tapia-García *et al.*, 1988).

La especie *M. undulatus* presentó un patrón inverso al anteriormente descrito, pero en este caso tampoco hubo diferencias significativas. En este sentido, Sheridan (1979) tampoco encontró fuertes cambios temporales distintivos en la dieta de esta especie.

En relación con la amplitud de nicho trófico, *B. chrysooura*, *C. arenarius* y *M. undulatus* mostraron una tendencia a presentar valores más altos durante la época de secas (con pulsos máximos en diciembre-enero y marzo-mayo; Figura 6.3), aunque sólo para la última especie las diferencias fueron significativas. El comportamiento de la mayor diversidad de recursos tróficos consumidos durante la época de secas, se puede relacionar con uno de los pulsos de mayor producción en la laguna de Pueblo Viejo en el período de febrero a mayo (Contreras, 1985), ya que muchos estudios han señalado que la riqueza de especies de una comunidad tiende a incrementarse con un ascenso en la productividad (Begon *et al.*, 1996). Así, una mayor producción puede permitir una mayor diversidad de organismos en el sistema y en consecuencia mayor número de presas potenciales para los depredadores. En este sentido, el pulso mayor de *B. ronchus* y los pulsos más pequeños que las otras tres especies mostraron durante la época lluviosa, coinciden con el segundo pulso de producción en el sistema durante julio-octubre (Contreras, 1985).

Asimismo, el comportamiento estacional de la amplitud de nicho trófico de *B. chrysooura* y *M. undulatus*, estuvo principalmente determinado por el número de grupos tróficos consumidos, con los cuales guardó una relación directa (Tabla 6.13), mientras que la amplitud de *B. ronchus* y *C. arenarius* al relacionarse inversamente con el número de grupos tróficos consumidos, se puede considerar que la amplitud de estas especies, estuvo principalmente determinada por la equidad con que se consumieron estos recursos.

En relación con la intensidad de la alimentación, en la laguna de Pueblo Viejo existió una segregación a lo largo del año en el comportamiento de los promedios mensuales del índice de repleción de los cuatro esciéndidos (Figura 6.4), en la cual durante la época de secas la intensidad de alimentación de *B. chrysooura* y *M. undulatus* fue mayo, mientras que *B. ronchus* y *C. arenarius* presentaron el patrón inverso (Tabla 6.13). Aunque a este nivel sólo *M. undulatus* mostró diferencias significativas, los patrones mostrados por estas especies se podrían relacionar con un reparto estacional de la intensidad de la alimentación entre especies, permitiendo esto un uso óptimo de los recursos tróficos en el sistema. En este contexto, las especies del mismo género tenderían a alimentarse más intensamente en épocas diferentes, contribuyendo esto a atenuar posibles efectos de competencia, entre las especies más parecidas y en consecuencia con demanda similar de recursos.

Variabilidad espacial

Espacialmente, *B. chrysoura*, *B. ronchus* y *M. undulatus*, tendieron a consumir más crustáceos en las localidades que presentaron vegetación sumergida (*R. maritima*) y más peces y detritus en las localidades sin esta vegetación (Tabla 6.14), aunque existieron diferencias significativas sólo para la primera especie. Este patrón se relaciona con la abundancia de las poblaciones de crustáceos, la cual tiende a ser mayor en las zonas con vegetación sumergida (Heck & Orth, 1980), por lo que este hábitat mantiene una gran disponibilidad de estos organismos como recursos tróficos para los depredadores. En este mismo sentido, en las zonas sin vegetación las poblaciones de crustáceos tenderían a ser bajas, por lo que el detritus los substituiría como fuente de alimento. El mayor consumo de peces en zonas sin vegetación, se puede deber a que estos organismos utilizan como área de protección las zonas con vegetación sumergida, por lo que en los ambientes sin esta cobertura presentan una mayor vulnerabilidad a ser depredados.

En general, *C. arenarius* presentó un patrón inverso al previamente descrito, pero estos resultados podrían estar sesgados, por el bajo número de individuos analizados y porque además existió una fuerte segregación de organismos (más del 80%) hacia las zonas sin vegetación. En todo caso, esta especie tampoco mostró diferencias significativas entre las dietas de las dos zonas, lo que implica una constancia espacial en sus hábitos de alimento, hecho que ya ha sido señalado previamente por Sheridan y Trimm (1983).

Espacialmente, ni la amplitud de nicho trófico, ni el índice de repleción de las cuatro especies mostraron una relación consistente con la distancia a la que se encuentra cada una de las localidades de la boca de la laguna (Figuras 6.5 y 6.6). Aparentemente, *B. chrysoura* y *C. arenarius*, presentaron una mayor diversidad de grupos tróficos y se alimentaron más intensamente en las localidades sin vegetación sumergida, mientras que *M. undulatus* y *B. ronchus*, presentaron mayor diversidad y mayor intensidad de alimentación en las zonas con pastos (Tabla 6.15). En este sentido, las cuatro especies mostraron una relación lógica entre el índice de repleción y el de amplitud, en la cual a mayor intensidad de alimentación (mayor volumen ingerido), existió una consecuente mayor diversidad de grupos tróficos consumidos. Además, los resultados indican que las dos especies más numerosas (*B. chrysoura* y *M. undulatus*), mostraron un segregación en la intensidad de la alimentación entre los dos tipos de hábitat del sistema, lo que puede obedecer a un reparto espacial de los recursos, contribuyendo esto a una atenuación de una posible competencia entre estas especies, y en consecuencia facilitando su coexistencia. Las dos especies menos abundantes (*C. arenarius* y *B. ronchus*), mostraron un comportamiento similar, probablemente con las mismas implicaciones.

FAMILIA BATRACHOIDIDAE RESULTADOS

DIETA GENERAL

Para la especie *Opsanus beta* fueron revisados los contenidos estomacales de 86 individuos, los cuales presentaron una longitud patrón promedio de 92.53 mm, variando sus valores de 12.90 a 190.00 mm, y el peso total varió de 0.06 a 220.87 g, con un promedio de 42.09 g.

En cuanto a la anatomía trófica, la especie mostró una boca grande terminal, cuyas mandíbulas poseen una musculatura muy desarrollada, la cual se inserta sobre una amplia superficie, relacionado con una región cefálica masiva (Figura 7.1a). Presenta una dentición constituida por dientes caninos, estómago alargado, sin ciegos pilóricos y una longitud relativa del intestino

corta, la cual varió de 31.51 a 97.37%, con un promedio de 61.67%. (Figura 7.1b), mientras que el peso relativo del hígado varió de 0.87 a 33.66%, con un promedio de 2.35%.

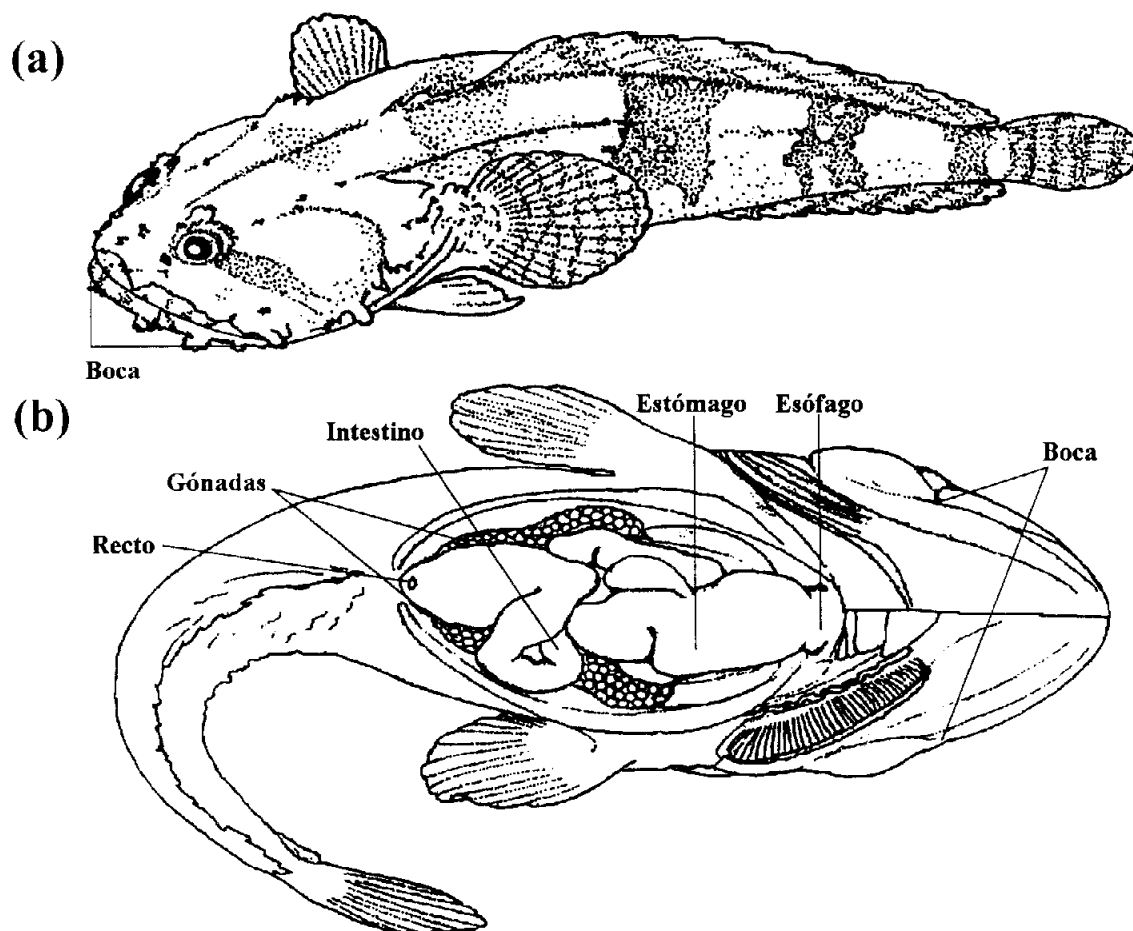


Figura 7.1. Organografía trófica de *Opsanus beta*. (a) Vista lateral. (b) Vista ventral donde se señalan las características relevantes del tracto digestivo.

En relación con la dieta, fueron determinados 18 grupos tróficos (Tabla 7.1) cuyo consumo acumulado con respecto al porcentaje de contenidos estomacales analizados, muestra un comportamiento en forma de asintota (Figura 7.2). La dieta general de *O. beta* se basó principalmente en peces, peracáridos y decápodos (Tabla 7.1). Dentro de los peces, los restos no identificados representaron el componente más importante, seguido por los góbidos (de los cuales consumió preferentemente los del género *Gobionellus* y *Gobiosoma*) y por las anchoas (principalmente *A. mitchilli* y *A. hepsetus*), y con menos importancia estuvieron representadas especies de la familia Atherinidae (correspondientes a los géneros *Membras* y *Menidia*), siendo un hecho relevante el consumo de organismos de la misma especie. Con respecto a los peracáridos, los de mayor importancia fueron los anfípodos (principalmente gammarídeos, particularmente los de la especie *Gammarus mucronatus*) y tanaidáceos (*Leptochelia rapax* y *Tanais cavolini* fueron las especies con mayor frecuencia de consumo), mientras que isópodos y misidáceos fueron consumidos sólo ocasionalmente.

Tabla 7.1. Frecuencia de ocurrencia e importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de *Opsanus beta* en la laguna de Pueblo Viejo. Asimismo, se muestran las importancias relativas de cada uno de estos grupos tróficos en las dietas de machos y hembras.

Grupos Tróficos	Dieta General N=86		Dieta Machos n=19	Dieta Hembras n=56
	Frecuencia	Importancia	Importancia	Importancia
Otros Invertebrados		7.21	13.1	6.64
Insecta	1.16	1.16	0.00	1.79
Nematoda y Mollusca	10.47	4.89	7.84	4.85
Polychaeta	1.16	1.16	5.26	0.00
Crustacea		44.84	35.18	46.19
Peracarida		22.72	16.61	23.43
Tanaidacea	16.28	9.52	8.76	9.09
Isopoda y Mysidacea	3.49	0.41	0.00	0.04
Amphipoda	22.09	12.79	7.85	14.30
Decapoda		22.12	18.57	22.76
Penaeidae	5.81	1.45	0.14	2.18
Caridea	4.65	3.33	0.00	3.49
Portunidae	15.12	7.57	4.78	7.89
Otros Brachyura	13.95	6.67	13.65	5.62
restos no determinados	5.81	3.10	0.00	3.58
Osteichthyes		33.73	35.44	31.49
Huevos	2.33	1.52	5.25	0.00
<i>Anchoa</i> spp.	8.14	6.68	9.53	7.03
Atherinidae	1.16	1.15	5.21	0.00
Gobiidae	10.47	8.40	5.91	10.90
<i>Opsanus beta</i>	1.16	0.62	0.00	0.00
restos no identificados	29.07	15.36	9.54	13.56
Detritus	32.56	14.19	16.28	15.68
Total de ítems consumidos		18	13	14

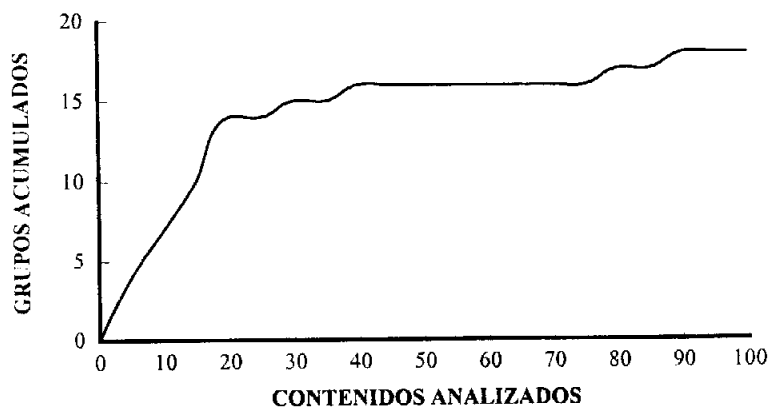


Figura 7.2. Número acumulado de categorías tróficas consumidas por *Opsanus beta*, en función del incremento del porcentaje de contenidos estomacales analizados.

Los braquiuros (particularmente las especies de la familia Portunidae, *Callinectes* spp.) fueron los decápodos principalmente consumidos, seguidos por los carídeos (de los géneros *Palaemonetes* y *Macrobranchium*) y por los peneideos (*Penaeus* spp.). El detritus fue una fuente secundaria de alimento en la dieta de *O. beta*, mientras que otros invertebrados fueron consumidos sólo ocasionalmente (<5%).

La amplitud de nicho trófico total de esta especie varió de 0 a 1.030 con un promedio 0.277, mientras que el índice de repleción varió de 0.009 a 11.960%, con un promedio de 1.633%.

VARIABILIDAD SEXUAL

La talla promedio de machos ($x=98.95$) y hembras ($x=97.68$) no difirieron significativamente ($F=0.0097$; g.l.=1/73; $P>0.9$) y de acuerdo a una prueba de Kolmogorov-Smirnov, tampoco existieron diferencias entre las distribuciones de frecuencias de tallas de ambos sexos ($Z=0.549$; $P>0.9$). Similarmente, la longitud relativa del intestino ($F=0.5952$; g.l.=1/71; $P>0.4$) y el peso relativo del hígado ($F=0.5180$; g.l.=1/73; $P>0.4$), no mostraron diferencias significativas entre sexos.

En relación con los hábitos de alimento, tanto los machos como las hembras basaron su dieta en el consumo de peces, peracáridos y decápodos, consumiendo los individuos de ambos sexos, casi el mismo número de grupos tróficos (Tabla 7.1). Así, de acuerdo al análisis de discriminantes, no existieron diferencias significativas entre las dietas de ambos sexos ($\lambda=0.775$; $P=0.493$).

La amplitud trófica de los machos ($\bar{x}=0.299$) no difirió significativamente ($H=0.525$; g.l.=1; $P=0.469$) de la de hembras ($\bar{x}=0.239$), y los promedios del índice de repleción de machos ($x=1.517$) y hembras ($\bar{x}=1.448$), tampoco difirieron significativamente ($F=0.016$; g.l.=1/73; $P=0.901$).

VARIABILIDAD ONTOGENICA

Para el análisis de la variación ontogénica de *O. beta*, fueron generados cuatro grupos de talla, tratando de seguir los criterios de establecer estos grupos cada 40 mm. El grupo de talla 1 se constituyó por los individuos de longitudes patrón <40.00 mm; la talla 2 por individuos entre 40.01 y 80.00 mm; la talla 3 por aquellos entre 80.01 y 120.00 mm; y por último la talla 4 estuvo representada por individuos de longitudes patrón de 120.01 a 160.00 y se juntaron a este grupo de talla los individuos con longitudes entre 160.01 y 190.00 mm, debido a su escasa representatividad ($n=9$).

En general la longitud relativa del intestino y el peso relativo del hígado, mostraron un gradiente ascendente a medida que los individuos de esta especie crecen, aunque las diferencias fueron sólo significativas en el caso de la longitud intestinal, las cuales fueron debidas (Tukey) a las diferencias en los promedios de los individuos de talla 4 con los de talla 1 y 2 (Tabla 7.2).

Tabla 7.2. Promedios por grupo de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) de las estructuras anatómicas de *Opsanus beta*. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Pruebas de significación	
					Prueba	P
Longitud intestinal relativa	48.999 (10)	58.215 (30)	61.134 (14)	70.494 (27)	F=8.088	<0.001
Peso relativo del hígado	2.214 (10)	1.596 (31)	1.790 (15)	3.490 (29)	F=1.662	0.1817

Con respecto a la dieta, se detectaron ciertas diferencias ontogénicas, consumiendo principalmente peracáridos (>62%) los peces pequeños (Tabla 7.3). Para este grupo de talla, otras fuentes importantes de alimento fueron los restos no determinados de peces y decápodos (principalmente fragmentos de los organismos en ambos casos). Los individuos de tamaño intermedio del grupo de talla 2, basaron su alimentación en peces (principalmente góbidos de tamaño pequeño de los géneros *Gobionellus* y *Gobiosoma*), peracáridos y decápodos. Dentro de este grupo, un individuo juvenil de 65 mm, consumió organismos de la misma especie. Los individuos de tamaño intermedio del grupo de talla 3, consumieron principalmente organismos completos de tamaño medio del grupo de los decápodos (carideos, cangrejos y jaibas) y también de organismos completos de mayor talla del grupo de los peces (anchoas y aterinidos), permaneciendo también como una fuente importante los góbidos (Tabla 7.3).

Tabla 7.3. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de los diferentes grupos de talla de *Opsanus beta*.

Grupos Tróficos	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4
	n=11 Importancia	n=31 Importancia	n=15 Importancia	n=29 Importancia
Otros Invertebrados	0.00	8.54	11.25	6.44
Insecta	0.00	0.00	6.67	0.00
Nematoda y Mollusca	0.00	5.31	4.58	6.44
Polychaeta	0.00	3.23	0.00	0.00
Crustacea	71.01	43.35	58.93	29.28
Peracarida	62.75	23.14	19.87	8.59
Tanaidacea	14.27	6.85	14.05	8.24
Isopoda y Mysidacea	3.03	0.06	0.00	0.02
Amphipoda	45.45	16.23	5.82	0.33
Decapoda	8.26	20.21	39.06	20.69
Penaeidae	0.00	1.87	0.61	1.99
Caridea	0.00	0.00	19.10	0.00
Portunidae	2.20	7.59	7.13	9.81
Otros Brachyura	0.00	4.30	12.21	8.88
restos no determinados	6.06	6.45	0.01	0.01
Osteichthyes	26.26	40.47	21.68	35.60
Huevos	0.00	0.99	0.00	3.44
<i>Anchoa</i> spp.	0.00	0.00	6.67	16.38
Atherinidae	0.00	0.00	6.60	0.00
Gobiidae	0.00	19.35	5.98	1.14
<i>Opsanus beta</i>	0.00	1.71	0.00	0.00
restos no determinados	26.26	18.42	2.43	14.64
Detritus	2.73	7.62	8.14	28.69
Total de ítems consumidos	7	14	14	13

Por último, los individuos más grandes (talla 4) mostraron diferencias mayores con respecto a la dieta de los otros tres grupos de edad, consumiendo principalmente peces (siendo dentro de estos las anchoas, los más importantes) y detritus. Una fuente secundaria de alimento para los

individuos de esta talla la representaron los decápodos, principalmente jaibas (Portunidae) y cangrejos (otros braquiuros) de talla grande.

Un análisis de correlación demostró que la longitud patrón de cada individuo, se correlacionó significativamente en forma inversa con la importancia de los anfipodos -el grupo más importante de peracáridos- ($r_s=-0.380$; $n=86$; $P<0.001$) y en forma directa con los nemátodos y moluscos ($r_s=0.267$; $n=86$; $P=0.013$), anchoas ($r_s=0.324$; $n=86$; $P=0.002$) y detritus ($r_s=0.445$; $n=86$; $P<0.001$). Los restantes grupos tróficos no se correlacionaron significativamente con la longitud patrón, mientras que con la longitud relativa del intestino sólo se correlacionaron (por lo menos a $P<0.1$), la importancia de los peneideos ($r_s=0.197$; $n=81$; $P=0.079$) y la de los carideos ($r_s=0.224$; $n=81$; $P=0.044$).

De acuerdo a los resultados de los análisis de discriminantes (Tabla 7.4), se puede observar que la dieta de los individuos pertenecientes al grupo de talla 4, mostró diferencias significativas ($P<0.05$) con cada una de las dietas de los individuos de los otros tres grupos de talla.

Tabla 7.4. Resultados de los análisis de discriminantes por talla de la especie *Opsanus beta*. Se indican sobre la diagonal los valores de la Lambda de Wilks (λ), y por debajo de la misma el nivel de probabilidad del análisis (P) y en los casos significativos, el porcentaje de casos correctamente clasificados (entre parentesis).

	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4
Talla 1		$\lambda=0.664$	$\lambda=0.428$	$\lambda=0.336$
Talla 2	$P=0.486$		$\lambda=0.472$	$\lambda=0.548$
Talla 3	$P=0.524$	$P=0.093$		$\lambda=0.403$
Talla 4	$P=0.001$ (90.0)	$P=0.011$ (80.0)	$P=0.014$ (86.4)	

En general los grupos tróficos que más contribuyeron en la separación de estas dietas, fueron *Anchoa* spp. y los anfipodos. Así, las anchoas (grupo trófico de tamaño grande), fueron consumidas en mayor grado por los individuos de talla 4, que por los individuos de las otras tallas, en tanto que los anfipodos (recurso trófico de tamaño pequeño), presentaron poca importancia en los individuos de talla 4, mientras que en las dietas de los otros grupos de talla, presentaron una importancia mayor, y de acuerdo a los valores de la lambda de Wilks, las dietas que más difirieron fueron las de los individuos de talla 1 y talla 4. Las dietas de los individuos de los grupos de talla 1, 2 y 3, no difirieron significativamente si ($P>0.05$; Tabla 7.4).

Con relación a la amplitud de nicho trófico, el promedio de los individuos del grupo de talla 1 fue ligeramente mayor al mostrado a los promedios de los otros grupos, a pesar de que en este grupo se registro el menor número de ítem consumidos (Tabla 7.3). Sin embargo estos promedios no mostraron diferencias significativas entre sí, por lo que se puede considerar que existe una tendencia a mantenerse constantes a medida que el pez crece (Tabla 7.5).

Tabla 7.5. Promedios por grupo de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción de *Opsanus beta*. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4	Pruebas de significación	
					Prueba	P
Índice de amplitud	0.316 (11)	0.222 (31)	0.306 (15)	0.307 (27)	F=0.486	0.693
Índice de repleción	2.222 (10)	2.379 (31)	1.004 (15)	0.959 (29)	F= 3.071	0.032

En lo que corresponde a la intensidad de la alimentación, existió una ligera tendencia a alimentarse más intensamente cuando los organismos son pequeños (Tabla 7.5), de hecho los promedios del índice de repleción mostraron diferencias significativas entre sí, debidas a las diferencias entre los valores promedio de los grupos de talla 2 y 4.

VARIABILIDAD ESTACIONAL

Entre las dos épocas analizadas, la talla promedio de los individuos durante la época de lluvias ($x=110.53$) fue significativamente mayor ($F=11.072$; g.l.=1/84; $P=0.0013$), al promedio presentado durante la época de secas ($x=76.88$). Una prueba de Kolmogorov-Smirnov, indicó que también hubo diferencias significativas en relación con la distribución de tallas entre ambas épocas ($Z=2.368$; $P<0.001$).

Tabla 7.6. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales durante las épocas de lluvias y de secas, noche y día, y en zonas sin y con vegetación sumergida, de *Opsanus beta*.

Grupos Tróficos	Variabilidad Estacional		Variabilidad Nictémera		Variabilidad Espacial	
	Lluvias n=40 Importancia	Secas n=46 Importancia	Noche n=49 Importancia	Día n=15 Importancia	Sin pasto n=17 Importancia	Con pasto n=69 Importancia
Otros Invertebrados	12.28	2.81	12.29	0.29	5.90	7.54
Insecta	2.50	0.00	2.04	0.00	0.00	1.45
Nematoda y Mollusca	7.28	2.81	8.21	0.29	5.90	4.64
Polychaeta	2.50	0.00	2.04	0.00	0.00	1.45
Crustacea	41.50	47.78	45.19	57.50	34.49	47.42
Peracarida	22.27	23.12	29.97	23.33	14.94	24.65
Tanaidacea	15.33	4.48	14.01	0.00	8.95	9.67
Isopoda y Mysidacea	0.06	0.72	0.05	2.22	0.11	0.49
Amphipoda	6.88	17.92	15.91	21.11	5.88	14.49
Decapoda	19.23	24.66	15.22	34.17	19.55	22.77
Penaeidae	1.38	1.52	1.18	3.30	0.33	1.73
Caridea	2.28	4.25	0.50	0.00	0.00	4.15
Portunidae	10.81	4.75	6.85	14.03	6.10	7.93
Otros Brachyura	4.75	8.34	4.64	12.40	7.24	6.54
restos no determinados	0.01	5.80	2.05	4.44	5.88	2.42
Osteichthyes	26.14	40.33	34.20	28.54	30.94	34.42
Huevos	0.77	2.17	0.00	0.00	5.86	0.45
<i>Anchoa</i> spp.	10.47	3.39	1.77	8.36	5.26	7.03
Atherinidae	0.00	2.15	0.00	0.00	5.83	0.00
Gobiidae	4.74	11.59	12.04	8.04	5.88	9.02
<i>Opsanus beta</i>	0.00	1.15	1.08	0.00	0.00	0.77
restos no determinados	10.16	19.88	19.31	12.14	8.11	17.15
Detritus	20.08	9.07	8.32	13.66	28.67	10.62
Total de ítems consumidos	16	16	16	11	14	17

Estacionalmente, *O. beta* consumió más detritus, otros invertebrados, portúnidos y peces grandes (*Anchoa* spp.), durante la época de lluvias, mientras que consumió más peces pequeños (restos,

góbidos y organismos de la misma especie) y decápodos (excepto portúnidos), durante la época de secas. Con relación a los peracáridos, estos fueron consumidos en cantidades equivalentes en ambas épocas, aunque los tanaidáceos fueron preferidos en la época de lluvias, mientras que los anfipodos lo fueron durante la época de secas (Tabla 7.6). A pesar de estas ligeras diferencias en los hábitos de alimento, de acuerdo a un análisis de discriminantes la dieta entre épocas no mostró diferencias significativas ($\lambda=0.779$; $P=0.411$).

En relación con la amplitud de nicho trófico, los promedios mensuales mostraron tres pulsos, durante febrero, julio y noviembre (Figura 7.3), pero sin que éstos promedios mensuales en general mostraran diferencias significativas. Debido a que los pulsos de la amplitud se repartieron entre las dos épocas climáticas, el promedio de la época de lluvias no difirió significativamente de la de secas (Tabla 7.7).

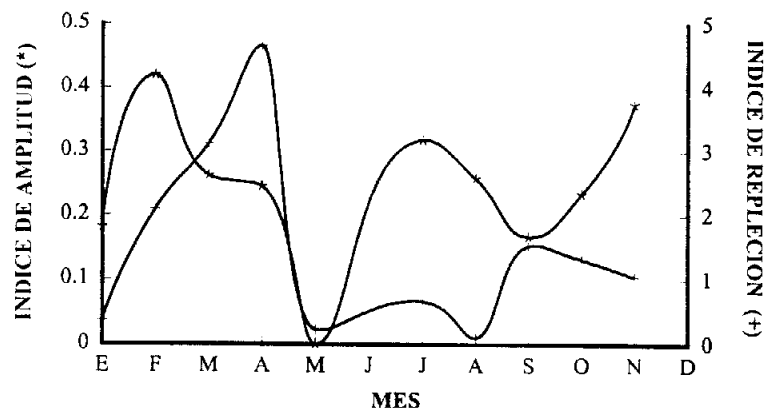


Figura 7.3. Comportamiento de los promedios mensuales de la amplitud de nicho trófico y del índice de repleción de *Opsanus beta*.

Por su parte, los promedios mensuales del índice de repleción presentaron un pulso máximo abril y otro ligeramente menor durante septiembre (Figura 7.3), existiendo diferencias significativas a lo largo de un año. Esto generó que la amplitud promedio de este índice durante la época de secas fuera significativamente mayor que el correspondiente a la época de lluvias (Tabla 7.7).

Tabla 7.7. Promedios (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción durante las épocas de lluvias y secas, de la especie *Opsanus beta*. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad, por mes y época.

	Análisis por mes		Análisis por época			
	Pruebas de significación	P	Promedio Lluvias	Promedio Secas	Pruebas de significación	P
Índice de amplitud	H=5.458	0.793	0.2891 (40)	0.2669 (46)	F=0.1043	0.7475
Índice de repleción	F=4.105	0.0003	0.7803 (40)	2.3916 (45)	F=8.8866	0.0038

VARIABILIDAD NICTEMERA

Con respecto a la variación nictémica, la talla promedio de los individuos capturados durante el día ($\bar{x}=79.32$), no difirió significativamente ($F=0.002$; $g.l.=1/62$; $P=0.966$) de la talla promedio de los capturados durante la noche ($\bar{x}=86.86$), y las correspondientes distribuciones de tallas tampoco mostraron diferencias entre ambos periodos ($Z=0.701$; $P=0.710$). De los 64 individuos

capturados en ciclos nictémeros, 49 fueron durante noche (20:00 a 04:00 hrs) y sólo 15 durante el día (06:00 a 19:00 hrs), de los cuales más de la mitad (n=8), fueron capturados al amanecer (06:00 hrs) ó al anochecer (18:00 hrs).

En relación con la dieta, *O. beta* tendió a consumir más restos de peces, góbidos y otros invertebrados durante la noche, mientras que en el día tendió a consumir más decápodos (excepto carídeos), anchoas y detritus. En cuanto a los peracáridos, los anfípodos fueron más consumidos durante el día, y durante la noche este grupo fue complementado por el consumo importante de tanaidáceos (Tabla 7.6). No obstante estas diferencias, un análisis de discriminantes demostró que la dieta de *O. beta* entre el día y la noche, no mostró diferencias significativas ($\lambda=0.743$; $P=0.449$).

Los promedios por hora de la amplitud de nicho trófico, mostraron un patrón caracterizado por dos pulsos, uno a las 08:00 hrs y otro a las 16:00-18:00 hrs, con valores muy bajos al medio día y valores medios durante la noche (Figura 7.4). A pesar de esto, a lo largo de un día no hubo diferencias significativas entre los promedios por hora, y en consecuencia los promedios de amplitud entre el día y la noche, tampoco difirieron significativamente (Tabla 7.8).

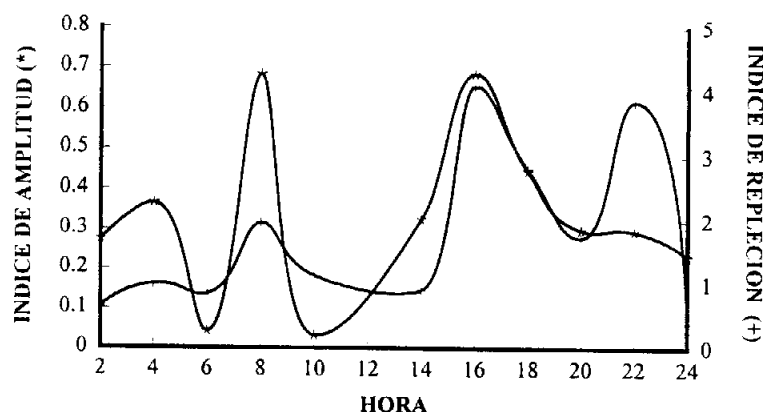


Figura 7.4. Comportamiento de los promedios por hora de la amplitud de nicho trófico y del índice de repleción de *Opsanus beta*.

El patrón de comportamiento nictémero del índice de repleción, presentó un patrón similar al de la amplitud, con dos pulsos máximos a las 16:00 y 22:00 hrs, y otro menor a las 08:00 hrs (Figura 7.4). Por hora este índice mostró diferencias significativas sólo a un nivel de $P<0.1$, pero entre los promedios de día y noche, no existieron diferencias (Tabla 7.8).

Tabla 7.8. Promedios (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción durante la noche y el día, de la especie *Opsanus beta*. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad, por hora y noche/día.

	Análisis por hora		Análisis por noche/día			
	Pruebas de significación	Promedio	Promedio	Pruebas de significación		
	Prueba	Noche	Día	Prueba	P	
Índice de amplitud	H=7.455	0.287 (49)	0.243 (15)	F= 0.1915	0.6632	
Índice de repleción	F=2.009	1.6429 (48)	1.5965 (15)	F= 0.0050	0.9440	

VARIABILIDAD ESPACIAL

Espacialmente, la talla promedio de los individuos capturados en la zonas sin pastos ($x=106.00$), fue mayor a la talla promedio que presentaron los individuos en zonas con este tipo de vegetación ($x=89.21$), pero estas diferencias no fueron significativas ($F=1.582$; $g.l.=1/84$; $P=0.212$), y a $P<0.05$, tampoco existieron diferencias significativas en la distribución de frecuencias de tallas entre ambas épocas ($Z=1.335$; $P=0.057$). Además, el número de individuos analizados fue cuatro veces mayor (69/17) en la zonas donde se presentaron densos lechos de *R. maritima*.

De acuerdo con la dieta, los individuos de la especie *O. beta* mostraron pocos cambios en los hábitos de alimento, aunque existió una ligera tendencia a consumir más grupos tróficos animales (otros invertebrados, crustáceos y peces) en las zonas con vegetación sumergida, mientras que en las zonas sin este tipo de vegetación, consumieron más detritus (Tabla 7.6), sin embargo, un análisis de discriminantes mostró que no existieron diferencias entre las dietas entre ambos tipos de hábitat ($\lambda=0.843$; $P=0.804$).

La amplitud de nicho trófico y el índice de repleción, no mostraron ningún patrón específico con relación a la distancia a la que se encuentran cada una de las localidades, alejadas de la boca (Figura 7.5), y los promedios por localidad de ambas variables no difirieron significativamente, así como tampoco hubo diferencias significativas entre los promedios entre los dos tipos de hábitat (Tabla 7.9).

Tabla 7.9. Promedios (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción en zonas sin y con vegetación sumergida, de la especie *Opsanus beta*. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad, por localidad y hábitat.

	Análisis por localidad		Promedio Sin pastos	Promedio Con pastos	Análisis por hábitat	
	Pruebas de significación				Pruebas de significación	Pruebas de significación
	Prueba	P				
Índice de amplitud	H=4.6083	0.7076	0.2279 (17)	0.2894 (69)	F= 0.5127	0.4760
Índice de repleción	F=0.8874	0.5206	1.4174 (17)	1.6873 (68)	F= 0.1917	0.6627

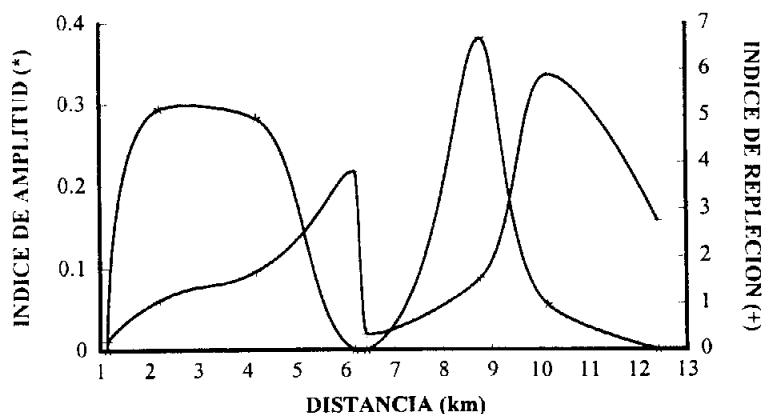


Figura 7.5. Comportamiento de los promedios de la amplitud de nicho trófico y del índice de repleción de *Opsanus beta*, de acuerdo a la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca.

DISCUSION

Dieta general

Para la especie *O. beta* existe una extensa bibliografía de estudios de laboratorio sobre su fisiología y de aspectos metabólicos a nivel bioquímico, pero se conoce poco sobre su historia natural, a pesar que es un componente importante de las comunidades estuarinas de peces (Serafy *et al.*, 1997). Particularmente en la Laguna de Pueblo Viejo, esta especie representó el 8% de la abundancia total en peso de 67 especies de peces, ocupando en este rubro el quinto lugar de la importancia total de la comunidad (Castillo-Rivera, 1995).

La morfología trófica de *O. beta* es típica de la que presentan las especies con hábitos carnívoros, con una región cefálica grande que le permite una abertura bucal extensa, tal vez la mayor de todas las especies abordadas en el presente estudio (Figura 7.1), la cual le permite capturar presas grandes como peces y/o cangrejos (Gosline, 1996). Las características de la dentición, forma del estómago y longitud del intestino, la cual nunca rebasó el 100% de la longitud total del pez (con promedio de 61.67%), concuerdan también con las generalizaciones que se han hecho de estas estructuras para los peces carnívoros típicos (Nikolsky, 1963; Lagler *et al.*, 1977; Wootton, 1990, 1992; Jobling, 1995; Moyle & Cech, 1996).

Considerando la dieta (Tabla 7.1), los grupos tróficos correspondientes a los peces, peracáridos y decápodos, fueron la principal fuente de alimento (~80%) para *O. beta*, existiendo una alta correspondencia con las abundancias de los grupos de crustáceos y peces más comunes dentro del sistema (Castillo-Rivera, 1995). Lo anterior hace suponer que esta especie se alimenta principalmente en la laguna de Pueblo Viejo, por lo que la actividad trófica es tal vez la parte de su historia de vida que principalmente desarrolla dentro de este sistema. Así, en el presente estudio se encontró que existe una alta correspondencia entre las características de la anatomía trófica de esta especie y sus hábitos de alimento.

Aunque el número de contenidos estomacales analizados, fue relativamente bajo comparado con los que se analizaron para otras especies, se puede considerar de acuerdo al amplio intervalo de tallas analizado y a la Figura 7.2, que los hábitos de alimento determinados en la laguna de Pueblo Viejo para esta especie, pueden ser representativos no sólo para el sistema, sino también a un nivel más general. De hecho, a pesar de que en general existe poca información sobre la alimentación de la especie, la dieta reportada en estuarios de Texas (Diener *et al.*, 1974) y Florida, EE.UU. (Springer & Woodburn, 1960; Odum & Heald, 1972), es bastante similar a la encontrada en la laguna de Pueblo Viejo. También se guarda similitud con la dieta reportada para la especie *O. tau* en aguas costeras de EE.UU. (Schwartz & Dutcher, 1963; Wilson *et al.*, 1982).

El consumo importante de decápodos por parte de *O. beta* (>22%), particularmente los cangrejos, es común con la especie *O. tau*, característica por la cual a esta última especie, se le ha utilizado como control de cangrejos que depredan sobre almejas de alto valor comercial (Gibbons & Castagna, 1985). En este sentido, uno de los principales recursos utilizados por las comunidades de pescadores que dependen de la laguna de Pueblo Viejo, es la explotación del ostión *Crassostrea virginica* (Ruiz, 1978; Contreras, 1993), por lo que la presencia de *O. beta* en este sistema puede contribuir, a través de su actividad depredadora sobre braquiuros, a un mejor rendimiento en la explotación de los recursos ostrícolas del sistema, aunque evidencia reciente señala el poco efecto que con este fin tiene *O. tau*, cuando se maneja el cultivo del ostión (Abbe & Breitburg, 1992).

Un hecho que llama la atención, es que un individuo de *O. beta* consumió organismos de la misma especie (Tabla 7.1), y aunque al canibalismo es un fenómeno relativamente común en peces (Wootton, 1992; Moyle & Cech, 1996), el cual puede actuar en un sentido denso-dependiente relacionado con la competencia intraespecífica (Colinvaux, 1993), tomando en

cuenta que en el presente caso se trata de un sólo individuo, se puede considerar como un canibalismo incidental (fortuito) y no como una estrategia tendiente a minimizar la competencia intraespecífica.

En cuanto a la amplitud trófica y la intensidad de la alimentación, la especie mostró valores relativamente bajos, comparativamente a los presentados por otras especies analizadas en el presente estudio.

Variabilidad sexual

La carencia de diferencias significativas en la dieta entre machos y hembras de la especie *O. beta*, detectadas por el análisis de discriminantes, se relacionan con el hecho de que esta especie tampoco mostró diferencias en la talla entre sexos, ni en la estructuras morfológicas relacionadas con la alimentación (longitud relativa del intestino y peso relativo del hígado). Relacionado con esto, puede estar el hecho de que como sucedió con otras especies estudiadas, no existe una segregación espacio-temporal entre los individuos de cada sexo, lo que implica que ambos tengan acceso a los mismos recursos, derivando esto en dietas similares.

Aunque tampoco existieron diferencias significativas entre la amplitud de nicho trófico y la intensidad de la alimentación entre los sexos de esta especie, fue evidente que los machos, que presentan mayor intensidad de alimentación, presentaron en consecuencia mayor diversidad de grupos tróficos consumidos.

Variabilidad ontogénica

En cuanto a la variación ontogénica de las estructuras morfológicas, la longitud relativa del intestino se incrementó progresivamente a medida que los peces crecieron (Tabla 7.2), existiendo diferencias significativas entre los promedios de las tallas, y por el contrario, el promedio del peso relativo del hígado entre estos grupos no mostró diferencias.

En relación con la dieta (Tabla 7.3), se detectaron ciertas diferencias ontogénicas, las cuales se relacionan principalmente con el tamaño de las presas. Así, los peces pequeños, con abertura bucal pequeña, se alimentaron principalmente de organismos pequeños como peracáridos (>62%), de hecho la importancia de peracáridos como los anfípodos, se correlacionó inversamente con la talla de los individuos.

Los peces de talla 2, se alimentaron principalmente de recursos tróficos un poco más grandes, como restos de peces (fragmentos) y góbidos pequeños, permaneciendo los anfípodos como una fuente secundaria de alimento, siendo dentro de este grupo donde se presentó el canibalismo. Los individuos de talla 3 consumieron más alimento de tamaño medio a grande, como decápodos y peces completos (Tabla 7.3), mientras que los peces de mayor talla basaron su dieta en peces relativamente grandes (anchoas) y en el detritus, los cuales presentaron un incremento significativo a medida que los peces aumentaron de tamaño. Una variación ontogénica en la dieta de esta especie, similar a la encontrada en el presente estudio, fue señalada por Odum y Heald (1972) en el sur de Florida, en la cual los peces pequeños (<60 mm) se alimentaron principalmente de peracáridos (anfípodos y tanaidáceos), mientras que los peces grandes (>60 mm) lo hicieron sobre decápodos y restos de peces.

Los análisis de discriminantes demostraron que existe un cambio brusco en los hábitos de alimento de esta especie (Tabla 7.4) a partir de los 120 mm, pues la dieta de los individuos de talla 4 mostró diferencias significativas con las de los otros tres grupos, siendo las mayores diferencias con los individuos pequeños (talla 1). La matriz de correlaciones de este análisis, confirma las observaciones anteriormente señaladas, ya que las diferencias en las dietas estuvieron principalmente determinadas, por el mayor consumo de organismos pequeños por los

peces de menor tamaño y por el mayor consumo de organismos grandes por los peces de mayor talla. Los cambios no significativos entre las dietas de los individuos pequeños y medianos (tallas 1, 2 y 3), indican que hasta los 120 mm la dieta permanece relativamente constante (Tabla 7.4).

En relación con los cambios ontogénicos en la morfología de las especies de peces y la incidencia de ésta sobre los hábitos de alimento, se ha señalado que a mayor longitud de un pez, mayor capacidad de abertura bucal, lo que le permite a estos consumir progresivamente presas de mayor tamaño a medida que crecen (Wootton, 1990). En gran parte este hecho explica el cambio ontogénico en la conducta trófica de *O. beta* en la laguna de Pueblo Viejo.

Además se pudo observar que en esta laguna, la especie mostró un aumento significativo de la longitud promedio del intestino (Tabla 7.2), lo cual se relaciona con el respectivo incremento en el consumo de detritus (Tabla 7.3). En este sentido, se ha señalado que a mayor consumo de detritus mayor longitud intestinal (Moyle & Cech, 1996), aunque en el presente estudio no fue encontrada una correlación directa significativa entre estas dos variables.

En relación con la amplitud de nicho trófico, éste pareció mantenerse relativamente constante a lo largo de todos los estadios ontogénicos (Tabla 7.5). Por el contrario, con relación a la intensidad de la alimentación, los peces más pequeños (tallas 1 y 2) se alimentaron significativamente con mayor intensidad que los individuos más grandes (tallas 3 y 4), lo cual se puede relacionar con la mayor demanda de energía metabólica de los individuos pequeños, debida a los requerimientos de crecimiento y maduración sexual.

Variabilidad estacional

Estacionalmente, en los hábitos de alimento de *O. beta* existieron ligeras diferencias entre la dieta de la época de secas y la de lluvias (Tabla 7.6). Estas ligeras diferencias se relacionan, por un lado con las diferencias que existieron en la talla de los individuos entre ambas épocas y por otro lado con la disponibilidad estacional de los recursos tróficos en la laguna de Pueblo Viejo. La talla de los individuos durante la época de secas fue significativamente menor, existiendo una tendencia durante este período a consumir grupos tróficos relativamente pequeños, como góbidos, fragmentos de peces y decápodos, y juveniles de la misma especie. Mientras que en la época de lluvias, cuando las tallas de los individuos fueron mayores, estos tendieron a consumir detritus y presas de tamaño relativamente mayor como peces (*Anchoa* spp.) y decápodos (Portunidae).

En cuanto a la disponibilidad estacional de los recursos, durante la época de lluvias esta especie tendió a consumir más detritus y anchoas, período durante el cual, en la laguna de Pueblo Viejo aumenta el escurrimiento de la cuenca del sistema, lo que aporta materia orgánica 'alóctona' (Castillo-Rivera *et al.*, 1994), incrementándose la disponibilidad del recurso detritus como fuente de alimento. Con respecto a las anchoas, Castillo-Rivera *et al.* (1994) y Castillo-Rivera y Zárate (2001), señalan que durante la época de lluvias, *A. mitchilli* presenta un incremento significativo en su abundancia, tanto en número como en peso, lo que permite un incremento en la disponibilidad de estos organismos como recurso trófico.

Por otro lado, durante el período de febrero a abril (época de secas), peces pequeños como los góbidos y aterínidos, presentan en la laguna de Pueblo Viejo pulsos de reclutamiento (caracterizado por individuos pequeños) y/o abundancia (Castillo-Rivera, 1995; Salazar, 1995; Salazar *et al.*, 1995), lo que permite una mayor disponibilidad de estos organismos (además de una talla adecuada) como recurso trófico, cuando efectivamente *O. beta* tiende a consumirlos con mayor intensidad. En este sentido también se explica el consumo de organismos de la misma especie durante esta época, pues de enero a mayo se da el proceso de reclutamiento de individuos

pequeños de la especie *O. beta*, tanto para la laguna de Pueblo Viejo (Castillo-Rivera *et al.*, 1993b), como para sistemas estuarinos de Florida (Serafy *et al.*, 1997). A pesar de estas ligeras diferencias, se puede considerar para esta especie, que su dieta estacionalmente se mantiene relativamente constante, dado que el análisis de discriminantes indicó que no existen diferencias significativas en los hábitos de alimento entre las dos épocas analizadas.

Con relación a la amplitud de nicho trófico, a pesar que existieron tres pulsos a lo largo del año (Figura 7.3), no existieron diferencias significativas ni en los promedios mensuales ni en los promedios por épocas (Tabla 7.7). Por el contrario, la intensidad de la alimentación mostró diferencias significativas entre meses, con un pulso mayor en abril y otro en septiembre (Figura 7.3), los cuales coinciden con los dos pulsos máximos de producción reportados en el sistema, uno para la época de secas y otro para la época lluviosa (De la Lanza y Cantú, 1986; Contreras, 1985; 1995), por lo que a mayor producción, mayor disponibilidad de recursos tróficos. Debido a que el pulso de abril fue mayor al de septiembre, también existieron diferencias significativas en la intensidad de alimentación entre las dos épocas climáticas (Tabla 7.7)

Variabilidad nictémera

Aunque se ha observado que los individuos de muchas especies muestran una segregación de tallas y/o edades entre el día y la noche (Helfman, 1993), la talla de los individuos de *O. beta* no difirió significativamente entre estos dos períodos. Sin embargo, en la laguna de Pueblo Viejo la mayoría de los individuos (87.5%), fueron capturados durante las horas de penumbra y noche (18:00 a 06:00 hrs), evidenciando un patrón de actividad principalmente nocturno. Este mismo patrón nocturno ha sido reportado para *O. tau* en el Atlántico (Phillips & Swears, 1981) y en general para la mayoría de los miembros de la familia Batrachoididae (Helfman, 1993). Con respecto a esto, existe poca información acerca de la identificación de las ventajas selectivas que puedan favorecer la mayor actividad nocturna de los peje-sapos, pero para el caso particular de *O. tau*, varios autores han señalado que esta se puede relacionar con su papel como depredador (Phillips & Swears, 1981). De hecho, se ha señalado que los peces más primitivos, los cuales típicamente poseen una boca grande, son depredadores nocturnos o crepusculares (Helfman, 1993).

En la laguna de Pueblo Viejo, *O. beta* consumió durante el día principalmente decápodos y detritus, mientras que otros invertebrados fueron consumidos en mayor grado durante la noche. La importancia de los otros grupos tróficos se repartió entre ambas categorías, así, de los peracáridos, los anfípodos fueron más consumidos durante el día y los tanaidáceos durante la noche. Mientras que de peces, se consumieron más anchoas durante el día y más restos de peces y góbidos en la noche (Tabla 7.6).

En este sentido, se ha observado que *O. tau* durante la oscuridad captura más eficientemente presas como peces, con rápidos embestidas, y durante el día (período durante el cual no es totalmente inactivo), por medio de una estrategia de emboscada, acecha y captura otros tipos de presas (Phillips & Swears, 1980; Phillips & Swears, 1981). De acuerdo con estas estrategias, se podría pensar que *O. beta* en la laguna de Pueblo Viejo, durante la noche ataca activamente peces (particularmente góbidos), mientras que durante el día, cuando permanece menos activo, emplea la estrategia de emboscada para capturar decápodos y anchoas, este último caso ya señalado por Castillo-Rivera *et al.* (1994). En todo caso, el análisis de discriminantes demostró que entre el día y la noche, la dieta de esta especie no difirió significativamente.

La diversidad trófica mostró dos pulsos, uno al amanecer y el otro al anochecer (Figura 7.4), aunque los promedios por hora no difirieron significativamente. Y aunque el número de grupos

tróficos consumidos (Tabla 7.6) y la amplitud (Tabla 7.8), fueron mayores durante la noche, esta última no difirió significativamente de la del día.

La mayor actividad de las especies de peces durante un período particular del día, se ha relacionado con la actividad alimentaria de las mismas, y en el caso particular de *O. beta*, su mayor actividad trófica (indicada por el índice de repleción) se relaciona con el patrón de captura de la misma. Así, aunque entre el día y la noche no existieron diferencias en la intensidad de la alimentación, ésta sí varió significativamente por hora (Tabla 7.8), con pulsos importantes al anochecer, durante la noche y al amanecer (Figura 7.4). Un patrón similar de actividad ha sido señalado para la especie *O. tau* (Phillips & Swears, 1981). En general, Helfman (1993) señala que durante las horas de penumbra, los depredadores parecen mostrar su máxima actividad y eficiencia, de lo cual han aportado evidencia experimental Pitcher & Turner (1986). En este sentido, Clark & Levy (1988) desarrollaron un modelo para predecir la mayor actividad de los salmones juveniles *Oncorhynchus nerka*, durante las horas de penumbra (amanecer y anochecer). Ellos argumentan que a estas horas, la intensidad de la luz es adecuada para que los salmones puedan exitosamente detectar a sus presas y a su vez reducir el riesgo de ser detectados por sus depredadores. Un modelo como tal, podría explicar los patrones de máxima captura e intensidad de alimentación de *O. beta* en la laguna de Pueblo Viejo.

Variabilidad espacial

Aunque las tallas de los organismos capturados de *O. beta* no difirieron entre los dos tipos de hábitat, resultó evidente que mostró una marcada preferencia por las localidades con vegetación sumergida, donde fueron capturados más del 80% de los individuos. En ecosistemas estuarinos de Florida, esta especie también muestra una marcada preferencia por este tipo de ambientes (Serafy *et al.*, 1997; Sheridan *et al.*, 1997).

En general, *O. beta* en la laguna de Pueblo Viejo consumió más peces, crustáceos y otros invertebrados en las zonas con *R. maritima* (Tabla 7.6), lo que se puede relacionar con el hecho, que los invertebrados en general tienden a agregarse en ambientes con vegetación sumergida, utilizándolos como áreas de crianza y protección (Heck & Orth, 1980), lo que implica una mayor disponibilidad de estos organismos en estas zonas, como fuente de alimento. En este mismo sentido, en relación a los peces se ha encontrado particularmente en la laguna de Pueblo Viejo, que tanto anchoas (principalmente *A. mitchilli*), como góbidos y la misma especie *O. beta*, tienden a ser más abundantes en las zonas con densos lechos de *R. maritima* (Castillo-Rivera *et al.*, 1994; Castillo-Rivera, 1995). En todo caso, las ligeras diferencias detectadas en la dieta entre hábitat, no fueron significativas.

En cuanto al índice de amplitud y de repleción, dado que ninguna de estas variables mostró diferencias significativas en los promedios por localidad y por hábitat, y ningún otro patrón espacial específico (Tabla 7.9 y Figura 7.5), se puede considerar que la diversidad trófica y la intensidad de la alimentación no sufren cambios espaciales considerables, manteniéndose relativamente constantes dentro de todo el sistema.

FAMILIA PARALICHTHYIDAE RESULTADOS

DIETA GENERAL

En el análisis de la morfología trófica de *Citharichthys spilopterus* se observó una orientación oblicua de la boca, debida a disposición de los huesos premaxilar, maxilar, dentario y articular,

donde los huesos premaxilar y dentario llevan dos filas de dientes cónicos (caninos) de tamaño medio, curvados hacia atrás, en cada lado de las mandíbulas (Figura 8.1 a, b y c). Las espinas branquiales son de tamaño medio, delgadas, ligeramente curvadas hacia delante, y están presentes sólo en los tres primeros arcos (Figura 8.1 e).

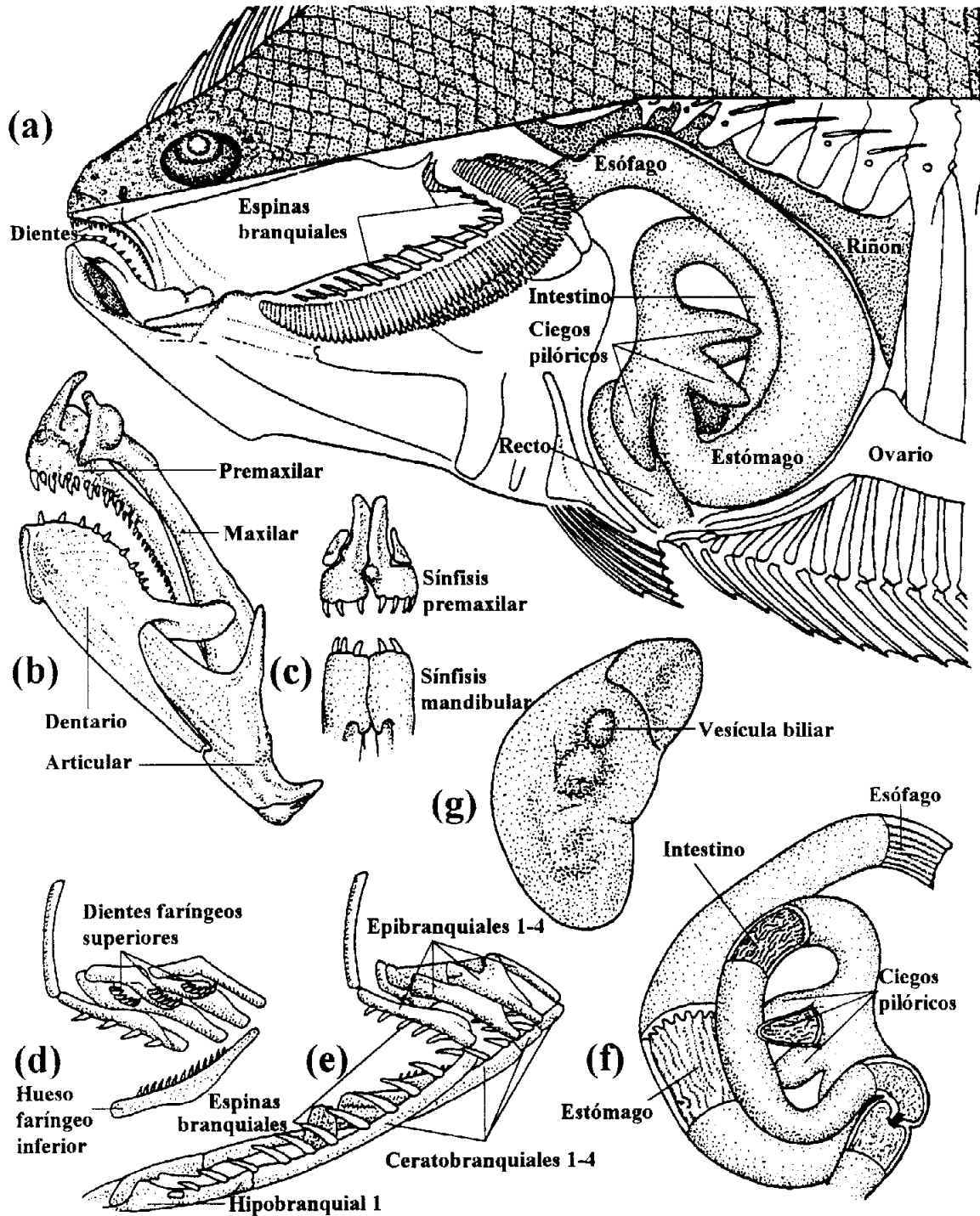


Figura 8.1. Organografía trófica de *Citharichthys spilopterus*. (a) Vista lateral izquierda de las cavidades bucal y visceral. (b) Vista lateral de mandíbulas. (c) Vista anterior de mandíbulas. (d) Huesos faríngeos. (e) Arcos branquiales. (f) Vista lateral del tracto digestivo. (g) Hígado y vesícula biliar.

Los huesos faríngeos inferiores son muy delgados y tienen una fila de dientes puntiagudos curvados hacia atrás (Figura 8.1 d), mientras que los huesos faríngeobranquiales presentan tres procesos óseos, cada uno con una hilera de seis dientes. Aunque la vejiga natatoria está ausente, la cavidad visceral es muy reducida como en el resto de Pleuronectiformes, y el arreglo del tracto digestivo es concéntrico (Figura 8.1 a y f), con esófago corto y estómago grande, el cual presenta forma de C y es carente de un ciego. El intestino es más corto que el estómago, por lo cual no se evaluó su longitud relativa con respecto a la longitud patrón de los individuos, asumiendo que esta definitivamente corresponde a menos de un 100%, y los ciegos pilóricos variaron de dos a cuatro ($\bar{x}=3.90\pm0.327$, con valor modal de 4), los cuales se caracterizaron por ser cortos y amplios. El hígado se presentó como un órgano grande, el cual cubre totalmente el intestino y una parte del estómago en el lado izquierdo, mientras que en el lado derecho éste desarrolla un lóbulo corto entre el esófago y el intestino, con un peso relativo que varió de 0.20 a 5.00%, y valor promedio de 1.08 ± 0.74 . La vesícula biliar se localiza en el lado derecho, entre el intestino y el ciego pilórico superior (Figura 8.1 g).

Para determinar la dieta de *C. spilopterus*, fueron evaluados los contenidos estomacales de 104 individuos, cuyas longitudes patrón variaron de 39.00 a 130.00 mm, los cuales presentaron un promedio de 79.45 mm, mientras que el peso osciló de 0.60 a 38.40 g, con un valor promedio de 8.72 g. El número acumulado de presas ingeridas, se aproximó a una asíntota al 50% de los contenidos estomacales examinados (~50 individuos), lo que sugiere un número suficiente de individuos analizados para identificar los hábitos de alimento de *C. spilopterus* en la laguna de Tampamachoco (Figura 8.2).

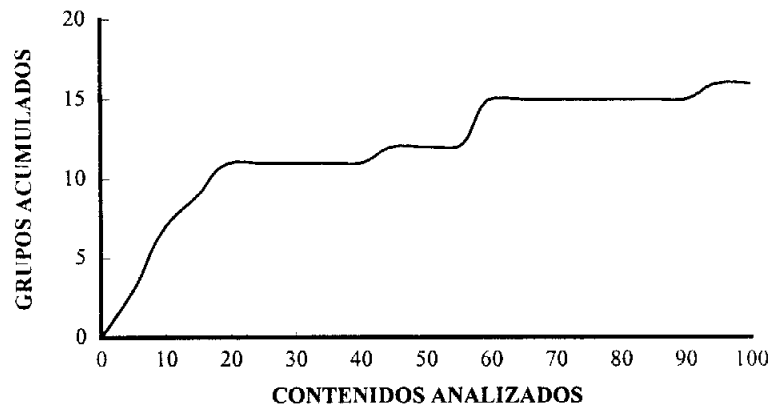


Figura 8.2. Número acumulado de categorías tróficas consumidas por *Citharichthys spilopterus*, en función del incremento del porcentaje de contenidos estomacales analizados.

Los hábitos de alimento de esta especie se basaron principalmente en peces (>50%), aunque los crustáceos y el detritus también fueron fuentes importantes de alimento (Tabla 8.1). Dentro de los peces, los góbidos (peces pequeños principalmente los del género *Gobionellus*, como *G. shufeldti*) y los esciéndidos juveniles (particularmente aquellos del género *Bairdiella*), junto a los restos no determinados, fueron los constituyentes más relevantes, con el hecho notable del canibalismo que presentaron dos individuos.

Con respecto a crustáceos, los más importantes fueron los decápodos (crustáceos de talla media), y dentro de estos, los camarones (*Penaeus* spp.) y los alfeidos (Alpheidae), fueron los más consumidos, aunque en la dieta de esta especie también estuvieron representados los palemónidos (especies de los géneros *Palaemonetes* y *Macrobrachium*) y los braquiuros (predominantemente

los de la familia Portunidae, *Callinectes* spp.). Otros crustáceos, como los peracáridos también contribuyeron a la dieta de *C. spilopterus*, dentro de los cuales los más importantes fueron los misidáceos, aunque los restos no determinados, cumáceos, isópodos (principalmente ‘múnicos’, *Munna* sp.) y tanaidáceos (casi exclusivamente aquellos determinados como *Leptochelia* sp.), también estuvieron presentes en la dieta. Cuando *C. spilopterus* consumió copépodos, los más frecuentes fueron el calanoideo *Pseudodiaptomus coronatus*, el harpacticooideo *Euterpina acutifrons* y ciclopoideo *Oncaea venusta*. Por último, la dieta fue complementada con el consumo relativamente importante (>11%) de detritus.

Tabla 8.1. Frecuencia de ocurrencia e importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de *Citharichthys spilopterus* en la laguna de Tampamachoco. Asimismo, se muestran las importancias relativas de cada uno de estos grupos tróficos en las dietas de machos y hembras.

Grupos Tróficos	Dieta General n=104		Dieta Machos n=69	Dieta Hembras n=35
	Frecuencia	Importancia	Importancia	Importancia
Nematoda	1.92	0.40	0.61	0.00
Crustacea		36.17	38.46	31.65
Copepoda	6.73	2.86	2.78	3.0
Peracarida		12.11	13.94	8.51
Cumacea	1.92	0.69	1.04	0.00
Tanaidacea	0.96	0.08	0.00	0.23
Isopoda	0.96	0.29	0.43	0.00
Mysidacea	11.54	6.41	8.80	1.71
Restos no determinados	13.46	4.64	3.67	6.57
Decapoda		21.20	21.74	20.14
Penaeidae	28.85	16.34	17.32	14.43
Palaemonidae	0.96	0.19	0.29	0.00
Alpheidae	4.81	4.62	4.06	5.71
Brachyura	0.96	0.05	0.07	0.00
Osteichthyes		51.85	52.79	50.00
Gobiidae	25.96	21.54	20.13	24.31
Sciaenidae	8.65	5.05	6.28	2.63
<i>C. spilopterus</i>	1.92	1.23	1.86	0.00
Restos no determinados	41.35	24.03	24.52	23.06
Detritus	21.15	11.58	8.14	18.34
Total de ítems consumidos		16	15	10

Con respecto al índice de amplitud trófica, éste presentó un promedio de 0.297, mientras que el índice de repleción presentó un promedio de 0.868%.

VARIABILIDAD SEXUAL

La longitud promedio de los machos ($\bar{x}=74.01$), fue significativamente menor ($F=14.285$; g.l.=1/102; $P<0.001$) a la de las hembras ($\bar{x}=90.17$), y una prueba de Kolmogorov-Smirnov indicó que además la distribución de frecuencias de tallas entre ambos sexos difirió significativamente ($Z=2.183$, $P<0.001$). Con respecto a las variables morfológicas analizadas,

tanto el promedio del número de ciegos pilóricos ($F=0.746$; g.l.=1/102; $P=0.389$), como el promedio del peso relativo del hígado ($H=0.286$; g.l.=1; $P=0.593$), no difirieron significativamente entre sexos.

Considerando los hábitos del alimento por sexos, aunque se encontró que algunas categorías tróficas correspondieron exclusivamente a uno u otro sexo, las dietas de machos y hembras fueron bastante similares (Tabla 8.1), y en relación con el consumo de organismos de la misma especie, fueron dos machos los que presentaron el canibalismo. El análisis de discriminantes mostró que no existieron diferencias significantes entre las dietas de ambos sexos ($\lambda=0.871$; $P=0.670$).

Aunque los machos consumieron mayor número de categorías tróficas (Tabla 8.1) y su amplitud de nicho trófico promedio ($\bar{x}=0.334$) fue más grande que el de las hembras ($\bar{x}=0.225$), estos promedios no mostraron diferencias significativas ($F=2.059$; g.l.=1/102; $P=0.154$).

Con respecto a la intensidad de la alimentación, aunque las hembras presentaron un valor promedio de índice de repleción ($\bar{x}=0.990$) mayor que el de los machos ($\bar{x}=0.804$), estos no presentaron diferencias significativas ($F=1.109$; g.l.=1/101; $P=0.295$).

VARIABILIDAD ONTOGENICA

En la evaluación de los cambios ontogénicos de *C. spilopterus*, considerando el espectro de tallas que mostraron los individuos y para lograr que los grupos de talla fueran lo más equitativo posible en cuanto al número de organismos que los componen, estos grupos se establecieron cada 30 mm y no cada 40 mm, como fue el criterio general planteado para las otras especies. Así, la talla 1 comprendió los individuos de 39.00 a 70.00 mm, la talla 2 incluyó los individuos de 70.01 a 100.00 mm, y en la talla 3 quedaron incluidos los individuos de 100.01 a 130.00 mm.

El número de ciegos pilóricos tendió a mantenerse constante a medida que los peces crecieron y no existieron diferencias significativas entre los promedios por talla (Tabla 8.2). Por el contrario, el promedio del peso relativo del hígado sí mostró diferencias significativas entre tallas (Tabla 8.2), debidas (Tukey) a que el valor de la talla 3, fue significativamente mayor que el de los otros dos grupos de talla.

Tabla 8.2. Promedios por grupo de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) de las estructuras anatómicas de *Citharichthys spilopterus*. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Pruebas de significación	
				Prueba	P
Número de ciegos pilóricos	3.941 (34)	3.887 (53)	3.882 (17)	F=0.325	0.723
Peso relativo del hígado	1.035 (32)	0.925 (51)	1.660 (16)	F=6.924	0.0016

En relación con la dieta, los hábitos de alimento de *C. spilopterus* sufrieron cambios conforme los peces aumentaron de tamaño, aunque en general en todos los grupos de talla, tanto los peces, como los crustáceos decápodos fueron recursos tróficos más importantes (Tabla 8.3). Para los peces más pequeños (talla 1), una fuente secundaria de alimento estuvo representada por los peracáridos (principalmente misidáceos) y los copépodos. Posteriormente, a medida que los organismos crecen, los copépodos y peracáridos fueron progresivamente reemplazados por peces en la dieta de los individuos de talla media (talla 2) y grande (talla 3), los cuales presentaron una dieta predominantemente piscívora. Como un hecho importante, sólo dos peces pequeños (49 y

66 mm de longitud patrón), consumieron juveniles de su propia especie y el consumo de detritus permaneció relativamente constante en los tres grupos de talla.

Tabla 8.3. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de los diferentes grupos de talla de *Citharichthys spilopterus*.

Grupos Tróficos	Talla 1	Talla 2	Talla 3
	n=34	n=53	n=17
	Importancia	Importancia	Importancia
Nematoda	0.00	0.79	0.00
Crustacea	58.74	25.62	23.94
Copepoda	8.74	0.00	0.00
Peracarida	23.61	8.49	0.42
Cumacea	2.06	0.04	0.00
Tanaidacea	0.00	0.15	0.00
Isopoda	0.88	0.00	0.00
Mysidacea	11.82	5.00	0.00
Restos no determinados	8.85	3.30	0.42
Decapoda	26.39	17.13	23.52
Penaeidae	26.24	11.47	11.76
Palaemonidae	0.00	0.38	0.00
Alpheidae	0.00	5.28	11.76
Brachyura	0.15	0.00	0.00
Osteichthyes	28.62	62.80	64.18
Gobiidae	8.59	23.17	42.35
Sciaenidae	4.71	5.72	3.65
<i>C. spilopterus</i>	3.76	0.00	0.00
Restos no determinados	11.56	33.91	18.18
Detritus	12.64	10.79	11.88
Total de ítems consumidos	12	12	7

Según el análisis de discriminantes, los individuos de las clases de talla 1 y 2 mostraron diferencias significativas en la composición de sus respectivas dietas ($\lambda=0.640$; $P=0.0048$). Los grupos tróficos más importantes que contribuyeron a diferenciar entre las dietas de estas clases de talla, fueron los isópodos (0.859), los copépodos (0.615) y los cumáceos (0.550). También existieron diferencias significativas entre las dietas de los individuos más pequeños (talla 1) y los más grandes ($\lambda=0.539$; $P=0.0088$), con los misidáceos (0.598), peracáridos no identificados (0.578) y copépodos (0.563), como los ítems más importantes en la separación de las dietas. Por el contrario, no existieron diferencias significativas entre las dietas de los individuos de talla 2 y 3 ($\lambda=0.824$; $P=0.447$).

Además, los análisis de correlación mostraron que la longitud patrón de los individuos de *C. spilopterus*, se correlacionó significativamente en forma inversa con el porcentaje de importancia de los copépodos ($r=-0.398$; $P<0.001$) y con el porcentaje de importancia de los peracáridos ($r=-0.326$; $P<0.001$). Asimismo existió una correlación significativa, pero en este caso directa, entre la longitud patrón y el porcentaje de importancia de peces ($r=0.329$; $P<0.001$), mientras

que la importancia en la dieta de los decápodos y el detritus no se correlacionó con la talla de los organismos ($r's < 0.09$; $P's > 0.35$).

La amplitud de nicho trófico mostró una tendencia a disminuir a medida que los peces crecieron, existiendo diferencias significativas entre los valores promedio por talla (Tabla 8.4), las cuales fueron debidas (Tukey) a que el valor de grupo de talla 1, fue significativamente mayor al de los otros dos grupos de talla. Además, existió una correlación significativa inversa entre la longitud patrón de los peces y su correspondiente amplitud de nicho ($r = -0.288$; $P < 0.005$). Por el contrario, la intensidad de la alimentación tendió a aumentar a medida que los peces crecieron, aunque los promedios no mostraron diferencias significativas entre tallas (Tabla 8.4).

Tabla 8.4. Promedios por grupo de talla (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción de *Citharichthys spilopterus*. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad.

	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Pruebas de significación	
				Prueba	P
Índice de amplitud	0.4230 (34)	0.2877 (53)	0.0742 (17)	H=9.314	0.0095
Índice de repleción	0.6939 (34)	0.8533 (52)	1.2587 (17)	H=3.071	0.3817

VARIABILIDAD ESTACIONAL

La talla de los individuos durante la época de lluvias ($\bar{x} = 73.44$), fue significativamente diferente ($H = 12.465$; $g.l. = 1$; $P = 0.0004$) de la talla de los de la época de secas ($\bar{x} = 85.94$), e igualmente las distribuciones de tallas entre estas dos épocas fueron significativamente diferentes ($Z = 1.898$; $P = 0.001$).

Considerando los cambios temporales en los hábitos de alimento de *C. spilopterus*, los copépodos (el grupo trófico de crustáceos más pequeños) fueron frecuentes en la dieta durante el mes de abril, mientras que los misidáceos (y en general los peracáridos) y peneideos (crustáceos decápodos de tamaño relativamente más grande), estuvieron bien representados en la dieta de junio a octubre. En relación con los peces, los góbidos (peces de talla pequeña) representaron más del 20% de la dieta durante enero, marzo, abril y octubre, mientras que los esciéndidos (peces relativamente más grandes) fueron un componente relevante en la dieta de junio a octubre. El canibalismo ocurrió durante el mes abril (talla de la presa < 10 mm) y octubre (talla de la presa < 13 mm).

Estacionalmente, los copépodos, palemónidos, alfeidos, góbidos, restos no determinados de peces y el detritus fueron más importantes durante la época de secas, mientras que los peracáridos (particularmente misidáceos), peneideos y los esciéndidos fueron más importantes durante la estación lluviosa (Tabla 8.5). Un análisis de discriminantes demostró que estas diferencias estacionales en la dieta de *C. spilopterus* fueron significativas ($\lambda = 0.721$; $P = 0.0142$), con los peracáridos (cumáceos: -1.202, isópodos: 0.985 y misidáceos: 0.455) y los esciéndidos (0.510), como los grupos tróficos más importantes en la separación de estas dietas.

La amplitud de nicho trófico de *C. spilopterus* mostró dos pulsos máximos a lo largo del año, el primero de abril a junio (finales de la época de secas e inicio de la época lluviosa) y el segundo durante octubre (época lluviosa; Figura 8.3). Debido a este comportamiento anual, el promedio de la amplitud en la época lluviosa fue ligeramente superior al de la época de secas, pero sin mostrar diferencias significativas (Tabla 8.6). Similarmente, el índice de repleción mostró dos pulsos durante el año, uno en marzo y otro en octubre (Figura 8.3), y aunque la intensidad de la

alimentación fue mayor durante la época lluviosa, tampoco existieron diferencias significativas entre estaciones (Tabla 8.6).

Tabla 8.5. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales durante las épocas de lluvias y de secas, y en los hábitat somero y de canal, de *Citharichthys spilopterus*.

Grupos Tróficos	Lluvias	Secas	Hábitat somero	Hábitat de canal
	n=54 Importancia	n=50 Importancia	n=21 Importancia	n=78 Importancia
Nematoda	0.00	0.84	0.00	0.54
Crustacea	45.20	26.42	37.86	36.07
Copepoda	0.19	5.74	0.00	3.81
Peracarida	16.98	6.86	24.43	9.59
Cumacea	0.00	1.44	3.33	0.03
Tanaidacea	0.15	0.00	0.38	0.00
Isopoda	0.00	0.60	1.43	0.00
Mysidacea	11.24	1.20	14.29	4.71
Restos no determinados	5.59	3.62	5.00	4.85
Decapoda	28.03	13.82	13.43	22.67
Penaëidae	24.24	7.82	8.67	18.76
Palaemonidae	0.00	0.40	0.95	0.00
Alpheidae	3.70	5.60	3.81	3.85
Brachyura	0.09	0.00	0.00	0.06
Osteichthyes	45.28	58.94	54.57	50.02
Gobiidae	18.12	25.24	23.76	22.32
Sciaenidae	9.72	0.00	8.71	4.39
<i>C. spilopterus</i>	1.11	1.36	0.00	1.64
Restos no determinados	16.33	32.34	22.10	21.67
Detritus	9.52	13.80	7.57	13.40
Total de ítems consumidos	12	13	12	13

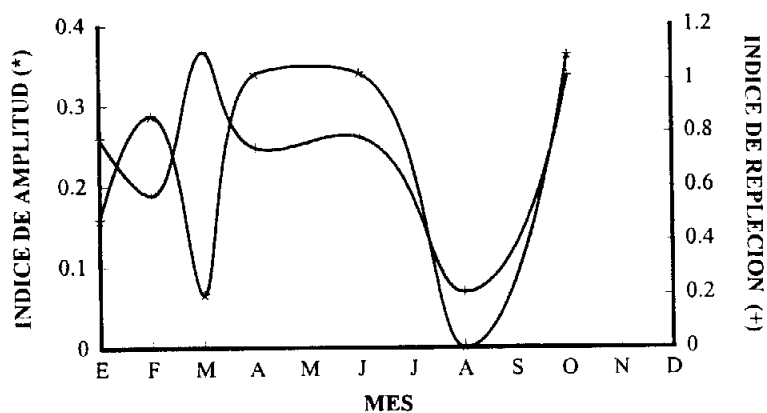


Figura 8.3. Comportamiento de los promedios mensuales de la amplitud de nicho trófico y del índice de repleción de *Citharichthys spilopterus*.

Tabla 8.6. Promedios (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción durante las épocas de lluvias y secas, de la especie *Citharichthys spilopterus*. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad, por mes y época.

	Análisis por mes		Promedio Lluvias	Promedio Secas	Análisis por época	
	Pruebas de significación Prueba	P			Pruebas de significación Prueba	P
Índice de amplitud	H=6.618	0.357	0.3492 (54)	0.2407 (50)	F=2.2988	0.1326
Índice de repleción	F=0.610	0.7218	0.9239 (53)	0.8079 (50)	F=0.4786	0.4906

VARIABILIDAD ESPACIAL

Debido a que en la laguna de Tampamachoco, *C. spilopterus* no es capturada eficientemente en las zonas con vegetación sumergida, en el análisis de su variabilidad espacial se consideraron dos tipos de ambientes diferentes a aquellos considerados para las otras especies analizadas en el presente estudio. El primero, incluyó localidades de muestreo someras, mientras que el segundo, incluyó las localidades en el canal de navegación del sistema, las cuales presentan una profundidad relativamente mayor.

Entre estos dos tipos de ambientes, las longitudes promedio de los organismos capturados en hábitat someros ($\bar{x}=79.43$) y de canal ($\bar{x}=78.77$), no difirieron significativamente ($F=0.018$; g.l.=1/97; $P=0.893$), y tampoco difirieron las distribuciones de sus tallas ($Z=0.879$; $P=0.442$).

Con respecto a la variación espacial de los hábitos de alimento (Tabla 8.5), aunque en ambos hábitat se consumieron casi la misma cantidad de invertebrados crustáceos, existieron ligeras diferencias, ya que en el hábitat somero *C. spilopterus* tendió a consumir más peracáridos, mientras que el hábitat de canal, consumió más decápodos. Con respecto a los peces, el consumo fue similar en ambos tipos de ambiente, tanto a nivel global como al nivel de cada uno de los ítem que constituyeron este grupo. Sin embargo, el análisis de discriminantes demostró que estas ligeras diferencias no fueron significativas ($\lambda=0.804$; $P=0.250$).

El comportamiento de la amplitud de nicho y del índice de repleción se muestran en la Figura 8.4, en la cual se puede apreciar que ambas variables presentaron el valor promedio más alto, en la región media de la laguna (localidad 6; Figura 1.3), pero sin mostrar un patrón específico. Entre localidades sólo la amplitud mostró diferencias significativas, debidas (Tamhane) a que el promedio de la localidad 6 (en el canal) fue significativamente mayor al que presentaron las localidades 1 y 5 (someras). El análisis por hábitat mostró que la amplitud promedio fue mayor en las localidades someras, y por el contrario el promedio de índice de repleción fue ligeramente mayor en las localidades correspondientes al canal de navegación, pero entre ambientes ninguna de las dos variables mostraron diferencias significativas (Tabla 8.7).

Tabla 8.7. Promedios (con tamaño de muestra entre paréntesis) del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción en los hábitat somero y de canal, de la especie *Citharichthys spilopterus*. También se señalan los resultados de las pruebas estadísticas y sus correspondientes niveles de probabilidad, por localidad y hábitat.

	Análisis por localidad		Promedio Somero	Promedio Canal	Análisis por hábitat	
	Pruebas de significación Prueba	P			Pruebas de significación Prueba	P
Índice de amplitud	H=12.768	0.047	0.305 (21)	0.299 (78)	F= 0.092	0.763
Índice de repleción	F=0.640	0.698	0.874 (20)	0.890 (78)	F= 0.006	0.941

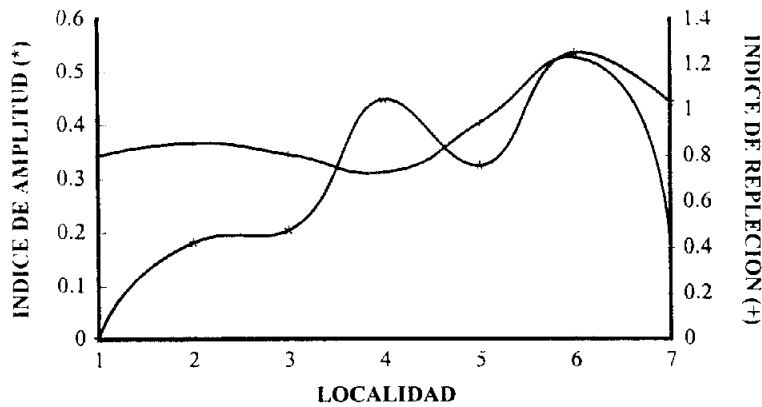


Figura 8.4. Comportamiento de los promedios por localidad de la amplitud de nicho trófico y del índice de repleción de *Citharichthys spilopterus*.

DISCUSION

Dieta general

En general, los lenguados están bien representados en las aguas costeras en la región occidental del Golfo de México, constituyendo un alto porcentaje de la fauna acompañante en la pesca del camarón en esta área, lo que los convierte en un recurso potencial a futura explotación. A pesar de lo anterior, poco se conoce de la biología y ecología de los peces planos en esta región (Flores-Coto *et al.*, 1991; Castillo-Rivera *et al.*, 2000). Particularmente para *C. spilopterus*, aunque existe cierta información sobre su cariotipo (LeGrande, 1975), estadios larvales (Tucker, 1982; Flores-Coto *et al.*, 1991), inversión de la simetría (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 1992), crecimiento (Reichert & Van der Veer 1991; Joyeux *et al.*, 1995) y reproducción (Chaves & Vendel, 1997), se tiene poca información sobre alimentación en lagunas costeras mexicanas, existiendo sólo dos trabajos, uno de los cuales es producto derivado de la presente investigación.

Esta especie presenta una amplia distribución geográfica, la cual va desde Nueva York hasta el sur de Brasil (Briggs & Weber 1986; Robins & Ray 1986), siendo el miembro del orden de los Pleuronectiformes mejor representado en las lagunas costeras mexicanas del Golfo de México (Reséndez-Medina & Kobelkowsky, 1991), y particularmente en la laguna de Tampamachoco, donde se obtuvieron los presentes datos, *C. spilopterus* es una de las especies más abundantes (Castro-Aguirre *et al.*, 1986; Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 1992).

Con respecto a su anatomía trófica, el tamaño de la boca de *C. spilopterus* (Figura 8.1), guarda una posición intermedia con respecto a las otras especies de su mismo grupo taxonómico (independientemente del criterio sistemático a seguir) que habitan en la región occidental del Golfo de México (Topp & Hoff, 1972). Así, un extremo lo ocupan especies de boca muy grande (*Paralichthys* y *Cyclopsetta*), mientras el extremo de peces con boca muy pequeña lo representan especies del género *Etropus*, que además muestran la característica de presentar dentición sólo en la mandíbula del lado ocular.

Los rasgos morfológicos de la porción anterior del sistema digestivo, como los dientes puntiagudos de la boca y faringe, el tamaño medio y número reducido de espinas branquiales, están relacionados con sus hábitos carnívoros (Lagler *et al.*, 1977). Asimismo, *C. spilopterus* tiene un estómago típico de carnívoro y el número de ciegos pilóricos es característico de la familia Bothidae (Figura 8.1), mientras que la longitud del intestino es corta, lo que es común en especies carnívoras (Nikolsky, 1963; Jobling, 1995; Moyle & Cech, 1996).

Considerando la dieta general de esta especie (Tabla 8.1), se le puede considerar como un consumidor de tercer orden con un amplio espectro trófico (carnívoro 'eurífago'), el cual depreda principalmente sobre peces y crustáceos, exhibiendo en general una característica de verdadero depredador. El tamaño medio de su boca, determina que los peces consumidos sean relativamente pequeños (góbidos, fragmentos de peces y juveniles de esciéndidos) y la presencia en su dieta de góbidos, peneideos, alfeidos y misidáceos, sugiere que esta especie se alimenta preferentemente sobre organismos bentónicos. A pesar de su conducta alimentaria y morfología trófica, las cuales no son idóneas para el consumo de detritus, esta fuente de alimento fue comúnmente encontrada en los estómagos de *C. spilopterus* (más de 10% en la dieta total). La importancia del detritus en los estuarios, como recurso alimenticio para peces, particularmente en ecosistemas tropicales, se ha reconocido desde que Darnell (1961) llamó la atención sobre este punto (Gerking, 1994; Moyle & Cech, 1996).

De acuerdo con la Figura 8.2, con el número de contenidos estomacales analizados, se puede afirmar que la dieta de *C. spilopterus* en la laguna de Tampamachoco, quedó bien representada. De hecho, esta dieta es bastante similar a la reportada para la especie en la misma laguna López-López *et al.* (1991) y en ecosistemas costeros templado-cálidos del Norte del Golfo de México (Day *et al.*, 1973; Diener *et al.*, 1974) y fríos de Georgia, EE.UU. (Stickney *et al.*, 1974).

Variabilidad sexual

A pesar que las tallas de machos y hembras difirieron significativamente, las dietas de ambos sexos fueron bastante similares (Tabla 8.1), de hecho un análisis de discriminantes mostró que las diferencias sexuales en los hábitos de alimento no fueron significativas, probablemente porque machos y hembras no muestran segregación espacial (por hábitat), ni estacional (por épocas). Por el contrario, en algunas especies de lenguados, sí se han encontrado diferencias entre las dietas de machos y hembras (Molinero & Flos, 1991).

Aunque la dieta de los machos fue más diversa y la intensidad de la alimentación en las hembras fue mayor, tanto la amplitud de nicho trófico como el índice de repleción, no mostraron diferencias significativas entre sexos.

Variabilidad ontogénica

Con respecto a las estructuras morfológicas, el número de ciegos pilóricos tendió a mantenerse constante a medida que los peces aumentaron de talla, sin mostrar diferencias significativas, pero por el contrario, el peso relativo del hígado fue significativamente más grande en los individuos de mayor talla, que en los medianos y grandes (Tabla 8.2).

En general, es normal que los peces muestren cambios ontogénicos distintivos en la dieta y selección del tipo de presa, y en el caso particular de *C. spilopterus*, aunque la dieta se basó principalmente en el consumo peces y decápodos en todas las tallas, se detectaron cambios en sus hábitos de alimento, a medida que los organismos aumentaron de talla (Tabla 8.3). Así, los copépodos y los peracáridos tuvieron una importancia relativa sólo para los individuos pequeños y estos grupos tróficos pueden representar fuentes de alimento aún más importantes en individuos de talla menor a la analizada en el presente estudio. En este sentido, Toepfer y Fleeger (1995a) en Louisiana, EE.UU., encontraron que para esta especie los copépodos representan el recurso alimenticio más importante (> 80%) en juveniles pequeños (longitud patrón de 10 a 29 mm), mientras que los individuos entre 39 y 49 mm de longitud patrón, consumieron sólo el 9.78% de copépodos calanoideos y la principal fuente de alimento ingerida a esta talla fueron los misidáceos (cifras cualitativa y cuantitativamente similares a las correspondientes tallas del presente estudio, Tabla 8.3).

En la laguna de Tampamachoco, a medida que los individuos de *C. spilopterus* crecieron, pudieron consumir presas relativamente más grandes (como peces), debido a lo cual y de acuerdo con el análisis de discriminantes, los hábitos de alimento de los individuos pequeños (talla 1), mostraron diferencias significativas con aquellos de los individuos medianos y grandes ($P's < 0.01$), con los copépodos y peracáridos, como los grupos tróficos que más contribuyeron en la separación de estas dietas. Considerando los valores de la Lambda de Wilks (λ), las mayores diferencias en las dietas se dieron entre los individuos pequeños (talla 1) y los más grandes (talla 3), mientras que las menores diferencias se dieron entre las dietas de los individuos medianos (talla 2) y los grandes (talla 3), las cuales de hecho no presentaron diferencias significativas. Así, los hábitos de alimento de esta especie sufren un cambio brusco a partir de los 70 mm, para permanecer posteriormente relativamente constantes. Además de este cambio puntual, tanto los copépodos como los peracáridos y peces, mostraron un cambio gradual significativo conforme los individuos de *C. spilopterus* aumentaron de talla ($r's > 0.3$; $P's < 0.001$), lo cual concuerda con los resultados previamente discutidos.

Para esta especie, la tendencia a consumir presas de tamaño pequeño como copépodos y peracáridos cuando los individuos son pequeños y consumir presas más grandes a medida que estos aumentan de tamaño, también ha sido reportada en otros estudios desarrollados en ambientes templados (Diener *et al.*, 1974; Stickney *et al.*, 1974; Toepfer & Fleeger, 1995a). Los cambios anteriormente descritos guardan relación con la capacidad diferencial (determinada por la talla), que la especie tiene para consumir diferentes tamaños de presa, debido a que un pez pequeño podría estar imposibilitado para manejar un tipo de presa grande, pero cuando crece podría capturar presas más grandes, permitido parcialmente por los cambios en el tamaño de la boca y su correspondiente capacidad de abertura (Wootton, 1990; Jobling, 1995).

Con respecto a los cambios ontogénicos en la diversidad de presas consumidas, Wootton (1990) argumenta que cuando un pez crece en longitud, se incrementa la diversidad de su dieta. Por el contrario, en *C. spilopterus* el número de grupos tróficos consumidos (Tabla 8.3) y la amplitud de nicho trófico disminuyeron (ésta última significativamente) a medida que los organismos aumentaron de tamaño (Tabla 8.4). Esto sugiere que los individuos grandes satisfacen sus requerimientos nutricionales con un menor número de presas, las cuales son relativamente más grandes (como los peces), implicando esto un menor esfuerzo de captura, lo que energéticamente es conveniente. Esto se puede relacionar con el aporte nutricional de cada grupo alimenticio, ya que de acuerdo con estimaciones de Jobling (1995), cada gramo de pez contiene más proteínas, lípidos y energía que un correspondiente gramo de crustáceo.

Por último, aunque la intensidad de alimentación no cambió significativamente entre los grupos de talla, si existió una tendencia a aumentar cuando la longitud de los peces se incrementa, lo cual fue sugerido, aunque no demostrado para esta especie por Toepfer y Fleeger (1995b). El aumento en el volumen de alimento ingerido a medida que los peces aumentan de tamaño, se puede relacionar con el similar comportamiento de aumento en el peso relativo del hígado, dada la función que en peces tiene esta glándula en el proceso de digestión y almacenamiento de grasas y carbohidratos (Lagler *et al.*, 1977).

Variabilidad estacional

Aunque los individuos analizados fueron significativamente más pequeños durante la época de lluvias, las diferencias estacionales en tallas parecen tener poca incidencia en el tamaño del tipo de alimento ingerido por *C. spilopterus* (Tabla 8.5). En este sentido, en la época de secas (cuando los individuos de esta especie presentaron una talla promedio mayor), existió una tendencia a consumir los organismos más pequeños de cada una de las principales categorías tróficas. Así, de

crustáceos consumió más copépodos y de peces consumió más góbidos (los peces de talla menor) y restos no determinados (los cuales probablemente representan la ingestión de fragmentos pequeños de organismos). Por el contrario durante la época lluviosa (cuando la talla promedio de los individuos fue menor), aunque consumió más peracáridos (caracterizados por ser crustáceos relativamente pequeños), también consumió más peneideos (decápodos grandes) y esciénidos (los peces de mayor talla).

Los cambios estacionales en los hábitos de alimento de los peces pueden ser causados por cambios estacionales en la disponibilidad y vulnerabilidad de las presas. Así, el mayor consumo de copépodos por *C. spilopterus* en abril (época de secas), se relaciona con el período durante el cual estos organismos son más frecuentes en las lagunas costeras del este del Golfo de México. Por otro lado, una proporción significativa de peracáridos y peneideos estuvieron presentes en la dieta de esta especie, cuando estos crustáceos son más frecuentes en el bentos de la laguna, de julio a octubre (época lluviosa; García, 1989; López-López *et al.*, 1991).

Con respecto a los peces, los góbidos pequeños (principalmente los del género *Gobionellus*) son abundantes en la laguna de Tampamachoco durante la estación seca (Ríos *et al.*, 1991), período durante el cual representaron un recurso trófico importante para *C. spilopterus*, mientras que los esciénidos, son abundantes durante la estación lluviosa (Ríos *et al.*, 1991), período durante el cual también fueron comunes en los contenidos estomacales de este lenguado. El canibalismo ocurrió en los meses de abril y octubre, durante el período reproductor y subsiguiente metamorfosis de ésta especie (Reichert & Van der Veer, 1991; Chaves & Vendel 1997), cuando es altamente vulnerable. En el presente estudio, este hecho se considera como un canibalismo incidental, el cual no representa una estrategia especial de depredación o mecanismo denso dependiente vinculado con la competencia intraespecífica.

El análisis de discriminantes demostró que estos cambios estacionales en la dieta fueron significativos, siendo los peracáridos y esciénidos, los grupos tróficos más importantes en la separación de las dietas, y de acuerdo con los valores de la Lambda de Wilks (λ), las diferencias estacionales en la dieta fueron menos conspicuas que las que existieron entre tallas. Los cambios entre épocas en la dieta de *C. spilopterus* registrados en el presente estudio, son muy similares a los reportados para esta especie en la misma laguna (López-López *et al.*, 1991).

Aunque la amplitud del nicho trófico no mostró diferencias significativas entre meses ni entre épocas (Tabla 8.6), ésta fue más grande durante la estación lluviosa, cuando la precipitación incrementa la descarga de los ríos y el escurrimiento de las cuencas de los sistemas estuarinos del este del Golfo de México, aportando esta materia orgánica 'alóctona' y nutrientes hacia la laguna (Castillo-Rivera *et al.*, 1994). Este hecho permite un incremento en la disponibilidad y diversidad de los recursos tróficos, y en consecuencia un incremento en la amplitud del nicho trófico.

El índice de repleción tampoco mostró diferencias significativas entre meses ni entre épocas, pero los pulsos que mostró durante marzo y octubre (Figura 8.3), concuerdan con los pulsos máximos de producción del sistema estudiado (Contreras, 1983) y en general con los pulsos que presentan todas las lagunas costeras mexicanas del Golfo de México (Contreras, 1995), así, a mayor producción, mayor disponibilidad de recursos tróficos y en consecuencia mayor intensidad en la alimentación.

Variabilidad espacial

Entre ambientes, la talla de los individuos no mostró diferencias significativas y a pesar que los hábitos de alimento determinados para el hábitat somero y para el hábitat de canal, presentaron ligeras diferencias (Tabla 8.5), de acuerdo con el análisis de discriminantes éstas tampoco fueron

significativas. Esto puede significar, que los recursos tróficos de los cuales se alimenta *C. spilopterus* en la laguna de Tampamachoco, se distribuyen más o menos equitativamente en los dos tipos de ambientes analizados, y a su vez también podría contribuir a explicar porqué la amplitud de nicho trófico no mostró diferencias significativas entre hábitat (Tabla 8.7). Similarmente, Stickney *et al.* (1974) analizando la variabilidad espacial de la dieta de esta especie en Georgia, encontraron que los hábitos de alimento fueron muy similares en dos tipos de ambientes semejantes a los considerados en el presente estudio.

Con respecto al índice de repleción (Tabla 8.7), aunque tampoco existieron diferencias significativas entre localidades y hábitat, existió una tendencia a alimentarse más intensamente en las localidades de canal (donde la profundidad del tirante de agua es mayor, Figuras 1.3 y 8.4). En este sentido, Toepfer & Fleeger (1995b) analizando la influencia de las variables ambientales sobre la alimentación de esta especie, encontraron que la profundidad del agua es importante para la eficiencia con que se alimenta.

ESTRUCTURA TROFICA DE LA COMUNIDAD RESULTADOS Y DISCUSION

Hábitos de alimento, gremios y niveles tróficos

Para el análisis de la estructura trófica de la comunidad de peces de los sistemas analizados, se consideraron todos los individuos de cada especie, excepto en los casos de *L. rhomboides* y *D. auratus*, de los cuales fue elegida una muestra aleatoria constituida por los contenidos estomacales de 200 individuos. Así, fueron considerados en la presente sección los contenidos estomacales de las 16 especies analizadas que corresponden a 1,378 individuos.

En suma fueron determinados un total de 64 grupos tróficos sobre los cuales estas especies se alimentaron, y para el análisis global de la comunidad, bajo criterios taxonómicos, de tamaño de presa y de preferencia de hábitat, estos grupos tróficos fueron reordenados y reducidos a 22 grupos, correspondientes a nueve grandes categorías (en negritas Tabla 9.1).

La primera categoría la representa el plancton, formada por dos grupos tróficos, el fitoplancton y el zooplancton. El fitoplancton estuvo constituido por diatomeas centrales, *Navicula* sp., *Nitzschia* sp., *Diploneis* sp., otras diatomeas penales, *Rhizosolenia* sp., otras diatomeas filamentosas, Peridiniaceae, Gymnodiniaceae y Dinophysiaceae, siendo todos estos ítem exclusivos de la dieta de los miembros de la Familia Clupeidae. El Zooplancton incluyó Tintinida, Cladocera (ambos exclusivos de la Familia Clupeidae) y Ostracoda.

La segunda categoría estuvo constituida únicamente por un grupo trófico, correspondiente a la subclase Copepoda, el cual se consideró independientemente del zooplancton, por la enorme importancia que estos organismos representaron en la dieta de la mayoría de las especies y porque no todos los miembros de este taxón son constituyentes del plancton. Este grupo trófico estuvo representado por los copépodos de los ordenes Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida.

La tercera gran categoría fue la de otros invertebrados no crustáceos, incluyéndose en ella tres grupos tróficos, Insecta, invertebrados acuáticos menores y Polychaeta-Mollusca. Debido a que los insectos fueron el único grupo consumido cuyo principal hábitat no es el acuático, estos fueron considerados por separado, a pesar de su baja representatividad en la dieta de las especies (Tabla 9.1). Los invertebrados acuáticos menores, de talla regularmente pequeña, fueron considerados como un sólo grupo donde se incluyó a Chaetognatha, Turbellaria (planarias) y Nematoda. El último grupo trófico dentro de esta categoría incluyó a los poliquetos y moluscos, que representan invertebrados acuáticos no crustáceos principalmente asociados al fondo.

Considerando que los crustáceos constituyeron una de las fuentes de alimento más importantes en la dieta de los peces, estos fueron divididos en tres categorías mayores, Peracarida, Decapoda y restos de crustáceos. Los peracáridos incluyeron cuatro grupos tróficos: Tanaidacea, Amphipoda, otros peracáridos y restos no determinados. Los anfípodos fueron representados por los miembros de las familias Gammaridae (principalmente *Gammarus mucronatus*) y Caprellidae, mientras que los otros peracáridos incluyeron representantes de los ordenes Cumacea, Isopoda y Mysidacea. Los decápodos comprendieron cuatro grupos tróficos, correspondientes a los infraordenes Penaeidea, Caridea, Brachyura y restos no determinados. Los peneideos estuvieron constituidos principalmente por especies del género *Penaeus*, mientras que los carídeos por representantes de las familias Palaemonidae y Alpheidae. Los braquiuros consumidos fueron substancialmente aquellos de la familia Portunidae (principalmente los del género *Callinectes*) y por especies de otras familias de cangrejos. Los restos de crustáceos fueron considerados como una sola unidad debido a la enorme importancia que representaron en la dieta de algunos peces.

La séptima categoría mayor estuvo representada por Osteichthyes (peces óseos), considerándose en ella tres grupos tróficos, los miembros de la familia Gobiidae, las especies de otras familias (Engraulidae –Anchoas-, Atherinidae, Ariidae, Batrachoididae, Sciaenidae y Paralichthyidae) y restos no determinados.

La octava categoría trófica la representaron tres grupos tróficos de origen vegetal, Macroalgae, pastos y restos no determinados. Al grupo de las macroalgas correspondieron los miembros de Cyanophyta, Chlorophyta y Rhodophyta, mientras que los pastos estuvieron exclusivamente representados por *Ruppia maritima*. La última categoría constituyó un sólo grupo trófico, el detritus, que incluyó tanto el orgánico como el inorgánico.

De acuerdo a los grupos tróficos definidos anteriormente, los hábitos de alimento de las especies estudiadas (Tabla 9.1) muestran agrupamientos en gremios específicos, entendiendo el concepto de gremio como un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales en una forma similar (Root, 1967; Begon *et al.*, 1996). Así, tomando en cuenta los criterios de Gerking (1994), los clupeidos *B. gunteri* y *B. patronus* representan organismos filtradores micrófagos; *B. ronchus*, *C. arenarius*, *O. beta* y *C. spilopterus* constituyen depredadores bentónicos; y las tres especies de áridos, con una amplia diversidad de tipos de presa consumidos (crustáceos, peces, vegetales y detritus) representan a los omnívoros. Los individuos de talla mediana y grande de la familia Sparidae y Gerreidae, constituyen herbívoros macrófitos y detritívoros respectivamente, mientras que los individuos de talla pequeña de estas familias y los esciénidos *B. chrysoira* y *M. undulatus* constituyen depredadores de partículas, refiriéndose este último término a presas pequeñas vivas, regularmente representados por organismos del zooplancton (Gerking, 1994).

Un hecho relevante dentro de la estructura trófica de la comunidad de peces en los sistemas estudiados, fue la enorme importancia que presentó el detritus en los hábitos de alimento de las especies (a nivel global la fuente de alimento más importante con ~32% de importancia relativa, Tabla 9.1), la cual varió entre un 11 y 14% en depredadores bentónicos, alrededor del 40% en los omnívoros y hasta aproximadamente 70% en los detritívoros. Este recurso trófico es comúnmente encontrado en el tubo digestivo de los peces, inclusive llega a ser el principal alimento de especies con importancia comercial (Odum & Heald, 1975; Mann, 1988; 1991). Su importancia como recurso alimenticio para peces, fue señalada originalmente (Gerking, 1994; Moyle & Cech, 1996) por Darnell (1961) en un estudio del espectro trófico de una comunidad estuarina en el lago Pontchartrain, Louisiana, EE.UU., en el cual cinco de las especies analizadas, también fueron consideradas en el presente trabajo y en ambos estudios el consumo de detritus (importancia porcentual) fue muy similar para cada una.

En los ecosistemas acuáticos las redes tróficas pueden comprender dos rutas principales (Barnes & Mann, 1980), una cadena trófica de herbívoros o pastoreo (plantas→ herbívoros→ carnívoros) y otra basada en el consumo de detritus (detritus→detritívoros-‘microbívoros’→ carnívoros), manteniendo esta última en la mayoría de las situaciones, un mayor flujo de energía y materia que la ruta de herbívoros (Odum & Heald, 1975; Mann, 1988). En estos ambientes, los principales consumidores de detritus son invertebrados como protozoos, poliquetos, moluscos, copépodos, peracáridos, equinodermos, etc., aunque mucha evidencia sostiene que la mayoría de estos organismos no asimilan directamente el detritus, sino que se nutren de los microorganismos como bacterias y hongos asociados a este recurso -‘microbívoros’- (Fenchel, 1970; Mann, 1980, 1991; Pomeroy, 1980; Roman, 1984). Muchos peces a su vez se alimentan de estos invertebrados, lo que fortalece aún más la importancia de esta ruta (Odum & Heald, 1975).

Tabla 9.1. Principales grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de las especies *Brevoortia gunteri* (B. g.), *Brevoortia patronus* (B. p.), *Archosargus probatocephalus* (A. p.), *Lagodon rhomboides* (L. r.), *Diapterus rhombeus* (D. r.), *Diapterus auratus* (D. a.), *Eucinostomus melanopterus* (E. m.), *Bagre marinus* (B. m.), *Cathorops melanopus* (C. m.), *Ariopsis felis* (A. f.), *Bairdiella chrysoura* (B. c.), *Micropogonias undulatus* (M. u.), *Cynoscion arenarius* (C. a.), *Bairdiella ronchus* (B. r.), *Opsanus beta* (O. b.) y *Citharichthys spilopterus* (C. s.), en las lagunas de Pueblo Viejo y Tampamachoco.

	B. g.	B. p.	A. p.	L. r.	D. r.	D. a.	E. m.	B. m.	C. m.	A. f.	B. c.	M. u.	C. a.	B. r.	O. b.	C. s.	Total
Grupos Tróficos	n=38	n=62	n=52	n=200	n=36	n=200	n=130	n=13	n=143	n=77	n=132	n=63	n=11	n=31	n=86	n=104	n=1378
Plancton	73.58	78.42	0	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0	0	0	0	0	5.57
Fitoplancton	42.82	61.47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.95
Zooplancton	30.76	16.95	0	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0	0	0	0	0	1.62
Copepoda	12.09	6.69	7.85	7.69	21.89	19.05	52.09	0	22.55	0.71	33.14	0.08	0	0	0	2.86	16.07
Otros Invertebrados	0	0	3.51	2.55	4.08	3.47	4.28	0	1.38	1.83	3.07	1.75	0	0.97	7.21	0.40	2.63
Insecta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.82	0	0	0	0	1.16	0	0.17
Invertebrados menores	0	0	0	0	3.19	0.11	0.05	0	0.07	0	3.07	0.08	0	0	2.44	0.40	0.59
Polychaeta-Mollusca	0	0	3.51	2.55	0.89	3.36	4.23	0	1.31	0.01	0	1.67	0	0.97	3.61	0	1.87
Peracarida	0	0	19.04	28.23	0.03	2.11	11.23	0	12.2	4.09	4.71	47.86	8.18	4.19	22.73	12.11	12.81
Tanaidacea	0	0	0.43	0.99	0	1.22	7.27	0	6.08	1.62	0.08	44.92	0	4.19	9.53	0.08	4.50
Amphipoda	0	0	18.18	26.25	0.03	0.44	3.32	0	6.12	2.47	3.25	2.30	0	0	12.79	0	6.86
Otros peracáridos	0	0	0.43	0.99	0	0	0.15	0	0	0	1.38	0.64	8.18	0	0.41	7.39	0.99
Restos de peracáridos	0	0	0	0	0	0.45	0.49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.64
Decapoda	0	0	0	0.36	0	0	0.14	13.08	2.01	21.96	9.82	11.99	25.45	32.27	22.12	21.21	7.03
Penacidea	0	0	0	0.18	0	0	0	3.08	0.58	5.10	2.69	3.41	9.09	7.10	1.45	16.35	2.37
Caridea	0	0	0	0.18	0	0	0.14	3.08	0.58	5.10	2.69	3.41	9.09	7.10	3.33	4.81	1.63
Brachyura	0	0	0	0	0	0	0	0	0.42	5.07	0.77	0.65	0	14.84	14.24	0.05	1.66
Restos de Decápodos	0	0	0	0	0	0	0	6.92	0.43	6.69	3.67	4.52	7.27	3.23	3.10	0	1.37
Restos de Crustáceos	0	18.68	14.53	0	0	0	5.69	16.8	6.81	26.15	12.43	12.17	35.00	36.90	33.73	51.85	11.63
Osteichthyes	0	1.68	1.24	0	0	0	0.10	35.76	6.81	26.15	12.43	12.17	35.00	36.90	33.73	51.85	11.63
Gobiidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.32	2.58	8.40	21.54	2.24
Otras Familias	0	0	0	0	0	0	0	5.38	0.42	3.51	0	0	4.32	2.58	8.45	6.28	1.38
Restos de peces	0	1.68	1.24	0	0	0	0.10	30.38	6.39	22.64	12.43	12.17	26.36	31.74	16.88	24.03	8.01
Plantas	0	29.92	25.55	0.42	5.57	0.23	8.69	2.33	8.69	7.11	0.30	0.56	0	0.19	0	0	6.46
Macroalgae	0	0	2.99	11.15	0.14	4.55	0.15	0.27	0.73	2.05	0	0	0	0	0	0	2.60
<i>Ruppia maritima</i>	0	0	4.48	2.70	0	0.01	0	0.27	0.73	2.05	0	0	0	0	0	0	0.76
Restos de plantas	0	0	22.45	11.70	0.28	1.01	0.08	8.15	0.87	3.01	0.30	0.56	0	0.19	0	0	3.10
Detritus	14.33	14.90	19.31	19.85	73.58	69.81	31.92	36.77	35.92	18.66	36.44	25.59	31.36	25.48	14.19	11.58	32.10

Otros recursos tróficos importantes dentro de la estructura trófica de la comunidad de peces (Tabla 9.1), fueron los copépodos (~16%), los peracáridos y los peces (ambos ~12%), mientras que los grupos con menor importancia fueron el plancton, los ítem vegetales (ambos ~6%) y los invertebrados no crustáceos (~3%, incluidos los insectos). Esto último implica que en los sistemas estudiados existe una baja incidencia de herbívoros, lo cual también se ha observado en muchas comunidades de peces estuarinos, siendo comúnmente los espáridos como *L. rhomboides* los que consumen cantidades importantes de material vegetal (Motta *et al.*, 1995)

Considerando toda la variabilidad de hábitos de alimento de la comunidad de peces (16 especies y 22 grupos tróficos), en el sistema que comprende las lagunas de Pueblo Viejo y Tampamachoco, un análisis de discriminantes múltiple demostró que la mayor parte de la variabilidad (>97%) quedó incluida en la primera función discriminante, que junto con la segunda y tercera función alcanzó una variabilidad acumulada mayor al 99% (Tabla 9.2). El 100% de la variabilidad acumulada se obtuvo en la 12^{da} función, presentándose hasta ésta valores significativos, con un 46.6% de casos correctamente clasificados. De acuerdo a los valores de la Lambda de Wilks, y contrario a lo que se observó en el análisis por familia, se puede apreciar que cuando se considera a la comunidad de peces, la segregación de las dietas entre especies fue bastante pronunciada.

Tabla 9.2. Resultados del análisis de discriminantes múltiple para las tres primeras funciones discriminantes, aplicados a los 22 grupos tróficos (variables discriminatorias) presentes en la dieta de las 16 especies de peces, de las lagunas de Pueblo Viejo y Tampamachoco.

Función	Variabilidad %	Variabilidad acumulada %	Lambda de Wilks (λ)	Ji-cuadrada (χ^2)	Grados de libertad	P
1	97.80	97.80	0.000	11,334.045	330	<0.001
2	0.70	98.50	0.045	4,219.332	294	<0.001
3	0.50	99.10	0.105	3,064.965	260	<0.001

Análisis de varianza simples aplicados a cada uno de los grupos tróficos, mostraron que todos presentaron diferencias significativas entre especies ($F's > 2.600$; g.l.=15/1362; $P's < 0.001$) y de acuerdo con la matriz de correlaciones del análisis de discriminantes, los grupos tróficos que más contribuyeron en la diferenciación de la dieta entre especies fueron, para la primera función el fitoplancton (0.674) y el zooplancton (0.217), para la segunda función los restos de peces (0.367), los góbidos (0.345) y el detritus (-0.308), mientras que para la tercera función fueron los restos de crustáceos -que representan pequeños fragmentos de organismos- (0.501), los copépodos -los crustáceos más pequeños- (-0.380) y los restos vegetales (0.355).

Estos resultados implican que la primera función, separa fuertemente las especies filtradoras micrófagas (*B. gunteri* y *B. patronus*) del resto de las especies. Considerando que esta función es la que más variabilidad conserva (>97%), se puede inferir que en la estructura trófica de la comunidad de peces de los sistemas analizados, la principal diferenciación que existe en los hábitos de alimento obedece al consumo de plancton, lo cual se puede apreciar en la Figura 9.1, en la que se muestra el espacio discriminante entre la primera y segunda función, señalándose únicamente los 'centroides' correspondientes a cada especie, en lugar de cada observación, debido al gran número de contenidos estomacales analizados.

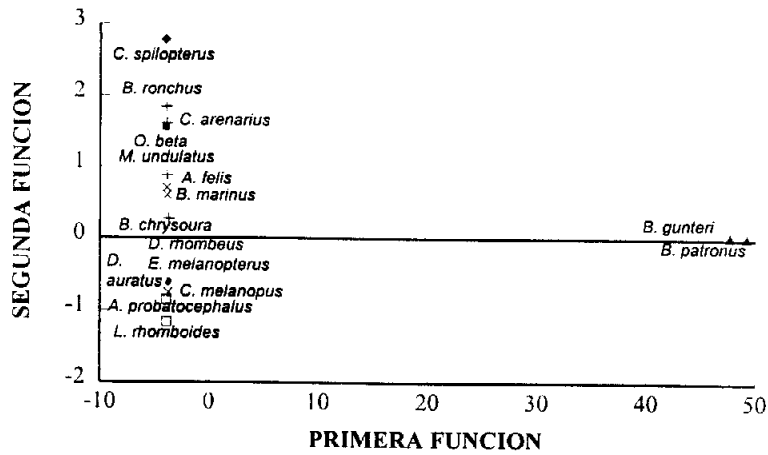


Figura 9.1. Espacio discriminante entre la primera y segunda función, mostrando la dispersión de los 'centroides' correspondientes a las dietas de cada una de las especies de las familias Clupeidae (▲), Sparidae (□), Gerreidae (●), Ariidae (×), Sciaenidae (+), y de *O. beta* (■) y *C. spilopterus* (◆), en las lagunas de Pueblo Viejo y Tampamachoco.

De acuerdo a la matriz de correlaciones y al espacio discriminante que se genera entre la segunda y tercera función discriminante (Figura 9.2), se puede observar que la segunda función separó las especies que presentan más hábitos de alimento piscívoro -depredadores bentónicos carnívoros- (hacia parte media derecha), de las especies en cuya dieta el detritus fue una fuente importante de alimento (parte inferior izquierda), mientras que la tercera función segregó las especies en cuya dieta los componentes vegetales presentan una mayor importancia -herbívoros macrofitos- (parte superior izquierda), de las especies depredadoras de partícula (parte media).

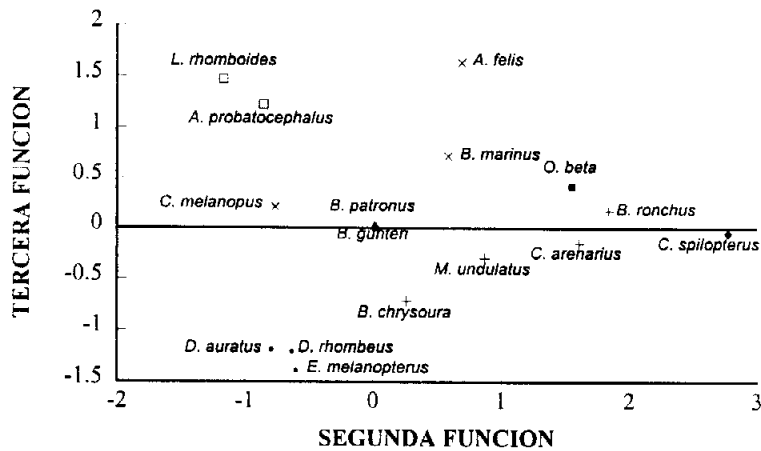


Figura 9.2. Espacio discriminante entre la segunda y tercera función, mostrando la dispersión de los 'centroides' correspondientes a las dietas de cada una de las especies de las familias Clupeidae (▲), Sparidae (□), Gerreidae (●), Ariidae (×), Sciaenidae (+), y de *O. beta* (■) y *C. spilopterus* (◆), en las lagunas de Pueblo Viejo y Tampamachoco.

Toda la información anterior se sintetiza en la Figura 9.3, en la cual se muestra el mapa de territorios producto del análisis de discriminantes. En esta figura, los filtradores micrófagos -*B. gunteri* y *B. patronus*- se distribuyen en el margen derecho, mientras que los depredadores, tanto bentónicos -*B. ronchus*, *C. arenarius*, *O. beta* y *C. spilopterus*- como los que se alimentan

preferentemente partículas-*B. chrysourea* y *M. undulatus*- se distribuyen de la parte media a la superior izquierda. Por último, los herbívoros macrofitos -*L. rhomboides* y *A. probatocephalus*-, detritívoros -Familia Gerreidae- y omnívoros -Familia Ariidae-, se ubican de la parte media a la inferior izquierda.

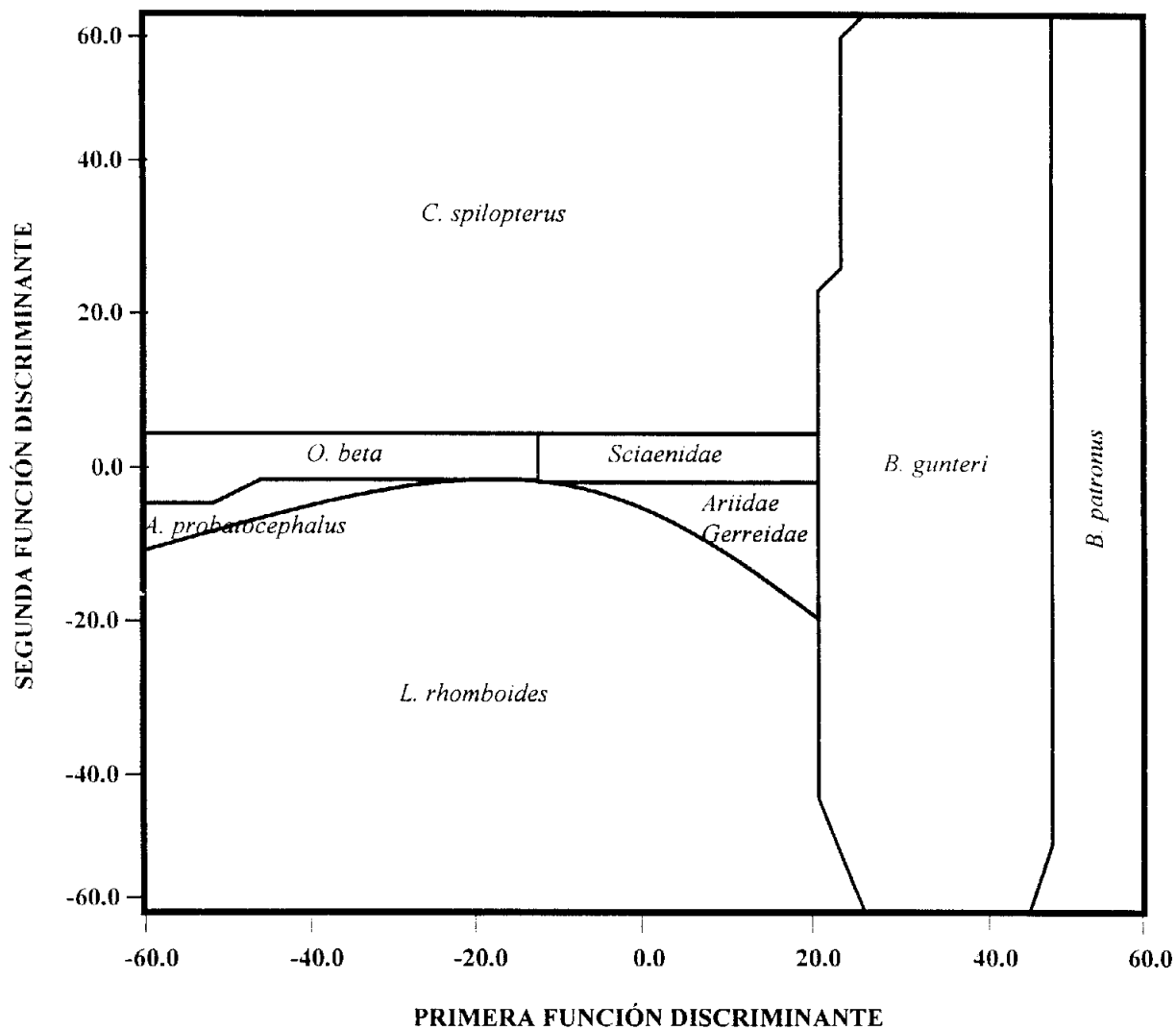


Figura 9.3. Mapa de territorios producto del análisis de discriminantes aplicado a los 22 grupos tróficos (variables discriminatorias), considerando las 16 especies de las lagunas de Pueblo Viejo y Tampamachoco.

Debido a que 15 de las 16 especies analizadas corresponden únicamente a la laguna de Pueblo Viejo, de igual manera se aplicó un análisis de discriminantes múltiple al conjunto de especies exclusivo de esta laguna, mostrando también para este caso que la mayor parte de la variabilidad quedó incluida en la primera función discriminante (>98%) y considerando a la segunda y tercera función se alcanzó una variabilidad acumulada mayor al 99% (Tabla 9.3). De hecho fueron significativas hasta la 11^{ra} función, presentando éstas una variabilidad acumulada del 100%, con 46.7% de casos correctamente clasificados. Tomando en cuenta los valores de la Lambda de

Wilks, se puede apreciar que para las especies de peces exclusivas de la laguna de Pueblo Viejo, también existe una segregación importante en sus hábitos de alimento.

Tabla 9.3. Resultados del análisis de discriminantes múltiple para las tres primeras funciones discriminantes, aplicados a los 22 grupos tróficos (variables discriminatorias) presentes en la dieta de las 15 especies de peces de la laguna de Pueblo Viejo.

Función	Variabilidad %	Variabilidad acumulada %	Lambda de Wilks (λ)	Ji-cuadrada (χ^2)	Grados de libertad	P
1	98.10	98.10	0.000	9,981.215	308	<0.001
2	0.60	98.70	0.066	3,415.235	273	<0.001
3	0.50	99.20	0.140	2,465.700	240	<0.001

Los análisis de varianza simples aplicados a cada uno de los grupos tróficos, mostraron que 21 de éstos presentaron diferencias significativas entre especies ($F's > 2.270$; $g.l. = 14/1259$; $P's < 0.005$), siendo únicamente los restos de peracáridos los que no mostraron diferencias a este nivel ($F = 1.066$; $g.l. = 14/1259$; $P = 0.385$). En este sentido, la matriz de correlaciones del análisis de discriminantes señaló que los grupos tróficos que más importancia tuvieron en la diferenciación de la dieta entre especies, fueron para la primera función, el fitoplancton (0.673) y el zooplancton (0.217), para la segunda función los restos de peces (0.408), copépodos (-0.405) y el detritus (-0.387), y para la tercera función fueron los restos de crustáceos (0.519), restos vegetales (0.403) y pastos (0.263), lo cual representa resultados muy similares a los obtenidos cuando fueron considerados el conjunto de 16 especies de las dos lagunas.

Para la laguna de Pueblo Viejo, la primera función discriminante (la que contiene más del 98% de variabilidad), separa de una manera importante las especies filtradoras que se alimentan casi exclusivamente de organismos planctónicos (*B. gunteri* y *B. patronus*) del resto de las 13 especies (Figura 9.4).

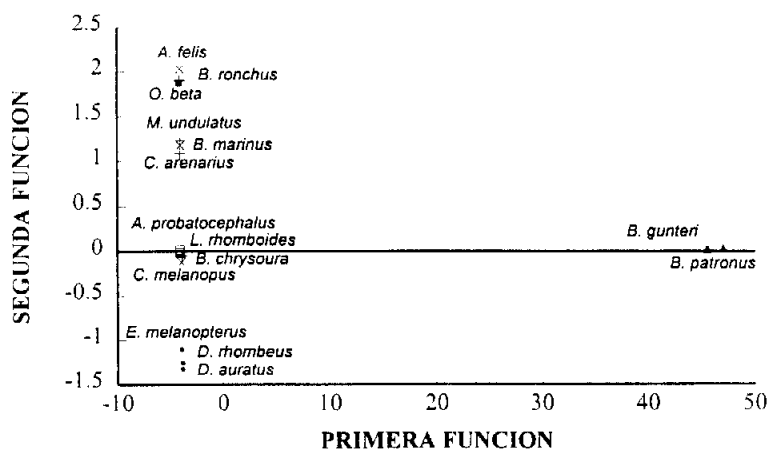


Figura 9.4. Espacio discriminante entre la primera y segunda función, mostrando la dispersión de los 'centroides' correspondientes a las dietas de cada una de las especies de las familias Clupeidae (▲), Sparidae (□), Gerreidae (●), Ariidae (×), Sciaenidae (+) y de *O. beta* (■), en la laguna de Pueblo Viejo.

La segunda función separa las especies que consumen restos de peces (hacia la derecha), de las que consumen presas pequeñas como copépodos (centro) y de las que su dieta se basa en el detritus (izquierda), mientras que la tercera función separa las especies que consumen restos de crustáceos y material vegetal (hacia arriba) de las demás (Figura 9.5).

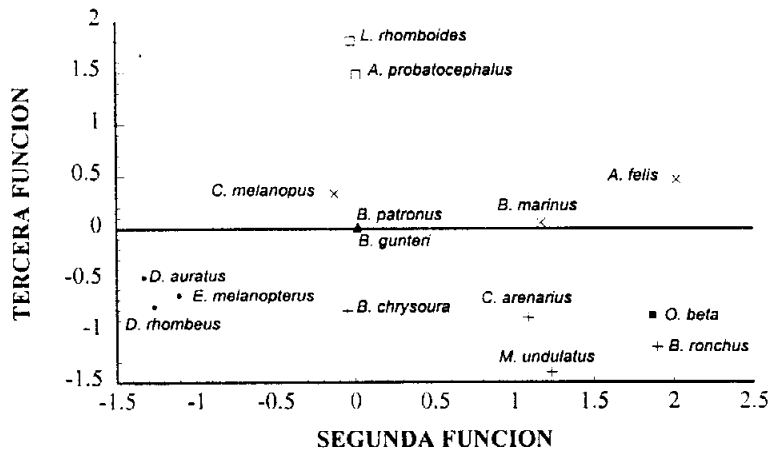


Figura 9.5. Espacio discriminante entre la segunda y tercera función, mostrando la dispersión de los 'centroides' correspondientes a las dietas de cada una de las especies de las familias Clupeidae (▲), Sparidae (□), Gerreidae (●), Ariidae (×), Sciaenidae (+) y de *O. beta* (■), en la laguna de Pueblo Viejo.

Un resumen de los anteriores resultados, se aprecia en el mapa de territorios (Figura 9.6), que al igual que con la anterior clasificación (Figura 9.3), en el margen derecho se observan a los filtradores micrófagos -*B. gunteri* y *B. patronus*-, mientras que las otras familias de peces, aunque con una distribución ligeramente diferente, presentan similares agrupamientos. Así, los omnívoros -*C. melanopus*, *A. felis* y *B. marinus*- se ubican en la porción superior izquierda e inmediatamente por debajo de ellos se presentan los depredadores (*O. beta* y los miembros de la familia Sciaenidae). En la parte media izquierda se acumulan los herbívoros macrófitos (Familia Sparidae), quedando ubicados los detritívoros (Familia Gerreidae) en la porción inferior izquierda de la gráfica.

De acuerdo a los hábitos de alimento de las especies analizadas y considerando que dentro de una misma especie existen cambios ontogénicos importantes en la dieta, se puede generalizar que la estructura trófica de la comunidad de peces en los sistemas estudiados, presenta tres niveles tróficos relevantes. El primero de ellos correspondería a lo que tradicionalmente se ha llamado consumidores primarios, es decir los que consumen directamente productores primarios y que en el presente caso está representado por tres gremios de peces, los filtradores, herbívoros y detritívoros. Las especies filtradoras micrófagas de la familia Clupeidae (*B. gunteri* y *B. patronus*), fueron los únicos consumidores de fitoplancton en el sistema (>42%), siendo este recurso su principal fuente de alimento. Aunque estas especies también consumen zooplancton, incluyendo copépodos, lo que de acuerdo con Gerking (1994) las podría ubicar en un nivel trófico de depredadores, debido a que son de las pocas especies que consumen productores primarios y por la importancia que estos presentaron en su dieta, se les prefirió ubicar en el primer nivel trófico.

También dentro de este nivel de consumidores primarios, quedaría incluido el gremio de los herbívoros, representado principalmente por los miembros de la familia Sparidae (*L. rhomboides* y *A. probatocephalus*), que fueron los que más macrofitas consumieron (macroalgas, pastos y restos no determinados). En *sensu stricto*, solo los individuos medianos y grandes (>40 mm) de estas especies, cuyo principal fuente de alimento fueron las plantas, pueden ser considerados como herbívoros macrofitos, ya que en sus estadios tempranos de desarrollo las dietas se ven complementadas por el consumo de detritus y de peracáridos (principalmente anfípodos), por lo que definitivamente los individuos más pequeños de estas especies se ubican en otro nivel trófico. Los clupeidos y espáridos que representan a organismos herbívoros, se caracterizaron por tener los promedios de la longitud relativa del intestino más grandes (Clupeidae>322%; Sparidae>128%).

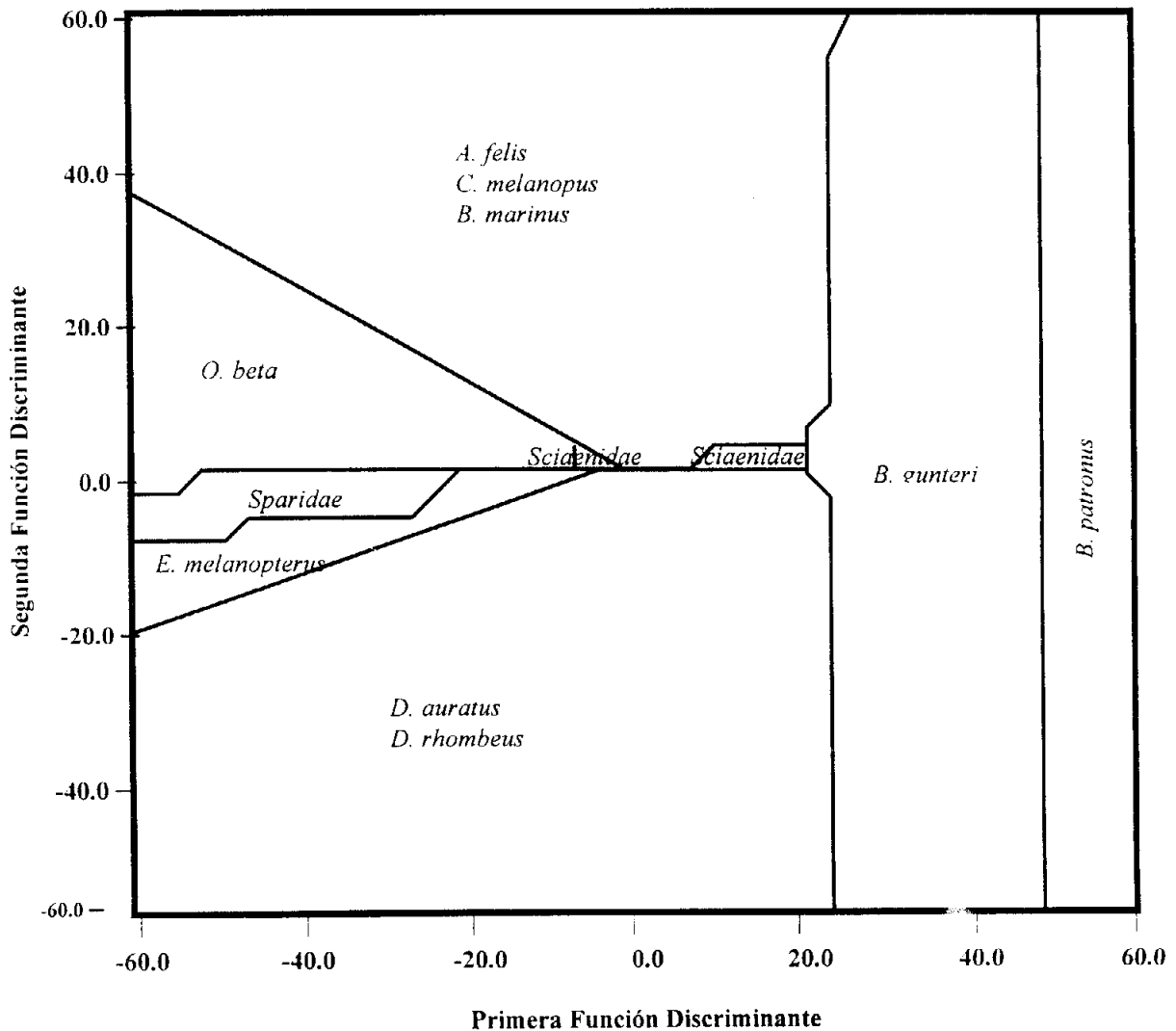


Figura 9.6. Mapa de territorios producto del análisis de discriminantes aplicado a los 22 grupos tróficos (variables discriminatorias), considerando las 15 especies de la laguna de Pueblo Viejo.

Considerando que el detritus, como se discutió previamente, es la base de una conspicua cadena trófica, el gremio de los detritívoros (*D. auratus*, *D. rhombeus* y adultos de *E. melanopterus*), en los cuales la importancia del detritus en sus hábitos de alimento fue mayor al 62%, también quedan considerados dentro del nivel trófico de consumidores primarios. Aunque Gerking (1994) señala que las especies que consumen un alto porcentaje de detritus pueden ser consideradas detritívoras, esto no implica que estas especies lo sean en *sensu stricto*. Lo anterior debido a que en general, el detritus está compuesto en buena medida por material de origen vegetal, el cual se caracteriza por presentar carbohidratos de alto peso molecular que son indigestibles para muchas especies, por lo que cabría esperar que esté fuera difícilmente asimilable por las especies de peces. Como se discutió previamente, no todas las especies que ingieren grandes cantidades de detritus, asimilan este directamente, sino lo que realmente utilizan son los microorganismos asociadas al detritus, y esto las podría ubicar dentro de una categoría de 'microbívoros' (Begon *et al.*, 1996). Así, resulta difícil separar entre ambas categorías, por lo que este grupo también se le puede llamar como el de detritívoros-'microbívoros'. Lógicamente, los individuos pequeños de la especie *E. melanopterus* cuya dieta se basó en copépodos (>70%), no quedan considerados en este nivel.

Debido a que las especies incluidas en este primer nivel trófico, consumen directamente altas cantidades de productores primarios (fitoplancton, macroalgas, pastos y restos de macrofitas) o los consumen indirectamente vía detritus, el papel que juegan dentro de la estructura trófica de la comunidad estuarina es relevante, pues representan el eslabón por el cual la energía y materia derivadas de la producción primaria entra a la cadena alimenticia del sistema, dejándola a disposición de otros niveles tróficos de los cuales el humano también forma parte.

El segundo nivel trófico, correspondiente al de los consumidores secundarios, lo constituiría el gremio de los depredadores de partícula, representado principalmente por los esciéndidos *B. chrysoura* y *M. undulatus*, que se alimentan principalmente (>40%) de crustáceos pequeños, como copépodos y peracáridos. En este nivel podrían quedar incluidos los individuos de tallas pequeñas de *L. rhomboides*, *A. probatocephalus* y *E. melanopterus*, cuyas dietas también se basaron principalmente en copépodos y peracáridos.

El tercer nivel trófico estaría constituido por el gremio de los depredadores bentónicos, los cuales como se discutió en las secciones correspondientes, se caracterizan por que la mayoría de sus presas están asociadas al fondo del sistema y son relativamente grandes. En este nivel quedan incluidos los esciéndidos *C. arenarius* y *B. ronchus*, y los depredadores tope *O. beta* y *C. spilopterus*, los cuales se alimentan principalmente de decápodos y peces, variando el consumo de estos grupos tróficos entre el 56 y 73%.

Por último, los miembros de la familia Ariidae que consumieron casi equitativamente crustáceos, peces y detritus, representando los compuestos vegetales un complemento importante en su dieta (de hecho fueron los que más plantas consumieron, después de los espáridos), tipifican el gremio de los omnívoros bentónicos y por esta característica pueden interactuar en cada uno de los tres niveles tróficos previamente discutidos.

Además del análisis de la comunidad previamente discutido, en los análisis hechos en los capítulos anteriores, donde fue considerada la variabilidad de los hábitos de alimento de las especies pero sólo con respecto a la familia a la que pertenecen, se observó que en la mayoría de los casos (diez parejas de especies) se presentaron diferencias significativas en la dieta (~71%), existiendo sólo cuatro casos en los que no se detectó diferencias, los cuales fueron entre *C. arenarius* y las otras tres especies de esciéndidos y entre *B. marinus* y *A. felis* (Tabla 9.4). De

acuerdo con los valores de la Lambda de Wilks de estos análisis, también se puede observar que las dietas más diferentes se dieron entre las parejas *A. felis*-*C. melanopus* y *B. gunteri*-*B. patronus*, por lo que cabría esperar que en la estructura trófica de la comunidad, la competencia intraespecífica por alimento tendiera a ser menor entre estas especies. En este sentido los mayores valores de la Lambda de Wilks se presentaron entre *L. rhomboides*-*A. probatocephalus*, *D. auratus*-*D. rhombeus* y *A. felis*-*B. marinus* (esta última sin diferencias significativas), por lo que en consecuencia cabría esperar que la competencia intraespecífica entre estas especies tendería a ser más fuerte.

Tabla 9.4. Resumen de los resultados de los análisis de discriminantes por parejas de especies en cada familia. Se indican los valores de la Lambda de Wilks (λ) por arriba de las diagonales y por debajo de las mismas, el nivel de significación (P).

Familia Clupeidae	<i>B. gunteri</i>	<i>B. patronus</i>	<i>L. rhomboides</i>	<i>A. probatocephalus</i>
<i>B. gunteri</i>		$\lambda=0.593$		
<i>B. patronus</i>	P<0.001			
Familia Sparidae				
<i>L. rhomboides</i>				$\lambda=0.888$
<i>A. probatocephalus</i>			P<0.001	
Familia Gerreidae	<i>D. auratus</i>	<i>D. rhombeus</i>	<i>E. melanopterus</i>	
<i>D. auratus</i>		$\lambda=0.885$	$\lambda=0.697$	
<i>D. rhombeus</i>	P<0.001		$\lambda=0.652$	
<i>E. melanopterus</i>	P<0.001	P<0.001		
Familia Ariidae	<i>C. melanopus</i>	<i>A. felis</i>	<i>B. marinus</i>	
<i>C. melanopus</i>		$\lambda=0.479$	$\lambda=0.645$	
<i>A. felis</i>	P<0.001		$\lambda=0.806$	
<i>B. marinus</i>	P<0.001	P=0.231		
Familia Sciaenidae	<i>B. chrysoura</i>	<i>M. undulatus</i>	<i>B. ronchus</i>	<i>C. arenarius</i>
<i>B. chrysoura</i>		$\lambda=0.708$	$\lambda=0.793$	$\lambda=0.851$
<i>M. undulatus</i>	P<0.001		$\lambda=0.709$	$\lambda=0.810$
<i>B. ronchus</i>	P=0.003	P=0.016		$\lambda=0.778$
<i>C. arenarius</i>	P=0.119	P=0.557	P=0.551	

Evidentemente, estas diferencias significativas pueden obedecer a un reparto de recursos trófico entre especies, al cual contribuyó en parte una diferenciación morfológica. Así, existieron diferencias en la preferencia del tipo o tamaño de presa, relacionadas con las diferencias en talla-capacidad de apertura bucal- (Ariidae, Gerreidae y Sciaenidae), aparato branquial (Clupeidae) y características del tubo digestivo como longitud relativa del intestino, número de ciegos pilóricos y estructura en general (Ariidae, Sparidae, Gerreidae y Sciaenidae). En este sentido, aunque existe una extensa literatura que correlaciona la morfología trófica con la ecología alimentaria de una especie (ecomorfología), sorprendentemente poca literatura ha investigado las relaciones causales entre la variación morfológica y el tipo de alimentación (Hernández & Motta, 1997).

En relación con la amplitud de nicho trófico, considerando asimismo los valores originales de este índice obtenidos en el análisis de cada familia (Tabla 9.5), se puede observar que los promedios más altos (>1.70) los obtuvieron las especies *B. gunteri* y *B. patronus*, mientras que los valores intermedios fueron obtenidos por *C. melanopus*, *A. felis*, *B. marinus* y *L. rhomboides* (0.55-0.73). Los promedios más bajos de este índice (<0.30), los presentaron *E. melanopterus* y los depredadores bentónicos *C. spilopterus*, *O. beta*, *C. arenarius* y *B. ronchus*. Aunque en estos análisis la mayoría de las especies no mostraron diferencias significativas en la amplitud trófica (presentaron diferencias únicamente *L. rhomboides* y *A. probatocephalus*, y *B. ronchus* con las otras tres especies de esciéndidos), un análisis del conjunto de 16 especies, mostró diferencias significativas de la amplitud entre especies ($H=432.20$; $g.l.=15$; $P<0.001$), las cuales de acuerdo a una prueba de Tamhane se debieron principalmente a que los valores de la amplitud de los clupeidos fueron significativamente diferentes del resto de las especies (pero sin diferencias entre sí) y a que los valores de *C. melanopus*, *A. felis*, *B. marinus* y *L. rhomboides* también fueron significativamente diferentes del resto (excepto entre sí).

Tabla 9.5. Resumen de los valores promedio del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción por especie, obtenidos en el análisis de cada familia.

Especie	Amplitud	Repleción	Especie	Amplitud	Repleción
<i>B. gunteri</i>	1.746		<i>C. melanopus</i>	0.682	0.880
<i>B. patronus</i>	1.788		<i>A. felis</i>	0.725	1.575
<i>A. probatocephalus</i>	0.301	1.153	<i>B. chrysourea</i>	0.476	0.370
<i>L. rhomboides</i>	0.562	1.596	<i>M. undulatus</i>	0.457	0.415
<i>D. rhombeus</i>	0.302	0.201	<i>C. arenarius</i>	0.236	1.537
<i>D. auratus</i>	0.333	0.319	<i>B. ronchus</i>	0.218	0.757
<i>E. melanopterus</i>	0.281	1.449	<i>O. beta</i>	0.277	1.633
<i>B. marinus</i>	0.556	2.730	<i>C. spilopterus</i>	0.297	0.868

Similarmente en las costas de Yucatán, Vega-Cendejas *et al.* (1994) encontraron que las especies *A. felis*, *C. melanopus* y *L. rhomboides*, presentaron valores relativamente altos en la amplitud trófica (en ese estudio no fueron consideradas especies filtradoras), mientras que los depredadores de partícula y piscívoros, tendieron a presentar los valores más bajos.

A nivel de la diversidad trófica se pueden observar cuatro grupos de peces, el primero constituido por las especies filtradoras, que por su carácter micrófago seleccionan un amplio espectro de grupos tróficos, los cuales por ser identificados en su mayoría a un nivel de especie, permiten que los clupeidos presenten la mayor diversidad de ítem consumidos. El segundo grupo estuvo constituido por especies omnívoras, principalmente por los áridos que presentan valores relativamente altos de diversidad trófica, lo cual puede estar substancialmente determinado por su carácter de omnívoro. Asimismo, quedaría incluido en este grupo *L. rhomboides*, debido a que los individuos medianos y grandes tienden a ser herbívoros, mientras que los individuos de menor talla consumen grandes cantidades de crustáceos pequeños, lo que también le permite un carácter omnívoro. Un tercer grupo está definido por depredadores tope (*B. ronchus*, *C. arenarius*, *O. beta* y *C. spilopterus*), los cuales presentan los valores más bajos en el índice de amplitud de nicho trófico, y por último, estaría el grupo de los depredadores de partícula y los detritívoros, que muestran valores medianamente bajos, sin mostrar diferencias significativas entre sí.

Con respecto al índice de repleción, en el análisis por familia sólo los áridos y las mojaras mostraron diferencias significativas, pero considerando el conjunto de 16 especies (Tabla 9.5), para este índice existieron diferencias significativas ($H=364.39$; $g.l.=13$; $P<0.001$), presentando los valores promedio más altos ($>1\%$) siete especies (*B. marinus*, *O. beta*, *L. rhomboides*, *A. felis*, *C. arenarius*, *E. melanopterus* y *A. probatocephalus*), y de acuerdo a una prueba de Tamhane, el valor más de *B. marinus* no difirió de las otras seis especies con los valores mayores al 1%, pero si de las demás. Los valores altos de intensidad de la alimentación de estas siete especies, implican tres hechos importantes. El primero es que los dos espáridos, son los principales consumidores de material vegetal, el cual por su bajo contenido nutricional es requerido en grandes cantidades, lo que implica alimentarse más intensamente para satisfacer sus demandas metabólicas. El segundo es en relación a *O. beta*, que como depredador tope consume principalmente decápodos y peces, los cuales son organismos grandes cuyo consumo implica altos valores de repleción. Por último, *B. marinus* y *C. arenarius*, fueron las dos especies con menor número de individuos analizados, lo que sugiere que sus altos valores de peso en el contenido estomacal, pueden ser debidos a que estas especies penetran al sistema única o prioritariamente a alimentarse.

Variabilidad intrínseca a la historia de vida de las especies

Los hábitos de alimento de todos los individuos fueron bastante similares entre sexos, siendo los restos de crustáceos los que mayor diferencia presentaron (sólo del 1.8%). Análisis de varianza simples indicaron que este grupo trófico y el de otros peracáridos, fueron los únicos que mostraron diferencias significativas entre sexos (Tabla 9.6). Asimismo, considerando los 22 grupos tróficos en conjunto, un análisis de discriminantes simple mostró que no existen diferencias significativas en la comunidad de peces entre las dietas de machos y hembras ($\lambda=0.965$; $P>0.05$).

Similarmente en el análisis por familia, sólo la dieta de dos de 16 especies (~13%) mostraron diferencias significativas entre machos y hembras (Tabla 9.7). Las diferencias en la primera de ellas *C. melanopus*, pueden estar ligadas a su biología reproductiva, pues los machos presentan incubación oral, lo cual puede influir en los cambios dietéticos. Para la segunda especie *D. auratus*, a pesar que la prueba también resultó significativa, el valor de la Lambda de Wilks (>0.9) fue muy alto, indicando que se trata sólo de ligeras diferencias sexuales en los hábitos de alimento.

Por lo tanto se puede considerar que prácticamente no existe variación sexual en los hábitos de alimento, probablemente por que machos y hembras coexisten espacial y temporalmente en los sistemas estudiados, teniendo acceso a los mismos recursos tróficos. A pesar de lo anterior, fue evidente que en la mayoría de los casos (excepto *D. auratus*, *A. probatocephalus* y *C. spilopterus*), las hembras fueron más comunes que los machos, lo cual puede ser debido a las proporciones sexuales inherentes a la historia de vida que presenta cada especie o a que las hembras utilizan preferentemente los ambientes estuarinos como áreas de alimentación.

De forma similar, sólo dos especies mostraron diferencias sexuales significativas ($P<0.05$) en la amplitud de nicho trófico (*B. patronus* y *C. melanopus*) y sólo tres en el índice de repleción (*C. melanopus*, *B. marinus* y *D. auratus*; Tabla 9.8), sin que se observara en ambos un patrón inherente a los sexos.

Tabla 9.6. Principales grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de machos y hembras de todos los individuos de la comunidad de peces en las lagunas de Pueblo Viejo y Tampamachoco.

Grupos Tróficos	Machos	Hembras	Pruebas de significación	
	Importancia	Importancia	F	P
Plancton	1.408	1.434		
Fitoplancton	1.010	0.915	0.007	0.932
Zooplancton	0.398	0.519	0.036	0.849
Copepoda	9.135	9.207	0.105	0.746
Otros Invertebrados	2.999	2.973		
Insecta	0.076	0.374	0.574	0.449
Invertebrados menores	1.009	0.718	0.472	0.492
Polychaeta-Mollusca	1.914	1.881	0.021	0.885
Peracarida	13.452	12.582		
Tanaidacea	4.711	5.290	0.197	0.657
Amphipoda	5.933	6.252	0.349	0.555
Otros peracáridos	2.171	0.483	9.798	0.002
Restos de peracáridos	0.637	0.557	0.021	0.886
Decapoda	8.938	9.916		
Penaeidea	4.174	2.743	0.897	0.344
Caridea	1.913	2.363	2.461	0.117
Brachyura	1.826	2.516	1.617	0.204
Restos de Decápodos	1.025	2.294	2.286	0.131
Restos de Crustáceos	3.950	5.752	5.853	0.016
Osteichthyes	15.624	15.329		
Gobiidae	3.901	2.743	1.281	0.258
Otras Familias	2.415	1.487	1.183	0.277
Restos de peces	9.308	11.099	2.413	0.121
Plantas	7.254	7.185		
Macroalgae	2.994	3.395	0.867	0.352
<i>Ruppia maritima</i>	0.935	0.539	0.021	0.884
Restos de plantas	3.325	3.251	0.161	0.688
Detritus	37.240	35.621	0.149	0.700

En cuanto a los cambios ontogénicos, de acuerdo con la variabilidad de hábitos de alimento de toda la comunidad (22 grupos tróficos y 16 especies) y siguiendo los criterios establecidos en la metodología de definir grupos de talla cada 40 mm (los cuales difirieron un poco del análisis hecho en cada familia), se pueden observar ciertos patrones consistentes (Tabla 9.9).

Por un lado, los copépodos (presas de tamaño pequeño) fueron la principal fuente de alimento para los individuos con tallas iguales o menores a 40.00 (~40%), pero a medida que los peces progresivamente aumentan de talla, la importancia de este grupo trófico en los hábitos de alimento fue descendiendo paulatinamente, llegando a estar ausente en la dieta de los individuos más grandes (>200 mm). El plancton que representan las presas más pequeñas, no siguió este patrón, debido a que fueron exclusivamente consumidos por los clupeidos (todos prácticamente incluidos en el grupo de talla 4), los cuales por ser filtradores el consumo de estos grupos tróficos se hace independiente de la talla del pez. Similarmente, los peracáridos (presas medianamente

pequeñas) siguieron el mismo patrón de consumo que los copépodos, siendo su importancia ~26% en los individuos pequeños y menor al 0.5% en los más grandes.

Tabla 9.7. Resumen de los resultados de los análisis de discriminantes por sexo, obtenidos en el análisis de cada familia. Se indican número de individuos analizados (machos/hembras), los valores de la Lambda de Wilks (λ) y nivel de significación (P).

Especies	Análisis de discriminantes			Especies	Análisis de discriminantes		
	Número	λ	P		Número	λ	P
<i>B. gunteri</i>	4/6	0.080	0.259	<i>L. rhomboides</i>	92/133	0.934	0.473
<i>B. patronus</i>	3/5	0.126	0.399	<i>A. probatocephalus</i>	16/6	0.326	0.205
<i>C. melanopus</i>	41/63	0.640	<0.001	<i>B. chrysoura</i>	54/67	0.922	0.827
<i>A. felis</i>	15/52	0.740	0.233	<i>B. ronchus</i>	2/29	0.947	0.995
<i>B. marinus</i>	1/8	0.326	0.410	<i>M. undulatus</i>	20/40	0.787	0.590
<i>D. auratus</i>	151/142	0.912	0.016	<i>C. arenarius</i>	3/4	0.438	0.408
<i>D. rhombeus</i>	11/19	0.812	0.648	<i>O. beta</i>	19/56	0.775	0.493
<i>E. melanopterus</i>	20/28	0.850	0.890	<i>C. spilopterus</i>	69/35	0.871	0.670

Tabla 9.8. Resumen de los valores promedio del índice de amplitud de nicho trófico y del índice de repleción por sexo, obtenidos en el análisis de cada familia.

	Índice de amplitud de nicho trófico				Índice de repleción			
	Promedios		Pruebas de significación		Promedios		Pruebas de significación	
	Machos	Hembras	Prueba	P	Machos	Hembras	Prueba	P
<i>B. gunteri</i>	1.812	1.941	F=1.751	0.234				
<i>B. patronus</i>	2.190	1.599	F=9.155	0.023				
<i>C. melanopus</i>	0.445	0.797	H=14.417	0.0001	0.366	0.844	F=11.199	0.001
<i>A. felis</i>	0.646	0.687	F=0.094	0.760	1.398	1.595	F=0.149	0.701
<i>B. marinus</i>	0.611	0.510	t=-0.599	0.567	7.049	2.512	t=-6.740	<0.001
<i>D. auratus</i>	0.321	0.258	F=2.788	0.096	0.367	0.197	F=20.974	<0.001
<i>D. rhombeus</i>	0.323	0.238	F=0.365	0.551	0.224	0.157	F=0.052	0.821
<i>E. melanopterus</i>	0.408	0.417	F=0.007	0.933	0.777	0.582	F=1.060	0.309
<i>L. rhomboides</i>	0.569	0.595	F=0.295	0.588	1.364	1.534	F=1.166	0.281
<i>A. probatocephalus</i>	0.346	0.366	F=0.015	0.904	0.975	1.320	F=0.520	0.274
<i>B. chrysoura</i>	0.439	0.499	F=0.616	0.434	0.322	0.374	F=0.504	0.479
<i>B. ronchus</i>	0.000	0.233	F=1.012	0.323	0.316	0.788	F=0.259	0.615
<i>M. undulatus</i>	0.512	0.407	H=0.237	0.627	0.438	0.395	F=0.071	0.791
<i>C. arenarius</i>	0.291	0.153	F=0.314	0.600	0.406	0.479	F=0.027	0.876
<i>O. beta</i>	0.299	0.239	H=0.525	0.469	1.517	1.448	F=0.016	0.901
<i>C. spilopterus</i>	0.334	0.225	F=2.059	0.154	0.804	0.990	F=1.109	0.295

Por el contrario, presas relativamente grandes como los crustáceos decápodos y los peces, presentaron el patrón inverso, en el cual el consumo de estos grupos tróficos fue menor al 2% en los individuos más pequeños, incrementándose progresivamente su importancia en la dieta de los peces a medida que estos crecen, hasta llegar a ser la fuente de alimento más importante en los

individuos de mayor talla. El consumo de otros invertebrados y de los restos de crustáceos no presentaron un patrón ontogénico definido, probablemente debido a que estos grupos tróficos estuvieron constituidos por organismos con tamaño heterogéneo.

Tabla 9.9. Principales grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de los seis grupos de talla de todos los individuos de la comunidad de peces en las lagunas de Pueblo Viejo y Tampamachoco.

Grupos Tróficos	Grupos de talla					
	Talla 1 00.01-40.00	Talla 2 40.01-80.00	Talla 3 80.01-120.00	Talla 4 120.01-160.00	Talla 5 160.01-200.00	Talla 6 200.01-275.00
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
Plancton	0.25	0.00	0.00	19.76	0.00	0.00
Fitoplancton	0.16	0.00	0.00	14.32	0.00	0.00
Zooplancton	0.09	0.00	0.00	5.44	0.00	0.00
Copepoda	39.37	11.90	8.05	3.99	0.23	0.00
Otros Invertebrados	1.46	3.78	3.27	2.67	1.39	4.54
Insecta	0.00	0.08	0.66	0.00	0.25	0.90
Invertebrados menores	0.04	1.21	0.50	0.79	0.14	0.00
Polychaeta-Mollusca	1.42	2.49	2.11	1.88	1.00	3.64
Peracarida	21.62	11.06	11.77	11.53	7.52	0.46
Tanaidacea	2.86	3.28	7.79	9.10	6.78	0.23
Amphipoda	18.14	4.52	3.23	2.38	0.45	0.00
Otros peracáridos	0.42	2.41	0.06	0.05	0.29	0.23
Restos de peracáridos	0.20	0.85	0.69	0.00	0.00	0.00
Decapoda	0.55	6.45	9.79	7.44	22.03	30.45
Penaëidea	0.04	3.37	2.18	2.10	5.98	8.18
Caridea	0.04	0.62	4.20	1.16	5.56	8.18
Brachyura	0.16	0.84	1.59	3.66	6.98	9.09
Restos de Decápodos	0.31	1.62	1.82	0.52	3.51	5.00
Restos de Crustáceos	9.27	3.58	7.19	3.48	6.36	7.27
Osteichthyes	1.26	11.92	16.13	18.62	26.08	42.04
Gobiidae	0.00	2.85	6.87	0.28	0.67	2.16
Otras Familias	0.00	1.34	1.41	3.66	2.00	12.61
Restos peces	1.26	7.73	7.85	14.68	23.41	27.27
Plantas	4.53	9.68	7.82	3.82	3.72	1.71
Macroalgae	0.60	4.72	3.86	1.23	0.67	0.57
<i>Ruppia maritima</i>	0.10	0.84	1.58	1.32	0.67	0.57
Restos de plantas	3.83	4.12	2.38	1.27	2.38	0.57
Detritus	21.70	41.62	35.99	28.71	32.67	13.52

El análisis de discriminantes múltiple aplicado a estos datos, mostró que de las cinco funciones discriminantes obtenidas, hasta la cuarta se presentaron valores significativos, con una variabilidad acumulada el 98.4 % y con el 49.3% de los casos correctamente clasificados (Tabla 9.10).

En relación con lo anterior, la mayoría de los grupos tróficos mostraron diferencias significativas individuales entre los diferentes grupos de talla ($F's > 2.4$; $g.l. = 5/1302$; $P's < 0.04$), excepto los restos de peracáridos que mostraron diferencias sólo a $P < 0.1$ ($F = 1.954$; $g.l. = 5/1302$; $P = 0.083$) y

poliquetos-moluscos y restos vegetales, que no mostraron este tipo de diferencias ($F's < 1.5$; g.l.=5/1302; $P's > 0.2$). De acuerdo con la matriz de correlaciones derivada del análisis de discriminantes, los grupos tróficos más importantes en la segregación de dietas entre tallas fueron para la primera función, los copépodos (-0.525), restos de peces (0.363) y anfípodos (-0.304), mientras que para la segunda función fueron el fitoplancton (0.843), el zooplancton (0.789) y los copépodos (0.342).

Tabla 9.10. Resultados del análisis de discriminantes múltiple, aplicados a los 22 grupos tróficos (variables discriminatorias) presentes en la dieta de los seis grupos de talla de todos los individuos de la comunidad de peces.

Función	Variabilidad %	Variabilidad acumulada %	Lambda de Wilks (λ)	Ji-cuadrada (χ^2)	Grados de libertad	P
1	58.50	58.50	0.381	1,248.414	110	<0.001
2	23.90	82.40	0.642	573.034	84	<0.001
3	11.60	94.10	0.822	253.206	60	<0.001
4	4.30	98.40	0.934	87.758	38	<0.001
5	1.60	100.00	0.982	23.667	18	0.166

El espacio discriminante entre la primera y segunda función (Figura 9.7) muestra que el 'centroide' correspondiente a la dieta de los individuos de talla 1 (la cual se basó principalmente en el consumo de copépodos, Tabla 9.9), es el que se encuentra más separado del resto (parte izquierda del espacio). Los 'centroides' correspondientes a los individuos de las tallas 2 y 3 (cuyas dietas se caracterizan por el consumo casi equitativo de copépodos, peracáridos y peces), se ubican cercanos entre sí (en el centro de la gráfica), mientras que en la parte derecha del espacio se ubican los 'centroides' de las dietas de los individuos de talla 4 (margen superior), que se caracterizan por ser prácticamente el único grupo en consumir plancton y los correspondientes de las dietas de los individuos de tallas 5 y 6 (margen inferior), también muy cercanos entre sí y que se caracterizan por ser los que consumen más peces y menos copépodos.

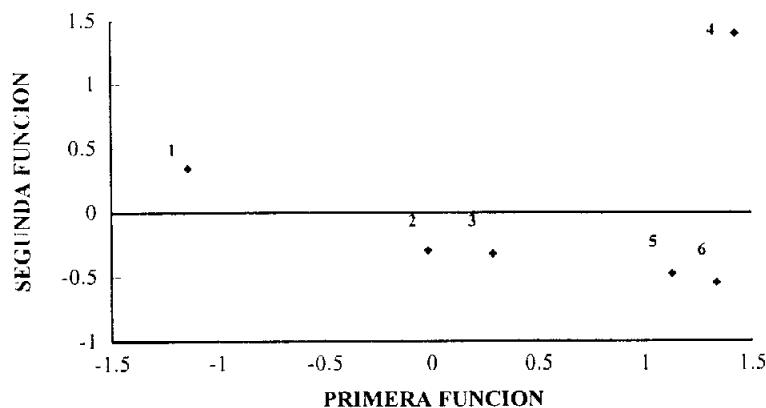


Figura 9.7. Espacio discriminante entre la primera y segunda función, mostrando la dispersión de los 'centroides' correspondientes a las dietas de cada uno de los seis grupos de talla de todos los individuos de la comunidad de peces.

Considerando el análisis de los cambios ontogénicos en la dieta de las especies realizado en cada familia (Tabla 9.11), se puede observar que de las 14 consideradas en ese análisis, diez (~71%) mostraron diferencias significativas en los hábitos de alimento entre grupos de talla, y que las especies de depredadores tendieron a presentar regularmente una constancia en los hábitos de alimento a lo largo de su desarrollo ontogénico. Así, los depredadores de partícula *B. chrysourea* y los depredadores bentónicos *B. ronchus* y *C. arenarius* no mostraron diferencias significativas en la dieta entre ninguna de las parejas de grupos de talla considerados, mientras que otro depredador bentónico *C. spilopterus*, aunque si mostró diferencias significativas entre dos grupos de talla, los valores correspondientes a la Lambda de Wilks tendieron a ser relativamente altos (entre 0.54 y 0.82), lo que implica poca segregación ontogénica en su dieta. Similar situación presentó *D. auratus*, pero en este caso los valores altos de Lambda de Wilks (entre 0.62 y 0.90, lo cual indica una relativa constancia en sus hábitos de alimento) se debieron a que para esta especie en todos los grupos de talla el detritus siempre fue la fuente de alimento más importante.

Tabla 9.11. Resumen de los resultados de los análisis de discriminantes por parejas de grupo de talla, obtenidos en el análisis de cada familia. Se indican los valores de la Lambda de Wilks (λ) y nivel de significación (P).

	Análisis de Discriminantes					
	Talla 1 y 2	Talla 2 y 3	Talla 3 y 4	Talla 1 y 3	Talla 2 y 4	Talla 1 y 4
<i>C. melanopus</i>	0.727 (0.021)	0.587 (0.002)	0.588 (0.055)	0.519 (<0.001)	0.287 (<0.001)	0.304 (<0.001)
<i>A. felis</i>	0.594 (0.465)	0.555 (0.112)	0.661 (0.246)	0.508 (0.007)	0.473 (0.439)	0.315 (0.008)
<i>B. marinus</i>	0.247 (0.281)					
<i>D. auratus</i>	0.728 (<0.001)	0.903 (0.015)		0.618 (<0.001)		
<i>D. rhombeus</i>	0.293 (0.112)	0.257 (<0.001)		0.400 (<0.001)		
<i>E. melanopterus</i>	0.387 (<0.001)					
<i>L. rhomboides</i>	0.502 (<0.001)	0.718 (<0.001)		0.317 (<0.001)		
<i>A. probatocephalus</i>	0.153 (<0.001)	0.326 (0.494)		0.510 (0.006)		
<i>B. chrysourea</i>	0.855 (0.489)	0.904 (0.626)		0.823 (0.721)		
<i>B. ronchus</i>	0.652 (0.345)	0.893 (0.923)		0.583 (0.596)		
<i>M. undulatus</i>	0.410 (0.029)	0.445 (0.079)	0.667 (0.560)	0.165 (0.003)	0.665 (0.199)	0.281 (0.001)
<i>C. arenarius</i>	0.489 (0.460)					
<i>O. beta</i>	0.664 (0.486)	0.472 (0.093)	0.403 (0.014)	0.428 (0.524)	0.548 (0.011)	0.336 (0.011)
<i>C. spilopterus</i>	0.640 (0.005)	0.824 (0.447)		0.539 (0.009)		

Además se puede observar en la Tabla 9.11, que los cambios ontogénicos en los hábitos de alimento tendieron a ser más conspicuos a medida que los peces aumentan de tamaño. Así, los análisis entre parejas de grupos de talla contiguos, presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$) sólo en un 50% o menos de todos los casos, siete de 14 casos entre tallas 1 y 2, cuatro de 11 entre tallas 2 y 3, y uno de cuatro entre tallas 3 y 4; mientras que los análisis entre parejas de tallas más alejadas presentaron un porcentaje igual o mayor al 50% con diferencias significativas, ocho de 11 casos entre tallas 1 y 3, dos de cuatro entre tallas 2 y 4, y cuatro de cuatro entre tallas 1 y 4. Este hecho se ve reflejado en los valores de la Lambda de Wilks, pues mientras el valor más alto de este estadístico en los análisis entre grupos de tallas 1 y 4 fue de 0.336, indicando una fuerte segregación de las dietas, entre los grupos de tallas 1 y 2 y entre los grupos de talla 2 y 3, los valores más altos fueron 0.728 y 0.903 respectivamente, indicando dietas relativamente similares.

Estos resultados se relacionan con los cambios ontogénicos que mostraron en los hábitos de alimento el conjunto de individuos de todas las especies (Tabla 9.9), principalmente con la preferencia en el tamaño de las presas consumidas previamente discutida, ya que a medida que los peces crecen tendieron a consumir menor cantidad de copépodos y peracáridos (presas de tamaño pequeño) y a consumir más decápodos y peces (presas de tamaño grande). Así, a medida que un pez aumenta de tamaño cambian sus hábitos de alimento, lo cual se relaciona principalmente con el hecho de que a mayor talla, mayor capacidad de apertura bucal, lo que les permite consumir presas más grandes (Wootton, 1990).

También existieron cambios no tanto relacionados con el tamaño sino con el tipo de presa consumida, las cuales aunque no se aprecian en el análisis del conjunto de especies, si se pudieron observar en los análisis hechos por familia. Así, los individuos pequeños de las especies *O. beta* y de las familias Gerreidae, Sparidae y Sciaenidae, tendieron a consumir menor cantidad de detritus, la cual se incremento en sus dietas a medida que estos aumentaron de tamaño. De forma similar, las especies de la familia Sparidae incrementaron el consumo de plantas a medida que los peces crecieron, lo que se puede relacionar con las demandas energéticas de los individuos de acuerdo al estadio ontogénico de su desarrollo. Por un lado, los peces pequeños que por su mayor tasa de crecimiento y por los requerimientos de maduración sexual, presentan una mayor demanda metabólica (Moyle & Cech, 1996), consumen preferentemente crustáceos, cuyo valor nutricional por gramo de peso es mayor que el del detritus y las plantas (Jobling, 1995). Por otro lado y relacionado con la teoría de forrajeo óptimo, si bien los crustáceos y peces presentan mayor contenido energético y nutricional que el detritus y las plantas, el mayor consumo de estos últimos grupos tróficos por los individuos grandes, implica un menor gasto de energía en su captura y manejo, ya que sólo se requiere de su localización.

Los cambios ontogénicos en el consumo de detritus y plantas, también parecen relacionarse con los cambios morfológicos que presentaron muchas especies de peces, en los cuales un aumento de la talla fue regularmente acompañado por un aumento en la longitud relativa del intestino. De hecho, se conoce que los peces que tienden a consumir más estos grupos tróficos tienden a presentar intestinos más largos (Nikolky, 1963; Jobling, 1995; Moyle & Cech, 1996).

Debido a los conspicuos cambios ontogénicos en la dieta de los peces, Livingston (1980), Stoner (1980) y Stoner y Livingston (1984), han sugerido que las especies como carácter taxonómico no siempre son unidades útiles en el modelado ecológico, particularmente cuando se investiga las tramas tróficas y los flujos de energía, por lo que estos autores recomiendan el uso del término "unidades tróficas ontogénicas", como un concepto útil y más realista. Cuatro líneas de evidencia fundamentan la utilidad de este concepto (Stoner & Livingston, 1984): 1) La variación ontogénica es casi universal en peces; 2) muchos peces costeros presentan estacionalidad reproductiva, lo cual determina estados tróficos particulares en áreas de crianza durante tiempos correspondientes con la máxima producción del alimento preferido; 3) diferencias inter e intraespecíficas en la dieta están cercanamente relacionados con la morfología oral, dentición y forma del cuerpo, las cuales tienden a variar en peces de diferente talla; y 4) peces que difieren en tamaño, se distribuyen diferencialmente de acuerdo a la disponibilidad de alimento en distintos tipos de hábitat.

En relación con la diversidad de grupos tróficos consumidos, considerando a todos los individuos de la comunidad y los valores originalmente obtenidos para cada especie en el análisis por familia, el índice de amplitud trófica mostró diferencias significativas entre especies ($H=40.830$; $g.l.=5$; $P<0.001$), las cuales se debieron (Tamhane) a que el valor más alto, correspondiente a los

individuos del grupo de talla 4 (en los cuales predominaron los valores altos de los clupeidos) fueron significativamente diferentes del resto (excepto del valor promedio de los individuos de talla 2), mientras que el resto de los valores promedio de los otros grupos de talla no mostraron diferencias significativas entre sí.

Por el contrario, en los análisis hechos para cada especie de acuerdo a la familia a la que pertenecen, se pudo observar que nueve especies mostraron diferencias significativas ($P < 0.05$) en el índice de amplitud de nicho trófico entre grupos de talla (Tabla 9.12). De las cinco especies que no mostraron este tipo de diferencias, cuatro representan a depredadores (*B. chrysourea*, *B. ronchus*, *C. arenarius* y *O. beta*) y tres tampoco mostraron diferencias en la dieta (*B. marinus*, *B. chrysourea* y *B. ronchus*), lo que confirma la constancia en los hábitos de alimento de estas especies en particular y de los depredadores en lo general.

Tabla 9.12. Resumen de los valores promedio del índice de amplitud de nicho trófico por grupo de talla, obtenidos en el análisis de cada familia.

Especies	Índice de amplitud de nicho trófico				P	Tendencia
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4		
<i>C. melanopus</i>	0.720	0.793	0.689	0.383	0.0008	disminuir
<i>A. felis</i>	0.970	0.858	0.658	0.373	0.0009	disminuir
<i>B. marinus</i>	0.425	0.708			0.2806	aumentar
<i>D. auratus</i>	0.452	0.305	0.140		<0.001	disminuir
<i>D. rhombeus</i>	0.468	0.713	0.079		<0.001	intermedio
<i>E. melanopterus</i>	0.220	0.429			0.004	aumentar
<i>L. rhomboides</i>	0.515	0.635	0.546		0.018	intermedio
<i>A. probatocephalus</i>	0.236	0.802	0.390		0.007	intermedio
<i>B. chrysourea</i>	0.442	0.496	0.448		0.793	constante
<i>B. ronchus</i>	0.204	0.240	0.099		0.726	disminuir
<i>M. undulatus</i>	0.910	0.524	0.343	0.357	0.012	disminuir
<i>C. arenarius</i>	0.399	0.040			0.072	disminuir
<i>O. beta</i>	0.316	0.222	0.306	0.307	0.693	constante
<i>C. spilopterus</i>	0.423	0.288	0.074		0.0095	disminuir

Contrariamente a lo que señala Wootton (1990), que la diversidad de grupos tróficos consumidos por los peces aumenta a medida que éstos incrementan su talla, siete de las 14 especies (~50%) de los sistemas estudiados, presentaron el patrón inverso. Los herbívoros (familia Sparidae) y el detritívoro *D. auratus*, mostraron mayor amplitud en las tallas intermedias, mientras que sólo en dos especies este índice tendió a aumentar (*B. marinus* y *E. melanopterus*).

Con relación a la intensidad de la alimentación, considerando el conjunto de especies (excepto los clupeidos a los cuales no se les evaluó esta característica) y los valores previamente obtenidos en el análisis de cada familia, el índice de repleción mostró diferencias significativas entre especies ($H=97.789$; $g.l.=5$; $P < 0.001$), las cuales fueron debidas (Tamhane) a que el valor promedio de los individuos del grupo de talla 1 fue significativamente diferentes del resto de los promedios de los otros grupos de talla (excepto del promedio del grupo de talla 6).

Tomando en cuenta el análisis hecho por familia de la intensidad de alimentación, se pudo observar que de 14 especies analizadas, seis mostraron diferencias significativas ($P < 0.05$) y en

todos estos casos la tendencia del índice de repleción fue de disminuir a medida que los peces aumentan de talla, mismo patrón que también presentaron otras cuatro especies de las que no mostraron diferencias significativas (Tabla 9.13). Esto se relaciona con lo previamente discutido, de que los individuos pequeños presentan una mayor demanda metabólica debido a que presentan mayores tasas de crecimiento y a la energía requerida en la maduración sexual (Moyle & Cech, 1996), por lo que requiere mayor consumo de alimentos en relación a su peso corporal.

Tabla 9.13. Resumen de los valores promedio del índice de repleción por grupo de talla, obtenidos en el análisis de cada familia.

Especies	Índice de repleción				P	Tendencia
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4		
<i>C. melanopus</i>	1.823	0.596	0.394	0.191	<0.0001	disminuir
<i>A. felis</i>	1.844	1.227	1.518	1.645	0.774	constante
<i>B. marinus</i>	2.507	2.989			0.679	constante
<i>D. auratus</i>	0.505	0.246	0.181		<0.001	disminuir
<i>D. rhombeus</i>	0.302	0.301	0.130		0.051	disminuir
<i>E. melanopterus</i>	1.770	0.674			<0.001	disminuir
<i>L. rhomboides</i>	1.625	1.531	1.284		0.254	disminuir
<i>A. probatocephalus</i>	1.188	0.897	0.683		0.288	disminuir
<i>B. chrysooura</i>	0.615	0.375	0.252		0.011	disminuir
<i>B. ronchus</i>	0.163	0.940	0.104		0.332	intermedio
<i>M. undulatus</i>	0.635	0.485	0.623	0.164	<0.001	disminuir
<i>C. arenarius</i>	2.354	0.557			0.399	disminuir
<i>O. beta</i>	2.222	2.379	1.004	0.959	0.032	disminuir
<i>C. spilopterus</i>	0.694	0.853	1.259		0.382	aumentar

Variabilidad relacionada con los cambios espacio-temporales del ambiente

Considerando a todos los individuos de la comunidad de peces, la variabilidad de los hábitos de alimento entre épocas se caracterizó por el mayor consumo de fitoplancton y zooplancton, y detritus durante la época de lluvias, mientras que en la época seca los individuos tendieron a consumir más copépodos, peracáridos y plantas (Tabla 9.14). Análisis de varianza indicaron que el consumo de grupos tróficos que individualmente mostraron diferencias significativas entre épocas, fueron el fitoplancton, zooplancton, poliquetos-moluscos, anfípodos, peces de otras familias, detritus y restos de decápodos, crustáceos y plantas ($F's > 4.958$; g.l.=1/1376; $P's < 0.03$), mientras que los otros 13 grupos tróficos no mostraron diferencias significativas entre estaciones ($F's < 3.610$; g.l.=1/1376; $P's > 0.05$).

Un análisis de discriminante simple aplicado a los 22 grupos tróficos consumidos por todos los individuos mostró que los hábitos de alimento de la comunidad de peces a nivel global, presentaron diferencias significativas entre épocas (Tabla 9.15), con los anfípodos (-0.529), el detritus (0.475), el zooplancton (0.342), el fitoplancton (0.300) y los restos vegetales (-0.254), como los grupos tróficos más importantes en la diferenciación de los hábitos de alimento.

Estos resultados presentan una fuerte relación con la disponibilidad de los recursos existentes durante cada una de las épocas correspondientes. Así, en los sistemas estudiados (principalmente en la laguna de Pueblo Viejo), se presenta un pulso de producción primaria del fitoplancton

durante la época de lluvias (Contreras, 1985, 1995; De la Lanza & Cantú, 1986), lo cual implicaría también pulsos importantes de sus depredadores directos, el zooplancton, permitiendo una alta disponibilidad de ambos como recursos tróficos durante la época lluviosa. Asimismo, durante la época de lluvias aumenta la descarga de los ríos y el escurrimiento de la cuenca de los sistemas, aportando estos bastante materia orgánica 'alóctona' (detritus) al sistema y en consecuencia convirtiéndose en un recurso trófico de alta disponibilidad durante este período (Castillo-Rivera *et al.*, 1994). Por el contrario, en la laguna de Pueblo Viejo durante la época de secas es mayor la abundancia de pequeños crustáceos (Cruz-Romero, 1973) y de *Ruppia maritima*, sobre la cual crecen en forma epifita muchas macroalgas (Castillo-Rivera, 1995), lo que contribuye a una mayor disponibilidad de estos como recursos tróficos para los peces.

Tabla 9.14 Principales grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales en la época de lluvias, secas, noche, día, hábitat sin y con vegetación sumergida, de todos los individuos de la comunidad de peces de las lagunas de Pueblo Viejo y Tampamachoco.

Grupos Tróficos	Variabilidad Temporal y Espacial					
	Variabilidad Estacional		Variabilidad Nictémica		Variabilidad Espacial	
	Lluvias	Secas	Noche	Día	Sin pastos	Con pastos
	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia	Importancia
Plancton	7.96	3.25	0.00	0.00	10.67	2.82
Fitoplancton	5.41	2.53	0.00	0.00	7.84	1.82
Zooplancton	2.55	0.72	0.00	0.00	2.83	1.00
Copepoda	12.92	19.12	5.68	11.99	10.41	21.15
Otros Invertebrados	3.11	2.19	9.20	3.96	4.15	1.88
Insecta	0.30	0.06	1.09	0.00	0.21	0.17
Invertebrados menores	0.27	0.91	2.28	0.73	1.12	0.26
Polychaeta-Mollusca	2.54	1.22	5.83	3.23	2.82	1.45
Peracarida	9.85	15.68	18.81	20.08	8.89	15.81
Tanaidacea	5.42	3.61	8.50	3.04	5.58	4.28
Amphipoda	2.57	11.02	10.29	16.30	2.78	10.28
Otros peracáridos	1.22	0.76	0.02	0.40	0.41	1.00
Restos de peracáridos	0.64	0.29	0.00	0.34	0.12	0.25
Decapoda	6.72	7.31	8.11	2.83	7.14	5.24
Penaeidea	2.90	1.86	0.63	0.28	1.84	1.03
Caridea	1.33	1.92	0.27	0.06	1.83	1.16
Brachyura	1.74	1.57	6.12	2.13	1.38	2.01
Restos de Decápodos	0.75	1.96	1.09	0.36	2.09	1.04
Restos de Crustáceos	4.60	6.77	7.63	8.03	5.65	6.36
Osteichthyes	11.72	11.54	18.97	2.31	11.64	7.46
Gobiidae	1.84	2.63	6.41	0.65	0.34	1.51
Otras Familias	1.94	0.84	1.52	0.67	0.98	1.20
Restos de peces	7.94	8.07	11.04	0.99	10.32	4.75
Plantas	4.26	8.59	8.90	18.36	4.18	8.47
Macroalgae	2.01	3.18	3.74	6.47	2.04	3.26
<i>Ruppia maritima</i>	0.68	0.83	0.45	0.94	0.42	0.89
Restos de plantas	1.57	4.58	4.71	10.95	1.72	4.32
Detritus	38.86	25.56	22.70	32.43	37.25	30.82

Tomando en cuenta además, los resultados obtenidos en los análisis hechos por especie en cada familia, se pudo observar que en general fueron capturados casi el mismo número de individuos durante las dos épocas, aunque los filtradores micrófagos y omnívoros fueron más comunes durante la época de lluvias, mientras que los herbívoros macrófitos lo fueron durante la época de secas. Las especies de detritívoros y depredadores, se repartieron equitativamente en las dos épocas (Tabla 9.16). El reparto casi equitativo del número total de peces entre las dos épocas, puede obedecer a que para cada uno de estos períodos climáticos, existe un importante pulso de producción primaria en los sistemas analizados (Contreras, 1985; 1995; De la Lanza & Cantú, 1986). Asimismo se pudo observar que diez de las 16 especies (~63%) mostraron diferencias significativas en los hábitos de alimento entre épocas ($P < 0.05$), siendo más común un reparto de recursos tróficos estacional en los filtradores micrófagos (los cuales de acuerdo a los valores de Lambda de Wilks, fueron los que presentaron mayor segregación), omnívoros, herbívoros macrófitos y detritívoros, mientras que de los depredadores sólo *C. spilopterus* mostró un reparto trófico entre épocas.

Tabla 9.15. Resultados de los análisis de discriminantes simples, aplicados a los 22 grupos tróficos (variables discriminatorias) presentes en las dietas por épocas, día-noche y hábitat, de todos los individuos de la comunidad de peces.

	Resultados de Análisis de Discriminantes				
	λ	χ^2	g.l.	P	Casos (%)
Entre Epocas	0.880	173.845	22	<0.001	65.3
Entre Día-Noche	0.788	63.224	20	<0.001	75.9
Entre Hábitat	0.853	204.012	22	<0.001	68.8

Con respecto a la variabilidad nictémera global, todos los individuos de la comunidad de peces tendieron a consumir más organismos grandes como decápodos y peces durante la noche y más copépodos, plantas y detritus durante el día (Tabla 9.14). Análisis de varianza simple mostraron que de hecho fueron los copépodos, braquiuros, góbidos, restos de peces, restos vegetales y detritus los únicos cuyo consumo mostró diferencias individuales significativas entre el día y la noche ($F's > 4.943$; g.l.=1/276; $P's < 0.03$), mientras que los otros grupos tróficos no mostraron diferencias ($F's < 3.682$; g.l.=1/276; $P's > 0.05$).

Un análisis de discriminantes simple mostró que existen diferencias significativas en los hábitos de alimento de la comunidad de peces entre el día y la noche (Tabla 9.15), siendo los restos de peces (0.547), góbidos (0.321), braquiuros (0.315), detritus (-0.300), copépodos (-0.284) y restos vegetales (-0.258), los ítem que más contribuyeron en la segregación de las dietas en ciclos nictémeros y que además fueron los mismos grupos tróficos que mostraron diferencias significativas individuales en su consumo entre el día y la noche.

Estos cambios diurnos en la dieta, reflejan una segregación de la actividad de los diferentes gremios de peces. Así, por un lado el detritus y las plantas son principalmente consumidos durante el día, porque las especies de los gremios de detritívoros y herbívoros presentan mayor actividad durante el día en el sistema estudiado. Además los copépodos que por ser de las presas más pequeñas, los peces dependen de su capacidad visual para capturarlos, lo cual se ve facilitado durante las horas luz, conociéndose de hecho que las especies filtradoras estudiadas son más

activas al medio día (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 2000). Por el contrario, las presas grandes como decápodos y peces, son la fuente de alimento más importante de los depredadores, los cuales mostraron ser más activos durante las horas de oscuridad y penumbra.

Relacionado con lo anterior y de acuerdo con el análisis nictémero por familia, se observó que la mayoría de los individuos analizados fueron capturados durante el día (cuatro especies, incluyendo detritívoros y herbívoros), mientras que los depredadores (representados sólo por *O. beta*) fueron más comunes durante la noche, además de que fue evidente que únicamente una especie de cinco (20%) mostró diferencias significativas en la dieta (Tabla 9.16). Aunque en el presente estudio, no se analizaron los cambios nictémeros en la dieta de *B. gunteri* y *B. patronus*, los cuales cumplen una función herbívora importante en el sistema, para la laguna de Pueblo Viejo se ha observado que éstas especies son más activas durante el medio día (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 2000). Así, estos resultados concuerdan con la generalización hecha por Helfman (1993), en la cual se señala una mayor actividad de herbívoros durante el día y de depredadores durante la noche.

Tabla 9.16. Resumen de los resultados de los análisis de discriminantes por épocas, día-noche y tipos de hábitat, obtenidos en el análisis de cada familia. Se indican el número de individuos analizados (lluvias/secas, noche/día, sin pastos/con pastos), los valores de la Lambda de Wilks (λ) y nivel de significación (P). *Tipos de hábitat somero y de canal.

Especies	Análisis de Discriminantes					
	Entre Epocas		Entre Día-Noche		Entre Hábitat	
	Número	λ (P)	Número	λ (P)	Número	λ (P)
<i>B. gunteri</i>	28/10	0.191 (<0.001)			25/13	0.281 (0.002)
<i>B. patronus</i>	42/20	0.439 (<0.001)			44/18	0.526 (0.004)
<i>C. melanopus</i>	112/31	0.800 (0.008)			105/38	0.859 (0.119)
<i>A. felis</i>	44/33	0.682 (0.026)			57/20	0.788 (0.301)
<i>B. marinus</i>	10/3	0.011 (<0.001)			9/4	0.289 (0.368)
<i>D. auratus</i>	262/123	0.919 (0.003)	10/62	0.905 (0.896)	131/254	0.859 (<0.001)
<i>D. rhombeus</i>	12/24	0.657 (0.077)	0/8		23/13	0.833 (0.588)
<i>E. melanopterus</i>	51/79	0.404 (<0.001)	9/42	0.814 (0.525)	23/107	0.450 (<0.001)
<i>L. rhomboides</i>	48/316	0.578 (<0.001)	49/105	0.745 (<0.001)	10/354	0.919 (0.012)
<i>A. probatocephalus</i>	10/42	0.499 (0.004)	6/29	0.642 (0.258)	10/42	0.476 (0.004)
<i>B. chrysoura</i>	59/73	0.856 (0.158)			59/73	0.824 (0.048)
<i>B. ronchus</i>	16/15	0.761 (0.556)			18/13	0.688 (0.313)
<i>M. undulatus</i>	25/38	0.781 (0.500)			46/17	0.812 (0.668)
<i>C. arenarius</i>	6/5	0.550 (0.566)			9/2	0.815 (0.932)
<i>O. beta</i>	40/46	0.779 (0.411)	49/15	0.743 (0.449)	17/69	0.843 (0.804)
<i>C. spilopterus</i>	54/50	0.721 (0.014)			21/78	0.804 (0.250)*

Con respecto a la variabilidad global de la alimentación de todos los peces relacionada con los dos principales tipos de hábitat determinados para la laguna de Pueblo Viejo (en la laguna de Tampamachoco no se utilizó la misma caracterización espacial y en consecuencia *C. spilopterus* no quedó incluida en este análisis espacial), se puede observar que en las localidades sin

vegetación sumergida los peces consumieron más plancton, peces y detritus, mientras que en las localidades con pastos consumieron más copépodos, peracáridos y plantas (Tabla 9.14). Análisis de varianza mostraron que el consumo de la mayoría de grupos tróficos (fitoplancton, zooplancton, copépodos, otros invertebrados acuáticos, poliquetos-moluscos, tanaidáceos, anfípodos, peneideos, carídeos, restos de decápodos, góbidos, restos de peces, restos vegetales y detritus), presentaron diferencias significativas individuales entre los dos tipos de hábitat ($F's > 4.442$; g.l.=1/1291; $P's < 0.04$), mientras que los otros ocho grupos no mostraron diferencias ($F's < 0.974$; g.l.=1/1291; $P's > 0.30$). Así, los hábitos de alimento de todos los individuos de la comunidad mostraron diferencias significativas entre los dos tipos de hábitat (Tabla 9.15), las que de acuerdo con la matriz de correlaciones se debieron a las diferencias en el consumo de fitoplancton (0.446), zooplancton (0.395), restos de peces (0.375), anfípodos (-0.329), detritus (0.275) y copépodos (-0.244).

Estos cambios espaciales en los hábitos de alimento de los peces, se relacionan con las características de la heterogeneidad espacial que presenta la laguna de Pueblo Viejo. Así, los ambientes con vegetación sumergida tienden a presentar altas concentraciones de invertebrados crustáceos como anfípodos y copépodos (Heck & Orth, 1980), por lo que estas áreas presentan una mayor disponibilidad de invertebrados como recursos tróficos para los peces. En consecuencia, en los ambientes sin este tipo de vegetación, donde no existen altas concentraciones de estos organismos, el detritus representaría una importante fuente alternativa de alimento. También en las localidades sin pastos, la actividad filtradora sobre el plancton sería más eficiente, por lo que en éstas se consumiría más este tipo de recurso trófico.

Considerando el análisis espacial hecho en cada familia, se pudo observar que del número total de individuos analizados, casi el doble correspondieron al hábitat con vegetación sumergida, aunque por especie sólo siete fueron más abundantes en este tipo de ambiente (Tabla 9.16). Así, los filtradores y omnívoros fueron más comunes en las zonas sin vegetación sumergida, mientras que detritívoros y herbívoros lo fueron en las zonas que presentaron densos lechos de *R. maritima*. Con respecto a los depredadores, estos se repartieron entre los dos tipos de hábitat, siendo *B. chrysourea* y *O. beta* más comunes en las localidades con pastos y *B. ronchus*, *M. undulatus* y *C. arenarius* en las localidades sin vegetación. En relación al reparto espacial de recursos tróficos entre especies, sólo siete de 15 (~47%) presentaron diferencias significativas en los hábitos de alimento entre los dos tipos de hábitat, siendo común entre los filtradores, detritívoros y herbívoros, mientras que de las especies depredadoras sólo *B. chrysourea* mostró diferencias a este nivel.

Considerando el número de especies que mostraron diferencias intraespecíficas significativas en los hábitos de alimento, se puede observar que la variabilidad ontogénica es la que más frecuentemente se presenta en las especies (~71%), seguida por la variabilidad estacional (~63) y la espacial (~47%), mientras que la variabilidad nictémera (~20%) y sexual (~13%) fueron las menos comunes. Este hecho también puede ser observado considerando los valores de la Lambda de Wilks, pues el valor más bajo de este estadístico se obtuvo entre épocas (0.011), mientras que los valores más bajos obtenidos entre hábitat y día-noche fueron 0.281 y 0.745 respectivamente. Es importante señalar que la variabilidad ontogénica intra específica, fue tan común como la variabilidad inter específica, pues en esta última también las dietas de diez de 14 parejas de especies (~71%), mostraron diferencias significativas.

Con respecto a la amplitud de recursos tróficos consumidos, se observó en el análisis por familia, que el índice de amplitud de nicho trófico rara vez mostró diferencias significativas ($P < 0.05$)

entre épocas (sólo dos especies), día-noche (una sola especie) y entre hábitat (únicamente tres especies), a pesar que muchas especies mostraron diferencias significativas estacionales, nictémeras y espaciales en la dieta. Esto implica que aunque existan cambios en la dieta, las substituciones se hacen de forma equitativa, de tal manera que la diversidad trófica rara vez sufre cambios significativos (Tabla 9.17).

Tabla 9.17. Resumen de los valores promedio del índice de amplitud de nicho trófico por época, día-noche y hábitat, obtenidos en el análisis de cada familia.

Especies	Índice de amplitud de nicho trófico								
	Análisis por Epoca			Análisis por Día-noche			Análisis por Hábitat		
	Lluvias	Secas	P	Noche	Día	P	Sin pastos	Con Pastos	P
<i>B. gunteri</i>	1.742	1.759	0.861				1.729	1.658	0.128
<i>B. patronus</i>	1.743	1.884	0.069				1.825	1.698	0.112
<i>C. melanopus</i>	0.700	0.618	0.336				0.690	0.661	0.715
<i>A. felis</i>	0.731	0.716	0.891				0.794	0.527	0.024
<i>B. marinus</i>	0.558	0.550	0.979				0.462	0.768	0.202
<i>D. auratus</i>	0.333	0.335	0.962	0.241	0.293	0.638	0.368	0.316	0.149
<i>D. rhombeus</i>	0.346	0.281	0.612				0.307	0.294	0.919
<i>E. melanopterus</i>	0.382	0.216	0.004	0.264	0.373	0.418	0.469	0.241	0.002
<i>L. rhomboides</i>	0.581	0.559	0.728	0.413	0.553	0.025	0.481	0.564	0.492
<i>A. probatocephalus</i>	0.396	0.279	0.312	0.295	0.297	0.991	0.486	0.246	0.045
<i>B. chrysoura</i>	0.432	0.511	0.273				0.548	0.417	0.069
<i>B. ronchus</i>	0.297	0.133	0.260				0.181	0.269	0.454
<i>M. undulatus</i>	0.291	0.567	0.013				0.434	0.521	0.484
<i>C. arenarius</i>	0.218	0.257	0.843				0.288	0.000	0.245
<i>O. beta</i>	0.289	0.267	0.748	0.287	0.243	0.663	0.228	0.289	0.476
<i>C. pilopterus</i>	0.349	0.241	0.133				0.305	0.299	0.763

Similarmente con respecto a la intensidad de la alimentación, de las 14 especies consideradas sólo tres mostraron diferencias significativas ($P < 0.05$) en el índice de repleción entre épocas (Tabla 9.18). En ciclos nictémeros, las especies detritívoras y herbívoras se alimentaron más intensamente durante el día, mientras que la especie depredadora (*O. beta*) lo hizo durante la noche, lo que se relaciona con lo discutido previamente en relación a la actividad nictémera de depredadores y herbívoros. A pesar de lo anterior, sólo una especie mostró diferencias significativas en la intensidad de la alimentación entre el día y la noche. Por último, el índice de repleción mostró diferencias entre los dos tipos de hábitat sólo en una especie, lo que implica que a pesar de la heterogeneidad ambiental los peces pueden obtener alimento suficiente en cualquier parte del sistema, a través de una alternancia de múltiples presas. En este sentido, se ha señalado que mientras las condiciones ambientales de los estuarios tienden a limitar el número de especies, la enorme abundancia de recursos tróficos en estos ambientes (producto de altas producciones primarias y secundarias), les permite sostener grandes concentraciones de individuos (Jumars, 1993; Moyle & Cech, 1996).

Tabla 9.18. Resumen de los valores promedio del índice de repleción por época, día-noche y hábitat, obtenidos en el análisis de cada familia.

Especies	Índice de Repleción								
	Análisis por Época			Análisis por Día-noche			Análisis por Hábitat		
	Lluvias	Secas	P	Noche	Día	P	Sin pastos	Con Pastos	P
<i>C. melanopus</i>	0.948	0.625	0.163				0.758	1.211	0.157
<i>A. felis</i>	1.640	1.488	0.695				1.822	0.871	0.013
<i>B. marinus</i>	2.980	1.894	0.425				2.985	2.155	0.506
<i>D. auratus</i>	0.312	0.334	0.608	0.236	0.441	0.192	0.409	0.272	0.001
<i>D. rhombeus</i>	0.188	0.208	0.787				0.216	0.176	0.587
<i>E. melanopterus</i>	0.731	1.913	<0.001	0.425	1.460	0.105	0.763	1.597	0.095
<i>L. rhomboides</i>	1.338	1.580	0.216	0.932	1.567	0.001	1.540	1.548	0.984
<i>A. probatocephalus</i>	1.267	1.016	0.456	0.431	1.317	0.050	1.022	1.115	0.803
<i>B. chrysoura</i>	0.319	0.411	0.195				0.375	0.365	0.894
<i>B. ronchus</i>	0.851	0.657	0.674				0.444	1.191	0.102
<i>M. undulatus</i>	0.257	0.518	0.049				0.339	0.619	0.086
<i>C. arenarius</i>	2.453	0.438	0.341				1.715	0.735	0.726
<i>O. beta</i>	0.780	2.392	0.004	1.643	1.597	0.944	1.417	1.687	0.663
<i>C. spilopterus</i>	0.924	0.808	0.491				0.874	0.890	0.941

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer profundamente a las diferentes instituciones, colegas y maestros, cuya colaboración fue imprescindible para el desarrollo y conclusión de la presente Tesis.

Institucionalmente, agradezco a la Cooperativa de Pescadores de la Laguna de Pueblo Viejo, por las facilidades logísticas prestadas durante los ciclos de muestreos. A la Universidad Autónoma Metropolitana, a DGICSA -SEP- y a CONABIO, que gracias al financiamiento económico otorgado a diferentes proyectos de investigación del Laboratorio de Peces, permitieron el desarrollo de todo el trabajo.

Indudablemente el procesamiento de tantas muestras requirió la colaboración de estudiantes, ahora colegas, por lo que les agradezco a Biól. Víctor Zamayoa, Biól. Jessika Culhuac Schmidt, M. en C. Marisela Montiel Jaime, Biól. Marcela Martínez Noguera, M. en C. Alberto Montoya Márquez, Hidrobiól. Ana María Chávez y M. en C. Manuel Morales, quienes a través de diferentes requisitos académicos colaboraron en la determinación de las dietas de las especies y en el trabajo de campo.

También se contó con la ayuda de colegas y maestros, que asesoraron en la determinación taxonómica de los diversos organismos encontrados en los contenidos estomacales de peces. Así, agradezco a Dr. Samuel Gómez Aguirre y M. en C. Miguel Angel Lara-Villa, por su asesoría en la identificación del fitoplancton y a M. en C. Carlos Alvarez en la identificación del zooplancton. A los compañeros y amigos del Laboratorio de Macroalgas Marinas del Departamento de Hidrobiología, UAM-I, Dr. Francisco Flores Pedroche, Dr. Abel Senties Granados, M. en C. Kurt Drekman y Dra. Alejandrina Avila, por su colaboración en la identificación de macroalgas y por comentarios sobre su taxonomía. Asimismo, agradezco al Biól. Alejandro Gamboa por la bibliografía y la colaboración prestada en la identificación de los invertebrados bentónicos.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Peces, Biól. Abraham Kobelkowsky Díaz y Biól. María del Rocío Zárate Hernández, por su desinteresada y permanente colaboración. El Biól. Kobelkowsky gentilmente proporcionó todas las figuras de la morfología trófica de las especies, dos de ellas elaboradas especialmente para la presente Tesis (las correspondientes a las familias Ariidae y Gerreidae), y los detalles finos de las descripciones anatómicas de *B. gunteri*, *B. patronus* y *C. spilopterus*. A la Biól. Zárate Hernández le agradezco la revisión final del manuscrito y sus comentarios atinados, que permitieron mejorar su presentación final.

A los miembros del jurado, Dr. José Alejandro Zavala Hurtado del Laboratorio de Ecología, Departamento de Biología, UAM-I; Dr. Isaías H. Salgado Ugarte de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM; Dra. Ana Laura Ibáñez Aguirre de la Planta Experimental de Producción Acuícola, Departamento de Hidrobiología, UAM-I; y a la Dra. Bertha Peña Mendoza de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM; les agradezco profundamente todos los comentarios y sugerencias, que permitieron mejorar ostensiblemente la versión final de la Tesis.

Por último, agradezco al Director de Tesis, Dr. José Luis Arredondo Figueroa de la Planta Experimental de Producción Acuícola, Departamento de Hidrobiología, UAM-I, su permanente colaboración, asesoramiento y comentarios, desde el inicio del Doctorado, hasta la conclusión de la Tesis.

REFERENCIAS

- Abbe, G.R. & D.L. Breitburg. 1992. The influence of oyster toadfish (*Opsanus tau*) and crabs (*Callinectes sapidus* and Xanthidae) on survival of oyster (*Crassostrea virginica*) spat in Chesapeake Bay: Does spat protection always work? *Aquaculture*, **107**(1):21-31.
- Adams, D.H. & D.M. Tremain. 1995. Fishes of Gator Creek, Indian River Lagoon: Species composition, habitat utilization and seasonal abundance patterns. *Bulletin of Marine Science*, **57**(1):278-285.
- Aguilera, O. 1987. Musculatura de los arcos branquiales, arco hioideo y operculo en peces sciaenidae del Atlántico oeste y Ríos de América. *Revista Brasileira de Zoologia*, **4**(2):89-103.
- Aguirre-León, A. & A. Yáñez-Arancibia. 1986. Las mojarra de la laguna de Términos: taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica. (Pisces: Gerreidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México*, **13**(1):369-443.
- Aguirre-León, A.; A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1982. Taxonomía, diversidad, distribución y abundancia de las mojarra de la laguna de Términos, Campeche (Pisces: Gerreidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México*, **9**(1):213-250.
- Ahrenholz, D.W. 1991. Population biology and life history of the North American Menhadens, *Brevoortia* spp. *Marine Fisheries Review*, **53**:3-19.
- Araújo, F.G. 1984. Hábitos alimentares de tres bagres marinhos (Ariidae) no estuario da Lagoa dos Patos (RS), Brasil. *Atlântica*, **7**:47-63
- Araújo, F.G. 1988. Distribuição, abundância relativa e movimentos sazonais de bagres marinhos (Siluriformes, Ariidae) no estuario da Lagoa dos Patos (RS), Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **5**(4):509-543.
- Araújo, F.G. & A.C.A. Santos, 1999. Distribution and recruitment of mojarra (Perciformes, Gerreidae) in the continental margin of Sepetiba Bay, Brazil. *Bulletin of Marine Science*, **65**(2):431-439.
- Araújo, F.G.; A.G. Da Cruz-Filho; M.C. De Azevedo & A.C.A. Santos. 1998. Estrutura da comunidade de peixes demersais da Baía de Sepetiba, RJ. *Revista Brasileira de Biologia*, **58**(3): 417-430.
- Arenas-Granados, P. & A. Acero. 1992. Organización trófica de las mojarra (Pisces: Gerreidae) de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Caribe Colombiano). *Revista de Biología Tropical*, **40**(3):287-302.
- Arias de Diza, A. & A.K.M. Bashirullah. 1984. Estudios biológicos del bagre cuinche *Cathorops spixii* (Fam. Ariidae) en el Golfo de Cariaco, Venezuela. 1. Hábitos alimenticios de juveniles. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, **23**(1/2):195-200.
- Ayala-Pérez, L.A.; O.A. Aviles-Alatriste & J.L. Rojas-Galaviz. 1998. Estructura de la comunidad de peces en el sistema Candelaria-Panlau, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*, **46** (3):763-774.
- Barnard, E.A. 1973. Comparative biochemistry and physiology of digestion, 133-164 pp. In: C.L. Prosser (Ed.), *Comparative animal physiology of digestion*. 3rd Ed. W.B. Saunders. Philadelphia.
- Barnes, R.S.K. & K.H. Mann (Eds.). 1980. *Fundamentals of Aquatic Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications. Great Britain.
- Begon, M.; J.L. Harper & C.R. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 3rd Ed. Blackwell Science. Oxford.
- Berenson, M.; D. Levine & H. Goldstein. 1983. *Intermediate Statistical Methods and Applications*. Prentice Hall. New Jersey.
- Briggs, J.C. 1974. *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill. USA.
- Briggs, P.T. & A.M. Weber. 1986. First record of the bay whiff from New York waters. *New York Fish Game Journal*, **33**:65.
- Brown, M.B. & A.B. Forsythe. 1974. Robust tests for the equality of variances. *Journal of the American Statistical Association*, **69**(346):364-367.
- Caldwell, D.K. 1957. The biology and systematics of the pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Bulletin of Florida State Museum, Biological Science*, **2**:77-174.
- Campos, A. & E. Suárez. 1994. *Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe. I. Biología y sistemática*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. CONACYT.
- Carr, W.E. & C.A. Adams. 1973. Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Fla. *Transactions of American Fisheries Society*, **102**(3): 511-540.
- Carranza-Edwards, A.; M. Gutiérrez & R. Rodríguez. 1975. Unidades morfotectónicas continentales de las costas mexicanas. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, **2**(1):81-88.
- Castillo-Rivera, M. 1995. Aspectos ecológicos de la ictiofauna de la Laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Castillo-Rivera, M. & A. Kobelkowsky. 1992. First record of reversal in the flounder *Citharichthys spilopterus*

- (bothidae). *Copeia* (1992):1094-1095.
- Castillo-Rivera, M. & A. Kobelkowsky. 1993. Comportamiento ambiental de la Laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Biotam*, 5(2):1-12.
- Castillo-Rivera, M. & V. Zamayoa. 1994. Dinámica poblacional y patrones de reparto de recursos entre dos especies de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Tópicos de Investigación y Posgrado*. III(4):19-24.
- Castillo-Rivera, M. & A. Kobelkowsky. 2000. Distribution and segregation of two sympatric *Brevoortia* species (Teleostei: Clupeidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50(5):593-598.
- Castillo-Rivera, M. & R. Zárate. 2001. Patrones espacio-temporales de la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. *Hidrobiológica*, 11(1):1-10.
- Castillo-Rivera, M.A.; M. Pérez & A. Kobelkowsky. 1988. Estudio de la biología de *Bairdiella ronchus* (Pisces: Sciaenidae) de la laguna de Tampamachoco, Veracruz, México. *Universidad y Ciencia*, 5(10):69-84.
- Castillo-Rivera, M.; J. Culhuac & A. Kobelkowsky. 1993a. Anatomía alimentaria y dieta de los bagres (Pisces: Ariidae), de una laguna costera tropical en México, 16 pp. In: Asociación Latinoamericana de Investigadores de Ciencias del Mar (Ed.), RESUMENES del V Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar.
- Castillo-Rivera, M.; A. Montoya & A. Kobelkowsky. 1993b. Biología reproductiva del peje-sapo (*Opsanus beta*), en la laguna de Pueblo Viejo, Ver., 39 pp. In: Sociedad Veracruzana de Zoología (Ed.), RESUMENES de la Primera Reunión de Investigadores sobre Fauna Veracruzana.
- Castillo-Rivera, M.; G. Moreno & R. Iniestra. 1994. Spatial, seasonal, and diel variation in abundance of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli* (Teleostei: Engraulidae), in a tropical coastal lagoon of Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 39(3):263-268.
- Castillo-Rivera, M.; A. Kobelkowsky & V. Zamayoa. 1996. Food resource partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *Journal of Fish Biology*, 49(6):1102-1111.
- Castillo-Rivera, M.; A. Kobelkowsky & A.M. Chávez. 2000. Feeding biology of the flatfish *Citharichthys spilopterus* (Bothidae) in a tropical estuary of Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 16(2):73-78.
- Castro-Aguirre, J. 1978. *Catálogo de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos*. Instituto Nacional de Pesca, Serie Científica No. 19.
- Castro-Aguirre, J.; R. Torres-Orozco; M. Ugarte & A. Jiménez. 1986. Estudios ictiológicos en el sistema estuarino-lagunar Tuxpam-Tampamachoco, Veracruz. I. Aspectos ecológicos y elenco sistemático. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 30:155-170.
- Chao, L.N. 1978a. A basis for classifying Western Atlantic Sciaenidae (Teleostei: Perciformes). NOAA Technical Reports, NMFS Technical Circular, 415:1-64.
- Chao, L.N. 1978b. Sciaenidae. In: W. Fischer (Ed.), *FAO species identification sheets for fishery purposes, Western Central Atlantic (Fishing Area 31)*. FAO, Rome. pag. var.
- Chao, L.N. & J.A. Musick. 1977. Life history, feeding habits, and functional morphology of juvenile sciaenid fishes in the York River Estuary, Virginia. *Fishery Bulletin*, 75(4):657-702.
- Chatterjee, S. & B. Price. 1991. *Regression Analysis by Example*. 2nd Ed. John Wiley, USA.
- Chavance, P.; D. Flores-Hernández; A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1984. Ecología, biología y dinámica de las poblaciones de *Bairdiella chrysoura* en la laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Sciaenidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 11(1):123-162.
- Chavance, P.; A. Yáñez-Arancibia; D. Flores-Hernández; A. Lara-Domínguez & F. Amezcua-Linares. 1986. Ecology, biology and population dynamics of *Archosargus rhomboidalis* (Pisces: Sparidae) in a tropical coastal lagoon system, southern Gulf of Mexico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 13(2):11-30.
- Chaves, P.D.T. & A.L. Vendel. 1996. Aspectos da alimentacao de *Genidens genidens* (Valenciennes) (Siluriformes, Ariidae) na Baía de Guaratuba, Parana. *Revista Brasileira de Zoologia*, 13(3):669-675.
- Chaves, P.D.T. & A.L. Vendel. 1997. Reproductive indices from species of *Citharichthys* Bleeker (Teleostei, Pleuronectiformes) at the Guaratuba Bay, Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 14:73-79.
- Chaves, P.D.T. & G. Otto, 1998. Aspectos biológicos de *Diapterus rhombeus* (Cuvier) (Teleostei, Gerreidae) na baía de Guaratuba, Parana, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 15(2):289-295.
- Chen, W.; J.J. Govoni & S.M. Warlen. 1992. Comparison of feeding and growth of larval round herring *Etrumeus teres* and gulf menhaden *Brevoortia patronus*. *Fishery Bulletin*, 90:183-189.
- Clark, C.W. & D.A. Levy. 1988. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredator window. *American Naturalist*, 131:271-290.
- Colinvaux, P. 1993. *Ecology 2*. John Wiley. USA.
- Conover, W.J.; M.E. Johnson & M.M. Johnson. 1981. A comparative study of tests for homogeneity of variances, with applications to the outer continental shelf bidding data. *Technometrics*, 23(4):351-361.

- Contreras, F. 1983. Variaciones en la hidrología y concentración de nutrientes en el área estuarino-lagunar de Tuxpam-Tampamachoco, Ver., México. *Biotica*, **8**(2):201-213.
- Contreras, F. 1985. Comparación hidrológica de tres lagunas costeras del estado de Veracruz, México. *Universidad y Ciencia*, **2**(3):47-56.
- Contreras, F. 1993. *Ecosistemas Costeros Mexicanos*. CONABIO-Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F.
- Contreras, F. 1995. Producción primaria fitoplanctónica en lagunas costeras. *Revista de Investigaciones Marinas*, **16**(1-3):11-21.
- Cruz-Romero, M. 1973. Análisis parcial del microplancton en la laguna de Pueblo Viejo, Ver. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, **34**:327-368.
- Dahlberg, M.D. 1970. Atlantic and Gulf of Mexico menhadens, genus *Brevoortia* (Pisces: Clupeidae). *Bulletin of Florida State Museum, Biological Science*, **15**:91-162.
- Darnell, R.M. 1958. Food habitats of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. *Publications of the Institute of Marine Science, University of Texas*, **5**:353-416.
- Darnell, R.M. 1961. Trophic spectrum of an estuarine community, based on studies of Lake Pontchartrain, Louisiana. *Ecology*, **42**(3):553-568.
- Davis, B. M. & J.W. Foltz. 1991. Food of blueback herring and threadfin shad in Jocassee Reservoir, South Carolina. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**:605-613.
- Dawes, J.C. 1986. *Botánica Marina*. Limusa. México. 673p.
- Day, J.W.; W.G. Smith; P.R. Wagner & W.C. Stowe. 1973. Community structure and carbon budget of a salt marsh and shallow bay estuarine system in Louisiana. Center for wetland resources, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana. 79 pp.
- De Azevedo, M.C.; F.G. Araújo; A.G. Cruz-Filho; I.D. Gomes & A.L. Pessanha. 1999. Variacao Espacial e Temporal de Bagres Marinhos (Siluriformes, Ariidae) na Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia*, **59**(3):443-454.
- Deckert, G.D. & D.W. Greenfield. 1987. A review of the Western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). *Copeia*, **1987**(2):182-194.
- Deegan, L. A.; B.J. Peterson & R. Portier. 1990. Stable isotopes and cellulase activity as evidence for detritus as a food source for juvenile Gulf Menhaden. *Estuaries*, **13**:14-19.
- De la Lanza, G. & M. Cantú. 1986. Cuantificación de clorofilas y aplicación del índice de diversidad de pigmentos (D_{430}/D_{665}) para estimar el estado biótico de la laguna de Pueblo Viejo, Ver. *Universidad y Ciencia*, **3**(5):31-42.
- Desselle, W.J.; M.A. Poirrier; J.S. Rogers & R.C. Cashner. 1978. A discriminant function analysis of sunfish (*Lepomis*) food habits and feeding niche segregation in the lake Pontchartrain, Louisiana estuary. *Transactions of the American Fisheries Society*, **107**:713-719.
- Diener, R.A.; A. Inglis & G.B. Adams. 1974. Stomach contents of fishes from clear lake and tributary waters, a Texas estuarine area. *Contributions in Marine Science*, **18**:7-17.
- Dunnnett, C.W. 1980a. Pairwise multiple comparisons in the homogeneous variance, unequal sample size case. *Journal of the American Statistical Association*, **75**(372):789-795.
- Dunnnett, C.W. 1980b. Pairwise multiple comparisons in the unequal variance case. *Journal of the American Statistical Association*, **75**(372):796-800.
- Emlen, J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist*, **100**: 611-617.
- Felder, D.L. 1973. An annotated key to crabs and lobsters (Decapoda:Reptantia), from coastal waters of the Northwestern Gulf of Mexico. Louisiana State University, Sea Grant Publ. LSU-SG-73-02. Louisiana. 103 pp.
- Fenchel, T. 1970. Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass *Thalassia testudinum*. *Limnology and Oceanography*, **15**:14-20
- Fischer, W. (Ed.). 1978. FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishery Area 31). Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Flores-Coto, C.; F. Abundio-López & F. Zavala-García. 1991. Larval distribution and abundance of Pleuronectiformes from the Southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **32**:439-450.
- Flores-Coto, C.; A. Sánchez-Iturbe; F. Zavala-García & S.M. Warlen. 1998. Age, growth, mortality and food habits of larval *Stellifer lanceolatus*, *Cynoscion arenarius* and *Cynoscion nothus* (Pisces: Sciaenidae), from the Southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **47**(5):593-602.
- Flores-Verdugo, F.; F. González-Farías; O. Ramírez-Flores; F. Amezcua-Linares; A. Yáñez-Arancibia; M. Alvarez-Rubio & J. Day. 1990. Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapán-Agua Brava lagoon estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries*, **13**(2):219-230.
- Friedland, K.D. 1985. Functional morphology of the branchial basket structures associated with feeding in the

- Atlantic menhaden. *Brevoortia tyrannus* (Pisces: Clupeidae). *Copeia*, **1985**:1018-1027.
- Galloway, B.J. & K. Strawn. 1974. Seasonal abundance and distribution of marine fishes at a hot-water discharge in Galveston Bay, Texas. *Contributions in Marine Science*, **18**:71-137.
- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 4^{ta} Ed. Instituto de Geografía, UNAM, México. México.
- García, G.A. 1989. Cuantificación de postlarvas de camarón *Penaeus spp.*, durante su migración del mar a la laguna de Tampamachoco, Veracruz, México (julio de 1983-junio de 1984). *Investigaciones Marinas, CICIMAR*, **4**:117-121.
- García, T. & E. Nieto. 1978. Alimentación de *Bairdiella ronchus* (Cuvier) (Pisces: Sciaenidae) en dos áreas de la plataforma cubana. *Ciencias (8 Invest. Mar.)*, **38**:11-28.
- Gerking, S. 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press. USA.
- Gibbons, M.C. & M. Castagna. 1985. Biological control of predation by crabs in bottom cultures of hard clams using a combination of crushed stone aggregate, toadfish, and cages. *Aquaculture*, **47**(2-3):101-104.
- Goldschmid, A. 1982. Oekomorphologische trennung zweier mediterraner schleimfischarten: *Blennius incognitus* Bath, 1968 und *B. zvonimiri* Kolombatovic, 1982 (Blenniidae; Teleostei; Pisces). *Zeitschrift für Zoologische Systematik Evolutionsforschung*, **20**:302-316.
- González, M. 1977. Observaciones sobre un comportamiento atípico de *Ruppia maritima* L., en una laguna costera tropical. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **37**:53-68.
- Gosline, W.A. 1996. Structures associated with feeding in three broad-mouthed, benthic fish groups. *Environmental Biology of Fishes*, **47**(4):399-405.
- Gosner, K.L. 1971. *Guide to Identification of Marine and Estuarine Invertebrates*. Cape Hatteras to the Bay of Fundy. John Wiley. USA.
- Gosner, K.L. 1978. *A Field Guide to the Atlantic Seashore*. Houghton Mifflin Co. Boston.
- Govoni, J.J. 1997. The association of the population recruitment of Gulf menhaden, *Brevoortia patronus*, with Mississippi River discharge. *Journal of Marine Systems*, **12**:101-108.
- Govoni, J.J.; D.E. Hoss & A.J. Chester. 1983. Comparative feeding of three species of larval fishes in the northern Gulf of Mexico: *Brevoortia patronus*, *Leiostomus xanthurus*, and *Micropogonias undulatus*. *Marine Ecology Progress Series*, **13**(2-3):189-199.
- Govoni, J.J.; P.B. Ortner; F. Al-Yamani & L.C. Hill. 1986. Selective feeding of spot, *Leiostomus xanthurus*, and Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, larvae in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, **28**(1-2):175-183.
- Graham, J.H. & R.C. Vrijenhoek. 1988. Detrended correspondence analysis of dietary data. *Transactions of American Fisheries Society*, **117**:29-36.
- Green, R.H. & G.L. Vascotto. 1978. A method for the analysis of environmental factors controlling patterns of species composition in aquatic communities. *Water Research*, **12**:583-590.
- Hacunda, J.S. 1981. Trophic relationships among demersal fishes in a coastal area of the Gulf of Maine. *Fishery Bulletin*, **79**:775-788.
- Hair, J.F.; R.E. Anderson; R.L. Tatham & W.C. Black. 1995. *Multivariate Data Analysis with Readings*. 4th Ed. Prentice-Hall. New Jersey.
- Harnois, E.; R. Couture & P. Magnan. 1992. Variation saisonnière dans la répartition des ressources alimentaires entre cinq espèces de poissons en fonction de la disponibilité des proies. *Canadian Journal of Zoology*, **70**:796-803.
- Hart, P.J.B. 1993. Teleost foraging: facts and theories, 253-284 pp. In: T.J. Pitcher (Ed.), *Behaviour of Teleost Fishes*, 2nd Ed. Chapman & Hall. London.
- Heck, K. & R. Orth. 1980. Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages, 449-464 pp. In: V.S. Kennedy (Ed.), *Estuarine Perspectives*, Academic Press. New York.
- Helfman, G.S. 1993. Fish behaviour by day, night and twilight, 479-512 pp. In: T.J. Pitcher (Ed.), *Behaviour of Teleost Fishes*. 2nd Ed. Chapman and Hall. London.
- Helfman, G.S. 1994. Adaptive variability and mode choice in foraging fishes, 3-18 pp. In: D.J. Stouder; K.L. Fresh & R. Feller (Eds.), *Theory and Application in Fish Feeding Ecology*, University of South Carolina Press. USA.
- Hernández, L.P. & P.J. Motta. 1997. Trophic consequences of differential performance: ontogeny of oral jaw-crushing performance in the sheepshead, *Archosargus probatocephalus* (Teleostei, Sparidae). *Journal of Zoology*, **343**(4):737-756.
- Hessen, D.O.; R. Andersen; K. Hindar & J. Skurdal. 1988. Food selection and competition in salmonids as reflected by gill raker number and morphology. *Journal of Applied Ichthyology*, **4**:121-129.

- Horn, M.H. 1989. Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanographic Marine Biology: An Annual Review*, 27:167-272.
- Hughes, R.N. 1980. Strategies for survival of aquatic organisms, 162-184 pp. In: R.S.K. Barnes & K.H. Mann (Eds.), *Fundamentals of Aquatic Ecosystems*, Blackwell Scientific Publications, Great Britain.
- Huh, S.H. & C.L. Kitting. 1985. Trophic relationships among concentrated populations of small fishes in seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 92:29-43.
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29:151-154.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93:145-159.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17:411-429.
- Hyslop, E.J. 1982. The feeding habits of O⁺ stone loach, *Noemacheilus barbatulus* (L.), and bullhead, *Cottus gobio* L. *Journal of Fish Biology*, 21:187-196.
- Irlandi, E.A. & M.K. Crawford. 1997. Habitat linkages: the effect of intertidal saltmarshes and adjacent subtidal habitats on abundance, movement, and growth of an estuarine fish. *Oecologia*, 110(2):222-230.
- Jobling, M. 1995. *Environmental Biology of Fishes*. Chapman & Hall, Great Britain.
- Jordan, F.; M. Bartolini; C. Nelson; P.E. Patterson & H.L. Soulen. 1996. Risk of predation affects habitat selection by the pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 208 (1-2):45-56.
- Joyeux, J.C.; J.M. Miller; C. Aliaume & A. Zerbi. 1995. Growth of sand whiff *Citharichthys arenaceus* and bay whiff *Citharichthys spilopterus* (Pleuronectiformes, Bothidae) in Puerto Rico (Greater Antilles), and North Carolina (USA), with comments on growth-rate comparisons. *Netherlands Journal of Sea Research*, 34:211-220.
- Jumars, P.A. 1993. *Concepts in Biological Oceanography. An Interdisciplinary Primer*. Oxford University Press, USA
- Keeping, E.S. 1995. *Introduction to Statistical Inference*. Dover, New York.
- Kennish, M.J. 1986. *Ecology of Estuaries. Physical and Chemical Aspects*, Vol. I. CRC Press, USA.
- Kerschner, B.A.; M.S. Peterson & R.G. Gilmore. 1985. Ecotopic and ontogenetic trophic variation in mojarras (Pisces: Gerreidae). *Estuaries*, 8(3):311-322.
- Kinch, J.C. 1979. Trophic habits of the juvenile fishes within artificial waterways--Marco Island, Florida. *Contributions in Marine Science*, 22:77-90.
- Kinne, O. (Ed). 1973. *Marine Ecology. A Comprehensive, Integrated Treatise on Life in Ocean and Coastal Waters*. John Wiley & Sons, Great Britain.
- Kleypas, J. & J.M. Dean. 1983. Migration and feeding of the predatory fish, *Bairdiella chrysura* Lacépède, in an intertidal creek. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 72(3):199-209.
- Kobelkowsky, A. 1985. Los peces de la Laguna de Tampamachoco, Veracruz, México. *Biotica*, 10(2):145-156.
- Kobelkowsky, A. & M. Castillo-Rivera. 1995. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiológica*, 5(1-2):95-103.
- Kobylnski, G.J. & P.F. Sheridan. 1979. Distribution, abundance, feeding and long-term fluctuations of spot, *Leiostomus xanthurus*, and croaker, *Micropogonias undulatus*, in Apalachicola Bay, Florida, 1972-1977. *Contributions in Marine Science*, 22:149-161.
- Krebs, 1989. *Ecological Methodology*. Harper-Collins, Chicago.
- Krebs, J.R. & A.I. Houston. 1989. Optimization in ecology, 309-338 pp. In: J.M. Cherrett (Ed.), *Ecological Concepts. The contribution of ecology to an understanding of the natural world*, Blackwell Scientific Publications, Great Britain.
- Labropoulou, M. & A. Eleftheriou. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology*, 50:324-340.
- Lagler, K.F.; J.E. Bardach; R.R. Miller & D.R.M. Passino. 1977. *Ichthyology*. 2nd Ed. John Wiley, USA.
- Lara-Domínguez, A.L.; A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1981. Biología y ecología del bagre *Arius melanopus* Gunther en la laguna de Términos, sur de Golfo de México. (Pisces: Ariidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 8(1):267-304.
- Lavin, P.A. & J.D. McPhail. 1986. Adaptive divergence of trophic phenotype among freshwater populations of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43:2455-2463.
- LeGrande, W.H. 1975. Karyology of six species of Louisiana flatfishes (Pleuronectiformes: Osteichthyes). *Copeia* (1975):516-522.

- Levene, H. 1960. Robust tests for equality on variance, 278-292 pp. In: I. Olkin, S.G. Ghurye, W. Hoeffding, W.G. Madow & H.B. Mann (Eds.), *Contributions to probability and statistics*, Stanford University Press. California.
- Levin, P.; R. Petrik & J. Malone. 1997. Interactive effects of habitat selection, food supply and predation on recruitment of an estuarine fish. *Oecologia*, **112**(1): 55-63.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**:399-418.
- Livingston, R.J. 1980. Ontogenetic trophic relationships and stress in a coastal seagrass system in Florida, 423-435 pp. In: V.S. Kennedy (Ed.), *Estuarine Perspectives*. Academic Press. New York.
- Livingston, R.J. 1982. Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Marine Ecology Progress Series*, **7**:1-12.
- Livingston, R.J. 1984. Trophic response of fishes to habitat variability in coastal seagrass systems. *Ecology*, **65**:1258-1275.
- López-López, E.; M. Salgado-Mejía & S.A. Guzmán-del Proo. 1991. Un análisis estacional de la ictiofauna de la laguna de Tampamachoco, Ver., y sus hábitos alimentarios. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, **34**:81-107.
- Luczkovich, J.J. 1988. The patterns and mechanisms of selective feeding on seagrass-meadow epifauna by juvenile pinfish, *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). Dissertation Abstracts Int. Pt. B - Sciences & Engineering, **48**(12):170.
- Luczkovich, J.J. & E.J. Stellwag. 1993. Isolation of cellulolytic microbes from the intestinal tract of the pinfish, *Lagodon rhomboides*: Size-related changes in diet and microbial abundance. *Marine Biology*, **116**(3):381-388.
- Luczkovich, J.J.; S.F. Norton & R.G. Gilmore. 1995. The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboides* and *Centropomus undecimalis*. *Environmental Biology of Fishes*, **44**(1-3):79-95.
- Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. John Wiley. USA.
- MacNeill, D.B. & S.B. Brandt. 1990. Ontogenetic shifts in gill-raker morphology and predicted prey capture efficiency of the alewife, *Alosa pseudoharengus*. *Copeia*, **1990**:164-171.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Croon Helm. London.
- Magurran, A.E. 1993. Individual differences and alternative behaviours, 441-477 pp. In: T.J. Pitcher (Ed.), *Behaviour of Teleost Fishes*, 2nd Ed. Chapman & Hall. London.
- Mann, K.H. 1980. The total aquatic system, 185-200 pp. In: R.S.K. Barnes & K.H. Mann (Eds.), *Fundamentals of Aquatic Ecosystems*, Blackwell Scientific Publications. Great Britain.
- Mann, K.H. 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, **33**(4, part 2):910-930.
- Mann, K.H. 1991. Organisms and ecosystems, 3-26 pp. In: R.S.K. Barnes & K.H. Mann (Eds.), *Fundamentals of Aquatic Ecology*, 2nd Ed. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Matheson, R.E. & R.G. Gilmore. 1995. Mojarras (Pisces: Gerreidae) of the Indian River Lagoon. *Bulletin of Marine Science*, **57**(1):281-282.
- Matlock, G.C. & M.A. García. 1983. Stomach contents of selected fishes from Texas bays. *Contributions in Marine Science*, **26**:95-110.
- Mattson, S. 1992. Food and feeding habits of fish species over a soft sublittoral bottom in the Northeast Atlantic. 3. Haddock (*Melanogrammus aeglefinus* (L.))(Gadidae). *Sarsia*, **77**:33-45.
- McArthur, R.R. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row. New York.
- McArthur, R.R. & E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**:603-609.
- Meglitsch, P.A. 1972. *Invertebrate Zoology*. Oxford University Press. Great Britain.
- Mendenhall, W. & T. Sincich. 1996. *A Second Course in Statistics: regression analysis*. 5th Ed. Prentice Hall. New Jersey.
- Méndez-Ramírez, I. 1989. La ubicación de la estadística en la metodología científica. *Ciencia*, **40**(1):39-48.
- Méndez-Ramírez, I. 1993. Uso y abuso de la estadística en investigación. *Tópicos de Investigación y Posgrado*, **3**(2):3-8.
- Milinski, M. 1993. Predation risk and feeding behaviour, 285-305 pp. In: T.J. Pitcher (Ed.), *Behaviour of Teleost Fishes*, 2nd Ed. Chapman & Hall. London.
- Miller, R.V. 1969. Constancy of epibranchial organs and fourth epibranchial bones within species groups of clupeid fishes. *Copeia*, **1969**:308-312.
- Minello, T.J. & J.W. Webb. 1997. Use of natural and created *Spartina alterniflora* salt marshes by fishery species and other aquatic fauna in Galveston Bay, Texas, USA. *Marine Ecology Progress Series*, **151**:165-179.
- Mittelbach, G.G. & C.W. Osenberg. 1994. Using foraging theory to study trophic interactions, 45-60 pp. In: D.J. Stouder; K.L. Fresh & R. Feller (Eds.), *Theory and Application in Fish Feeding Ecology*, University of South Carolina Press. USA.

- Moffett, A.W.; L.W. McEachron & J.G. Key. 1979. Observations on the biology of sand seatrout (*Cynoscion arenarius*) in Galveston and Trinity Bays, Texas. *Contributions in Marine Science*, **22**:163-172.
- Molineró, A. & R. Flos. 1991. Influence of sex and age on the feeding habits of the common sole *Solea solea*. *Marine Biology*, **111**:493-501.
- Montgomery, J.L. & T.E. Targett. 1992. The nutritional role of seagrass in the diet of the omnivorous pinfish *Lagodon rhomboides* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **158**(1):37-57.
- Montiel, M. 1994. Biología y ecología de los gerreidos (Pisces: Gerreidae), de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, UNAM. México. 116 pp.
- Montiel, M.; M. Castillo-Rivera & L. Salazar. 1995. Distribución y abundancia de los gerreidos (Pisces: Gerreidae) en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, p. 169. In: Sociedad Mexicana de Zoología (Ed.), RESUMENES del XIII Congreso Nacional de Zoología.
- Motta, P.J. 1988. Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes (Perciformes, Chaetodontidae): an ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes*, **22**(1):39-67.
- Motta, P.J.; K.B. Clifton; P. Hernández; B.T. Eggold; S.D. Giordano & R. Wilcox. 1995. Feeding relationships among nine species of seagrass fishes of Tampa Bay, Florida. *Bulletin of Marine Science*, **56**(1):185-200.
- Moyle, P.B. & J.J. Cech. 1996. *Fishes. An introduction to ichthyology*. 3rd Ed. Prentice Hall. New Jersey.
- Nelson, G.J. 1967. Gill arches of teleostean fishes of the family Clupeidae. *Copeia*, **1967**:389-399.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the World*. 3rd Ed. John Wiley & Sons. USA.
- Nikolsky, G.V. 1963. *The Ecology of Fishes*. Academic Press. New York.
- Northcote, T.G. 1988. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: A "top-down" view. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **45**(2):361-379.
- Norusis, M.J./SPSS Inc. 1988. SPSS/PC+Advance Statistics V 2.0 for the IBM PC/XT/AT and PS2. Statistics Guide. Chicago. B1-B40 pp.
- Ocaña-Luna, A. & M. Sánchez-Ramírez, M. 1999. Feeding of sciaenid (Pisces: Sciaenidae) larvae in two coastal lagoons of the Gulf of Mexico. *Gulf Research Reports*, **10**:1-9.
- Odum, W.E. & E.J. Heald. 1972. Trophic analysis of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science*, **22**(3):671-738.
- Odum, W.E. & E.J. Heald. 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community, 265-286 pp. In: L.E. Cronin (Ed.), *Estuarine Research*, Academic Press. New York.
- Overstreet, R.M. & R.W. Heard. 1978. Food of the Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, from Mississippi Sound and the Gulf of Mexico. *Gulf Research Reports*, **6**(2):145-152.
- Paine, M.D.; J.J. Dodson & G. Power. 1982. Habitat and food resource partitioning among four species of darters (Percidae:*Etheostoma*) in a southern Ontario stream. *Canadian Journal of Zoology*, **60**:1635-1641.
- Parker, S.P. 1996. *Diccionario McGraw-Hill de Biología*. McGraw-Hill. México.
- Phillips, R.R. & S.B. Swears. 1980. Social hierarchy, shelter use, and avoidance of predatory toadfish (*Opsanus tau*) by the striped blenny (*Chasmodes bosquianus*). *Animal Behavior*, **27**(4):1113-1121.
- Phillips, R.R. & S.B. Swears. 1981. Diel activity cycles of two Chesapeake Bay fishes, the Striped Blenny (*Chasmodes bosquianus*) and the Oyster Toadfish (*Opsanus tau*). *Estuaries*, **4**(4):357-362.
- Pianka, E.R. 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in western Australia. *Ecology*, **50**:1012-1030.
- Pielou, E.C. 1984. *The Interpretation of the Ecological Data. A primer on classification and ordination*. John Wiley. USA.
- Pierce, D.J.; J.E. Wallin & B. Mahmoudi. 1998. Spatial and Temporal Variations in the Species Composition of Bycatch Collected During a Striped Mullet (*Mugil cephalus*) Survey. *Gulf of Mexico Science*, **16**(1):15-27.
- Pitcher, T.J. & J.R. Turner. 1986. Danger at dawn: experimental support for the twilight hypothesis in shoaling minnows. *Journal of Fish Biology*, **29**(Supplement A):59-70.
- Pohla, H. & A. Goldschmid. 1989. Resource partitioning of closely related cyprinid fish mediated by their gill raker morphology. *Fortschritte der Zoologie*, **35**:513-516.
- Pohla, H.; M. Palzenberger & A. Goldschmid. 1986. Der Kiemenreusenapparat europäischer Karpfenfischarten (Teleostei, Cyprinidae). *Oesterreichs Fischerei*, **39**:94-104.
- Pomeroy, L.R. Detritus and its role as a food resource, 84-102 pp. In: R.S.K. Barnes & K.H. Mann (Eds.), *Fundamentals of Aquatic Ecosystems*, Blackwell Scientific Publications. Great Britain.
- Poole, R.W. 1974. *An Introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill. USA.
- Prejs, A. & G. Colomine. 1981. *Métodos para el Estudio de los Alimentos y las Relaciones Tróficas de los Peces*. Instituto de Zoología Tropical. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Raynie, R.C. & F.F. Shaw. 1994. A comparison of larval and postlarval gulf menhaden, *Brevoortia patronus* growth rates between an offshore spawning ground and an estuarine nursery. *Fishery Bulletin*, **92**:890-894.

- Real Academia Española. 1992. *Diccionario de la Lengua Española*. 21^{ra} Ed. Espasa-Calpe. Madrid.
- Real Academia Española. 1999. *Ortografía de la Lengua Española*. Espasa. Madrid.
- Reguero, M. & A. García-Cubas. 1994. Moluscos de la laguna de Pueblo Viejo. Veracruz. México: Sistemática y Ecología. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, **20**(1):77-104.
- Reichert, M.J.M. & H.W. Van der Veer. 1991. Settlement, abundance, growth and mortality of juvenile flatfish in a subtropical tidal estuary (Georgia, USA). *Netherlands Journal of Sea Research*, **27**:375-391.
- Reséndez-Medina, A. & A. Kobelkowsky. 1991. Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del Golfo de México, México. *Universidad y Ciencia*, **8**(15):91-110.
- Ríos, H.; S. Campa & M. Sánchez. 1991. Análisis ecológico del ictioplancton de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, **35**:9-21.
- Robins, C.R. & G.C. Ray. 1986. *A Field Guide to Atlantic Coast Fishes of North America*. The Peterson field guides series; 32. Houghton Mifflin. USA.
- Rojas-Beltrán, R. 1989. Quelques aspects de l'ecologie alimentaire de trois machoirans (Teleostei, Siluriformes, Ariidae) de la Guyane. *Cybium*, **13**(2):181-187.
- Roman, M.R. 1984. Utilization of detritus by the copepod, *Acartia tonsa*. *Limnology and Oceanography*, **29**(5): 949-959.
- Root, R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*, **37**:317-350.
- Rosado-Solórzano, R. & S.A. Guzmán del Prío. 1998. Preliminary trophic structure model for Tampamachoco lagoon, Veracruz, Mexico. *Ecological Modelling*, **109**:141-154.
- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies. *Copeia*, **1986**(2):352-388.
- Ruiz, M.F. 1978. *Recursos Pesqueros de las Costas de México*. Limusa. México, D.F.
- Salazar, M.L. 1995. Biología y ecología de la familia Atherinidae (Osteichthyes) de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza. UNAM. 79p.
- Salazar, M.L.; M. Castillo-Rivera & M. Montiel. 1995. Patrones reproductivos de los atherinidos (Pisces:Atherinidae) de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, 181-182 pp. *In*: Sociedad Mexicana de Zoología (Ed.), RESUMENES del XIII Congreso Nacional de Zoología.
- Sale, P.G. 1979. Habitat partitioning and competition in fish communities, 323-321 pp. *In*: H.E. Clepper (Ed.), *Predator-Prey Systems in Fisheries Management*, Sport Fishing Institute. Washington, D.C.
- Salgado-Ugarte, I.H. 1985. Algunos aspectos biológicos del bagre *Arius melanopus* Gunther (Osteichthyes: Ariidae) en el sistema lagunar de Tampamachoco, Ver. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Superiores-Zaragoza. UNAM. 108p.
- Santamarina, J. 1993. Feeding ecology of a vertebrate assemblage inhabiting a stream of NW Spain (Riobo: Ulla basin). *Hydrobiologia*, **252**:175-191.
- Schelske, C. & E. Odum. 1962. Mechanisms maintaining high productivity in Georgia Estuaries. *Proceedings of Gulf and Caribbean Fish Institute*, **14**:75-80.
- Schwartz, F.J. & B.W. Dutcher. 1963. Age, growth and food of the oyster toadfish near Solomons, Maryland. *Transactions of American Fisheries Society*, **92**:170-173.
- Sedberry, G.R. 1987. Feeding habits of sheepshead, *Archosargus probatocephalus*, in offshore reef habitats of the southeastern continental shelf. *Northeast Gulf Science*, **9**(1):29-37.
- Sedberry, G.R. 1989. Feeding habits of whitebone porgy, *Calamus leucosteus* (Teleostei: Sparidae), associated with hard bottom reefs off the southeastern United States. *Fishery Bulletin*, **87**(4):935-944.
- Serafy, J.E.; T.E. Hopkins & P.J. Walsh. 1997. Field studies on the ureogenic gulf toadfish in a subtropical bay. I. Patterns of abundance, size composition and growth. *Journal of Fish Biology*, **50**(6):1258-1270.
- Sheridan, P.F. 1979. Trophic resource utilization by three species of sciaenid fishes in the Northwest Florida estuary. *Northeast Gulf Science*, **3**(1):1-14.
- Sheridan, P.F. & D.L. Trimm. 1983. Summer foods of Texas coastal fishes relative to age and habitat. *Fishery Bulletin*, **81**:643-647.
- Sheridan, P.F.; D.L. Trimm & B.M. Baker. 1984. Reproduction and food habits of seven species of Northern Gulf of Mexico fishes. *Contributions in Marine Science*, **27**:175-204.
- Sheridan, P.; G. McMahan; G. Conley; A. Williams & G. Thayer. 1997. Nekton use of macrophyte patches following mortality of turtlegrass, *Thalassia testudinum*, in shallow waters of Florida Bay (Florida, USA). *Bulletin of Marine Science*, **61**(3):801-820.
- Siegel, S. 1972. *Estadística No Paramétrica*. 2^{da} Ed. Trillas. México.
- Siegel, S. & Castellan, N.J. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. 2nd, Ed. McGraw-Hill. New York.

- Sogard, S.M.; G.V. Powell & J.G. Holmquist. 1989. Utilization by fishes of shallow, seagrass-covered banks in Florida Bay: 2. Diel and tidal patterns. *Environmental Biology of Fishes*, **24**(2): 81-92.
- Sokal, R. & F. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3rd Ed. Freeman. New York.
- Somerton, D.A. 1991. Detecting differences in fish diets. *Fishery Bulletin*, **89**:167-169.
- Springer, J.G. & T. Woodburn. 1960. An ecological study of the fishes of Tampa Bay area. *Florida State Board Professional Papers Series*, 1:1-104.
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. University Oxford Press. Malta.
- Steel, R.G. & J.H. Torrie. 1980. *Principles and Procedures of Statistics. A biometrical approach*. 2nd Ed. McGraw-Hill. Singapore.
- Stickney, R.R.; G.L. Taylor & R.W. Heard. 1974. Food habits of Georgia estuarine fishes. I. Four species of flounders (Pleuronectiformes: Bothidae). *Fishery Bulletin*, **72**(2):515-525.
- Stone, B.A. & J.E. Morton. 1958. The distribution of cellulases and related enzymes in the Mollusca. *Proceedings of Malacology Society, London*, **33**:127-141.
- Stoner, A.W. 1980. Feeding ecology of *Lagodon rhomboides* (Pisces: Sparidae): variation and functional responses. *Fishery Bulletin*, **78**(2):337-352.
- Stoner, A.W. 1982. The influence of benthic macrophytes on the foraging behaviour of pinfish, *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **58**(2-3): 271-284.
- Stoner, A.W. 1986. Community structure of the demersal fish species of laguna Joyuda, Puerto Rico. *Estuaries*, **9**:142-152.
- Stoner, A.W. 1991. Diel variation in the catch of fishes and penaid shrimp in a tropical estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **33**:57-69.
- Stoner, A.W. & R.J. Livingston. 1984. Ontogenetic patterns in diet and feeding morphology in sympatric sparid fishes from seagrass meadows. *Copeia*, **1984** (1):174-187.
- Stouder, D.J.; K.L. Fresh & R. Feller (Eds.). 1994. *Theory and Application in Fish Feeding Ecology*. University of South Carolina Press. USA.
- Subrahmanyam, C.B. & C. Coultas. 1980. Studies of the animal communities in two north Florida salt marshes. Part III. Seasonal fluctuations of fish and macroinvertebrates. *Bulletin of Marine Science*, **30**:790-818.
- Tamhane, A.C. 1979. A comparison of procedures for multiple comparisons of means with unequal variances. *Journal of the American Statistical Association*, **74**(366):471-480.
- Tapia-García, M.; A. Yáñez-Arancibia; P. Sánchez-Gil & M.C. García-Abad. 1988a. Biología y ecología de *Cynoscion arenarius* Ginsburg, en las comunidades demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México (Pisces: Sciaenidae). *Revista de Biología Tropical*, **36**(1):1-27.
- Tapia-García M.; Yáñez-Arancibia; P. Sánchez-Gil & M.C. García-Abad. 1988b. Biología y ecología de *Cynoscion nothus* (Holbrook), en las comunidades demersal de la Plataforma Continental del Sur del Golfo de México (Pisces, Sciaenidae). *Revista de Biología Tropical*, **36**(1):29-54
- Tatsuoka, M.M. 1988. *Multivariate Analysis*. 2nd Ed. Macmillan. New York.
- Teixeira, R.L. & J.L. Helmer. 1997. Ecology of young mojarra (Pisces: Gerreidae) occupying the shallow waters of a tropical estuary. *Revista Brasileira de Biologia*, **57**(4): 637-646.
- Tilney, R.L. & T. Hecht. 1990. The food and feeding habits of two co-occurring marine catfish *Galeichthys feliceps* and *G. ater* (Osteichthyes: Ariidae) along the south-east coast of South Africa. *Journal of Zoology*, **221**(2):171-193.
- Toepfer, C. & J.W. Fleeger. 1995a. Diet of juvenile fishes *Citharichthys spilopterus*, *Symphurus plagiatus*, and *Gobionellus boleosoma*. *Bulletin of Marine Science*, **56**(1):238-249.
- Toepfer, C. & J.W. Fleeger. 1995b. Effects of marsh-edge habitat variables on feeding success by juvenile bay whiff, *Citharichthys spilopterus* (Teleostei:Bothidae). *The Southwestern Naturalist*, **40**(3):297-300.
- Toft, C.A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, **1985**:1-21.
- Topp, R. & F. Hoff. 1972. Flatfishes (Pleuronectiformes). *Memoirs of the Hourglass Cruises*, **4**:1-135.
- Townsend, C.R. & Y.J. Winfield. 1985. The application of optimal foraging theory to feeding behaviour in fish, 67-98 pp. In: P.T. Tytler & P. Calow (Eds.), *Fish Energetics: New Perspectives*, John Hopkins University Press. Baltimore.
- Tucker, J.W. 1982. Larval development of *Citharichthys cornutus*, *C. gymnorhinus*, *C. spilopterus*, and *Etropus crossotus* (Bothidae), with notes on larval occurrence. *Fishery Bulletin*, **80**:35-73.
- Vadas, R.L. 1990. The importance of omnivory and predator regulation of prey in freshwater fish assemblages of North America. *Environmental Biological of Fishes*, **27**(4):285-302.
- Valiela, I. 1991. Ecology of waters columns, 29-56 pp. In: R.S.K. Barnes & K.H. Mann (Eds.), *Fundamentals of Aquatic Ecology*, Blackwell Scientific Publications. Great Britain.

- Vega-Cendejas, M. 1990. Interacción trófica entre los bagres *Arius melanopus* (Agassiz 1829) y *Arius felis* (Linnaeus, 1766), en las costas de Celestún, Yucatán, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 17(2):271-285.
- Vega-Cendejas, M. 1993. Estudio ecotrófico sobre el sargo, *Archosargus rhomboidalis*. ¿Especie omnívora o herbívora?. *Revista de Investigaciones Marinas*, 14(1):70-85.
- Vega-Cendejas, M.; M. Hernández & F. Arreguin-Sánchez. 1994. Trophic interrelations in a beach seine fishery from the northwestern coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Fish Biology*, 44(4):647-659.
- Vendel, A.L. & P. De Tarso. 1998. Alimentação de *Bairdiella ronchus* (Cuvier) (Perciformes, Sciaenidae) na baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 15(2):297-305.
- Warburton, K. 1979. Growth and production of some important species of fish in a Mexican coastal lagoon system. *Journal of Fish Biology*, 14:449-464.
- Waring, R.H. 1989. Ecosystems: fluxes of matter and energy, 17-41 pp. In: J.M. Cherrett (Ed.), *Ecological Concepts. The contribution of ecology to an understanding of the natural world*, Blackwell Scientific Publications. Great Britain.
- Washington, H.G. 1984. Diversity, biotic and similitary indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Research*, 18(6):653-694.
- Weaver, J.E. & L.F. Holloway. 1974. Community structure of fishes and macrocrustaceans in ponds of a Louisiana tidal marsh influenced by weirs. *Contributions in Marine Science*, 18:57-69.
- Weinstein, M.P.; K.L. Heck; P.E. Giebel & J.E. Gates. 1982. The role of herbivory in pinfish (*Lagodon rhomboides*): A Preliminary Investigation. *Bulletin of Marine Science*, 32(3):791-795.
- Werner, E.E. 1979. Niche partitioning by food size in fish communities, 311-322 pp. In: H.E. Clepper (Ed.), *Predator-prey systems in fisheries management*, Sport Fishing Institute. Washington, D.C.
- Wheeler, A. & A. Baddokwaya. 1981. The generic nomenclature of the Marine Catfishes usually referred to the Genus *Arius* (Osteichthyes-Siluriformes). *Journal of Natural History*, 15(5):769-773.
- Whitehead, P.J.P. 1985. FAO species catalogue. Vol. 7. *Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoide)*. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf herrings. Part 1- *Chirocentridae, Clupeidae* and *Pristigasteridae*. *FAO Fish Synop.*, (125) Vol. 7, Pt.1:304 p.
- Wilson, C.A.; J.M. Dean & R. Radtke. 1982. Age, growth rate and feeding habits of the oyster toadfish, *Opsanus tau* (Linnaeus) in South Carolina. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 62:251-259.
- Wood, C.E. 1974. Key to the natantia (Crustacea, Decapoda) of the coastal waters on the Texas coast. *Contributions in Marine Science*, 18:35-56.
- Wootton, R.J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall. Great Britain.
- Wootton, R.J. 1992. *Fish Ecology*. Blackie. Great Britain.
- Yáñez-Arancibia, A. 1978. Patrones ecológicos y variación cíclica de la estructura trófica de las comunidades neotónicas en lagunas costeras del Pacífico de México. *Revista de Biología Tropical*, 26(Supl. 1):191-218.
- Yáñez-Arancibia, A & A.L. Lara-Domínguez. 1988. Ecology of three sea catfishes (Ariidae) in a tropical coastal ecosystem — Southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 49(3): 215-230.
- Yáñez-Arancibia, A.; F. Amezcua-Linares & J. Day. 1980. Fish community structure and function in Terminos Lagoon, a tropical estuary in the southern Gulf of México, 465-482 pp. In: V.S. Kennedy (Ed.), *Estuarine Perspectives*, Academic Press. New York.
- Yáñez-Arancibia, A.; A. Lara-Domínguez; P. Sánchez-Gil; I. Vargas-Maldonado; P. Chavance; F. Amezcua-Linares; A. Aguirre-León & S. Díaz-Ruiz. 1982. Ecosystem dynamics and nichthemeral and seasonal programming of fish community structure in a tropical estuarine inlet, Mexico. In: P. Lasserre & H. Postma (Eds.), *Coastal Lagoons, Oceanologica Acta*. Vol. Spec., 5(4):417-429.
- Yap, S.Y. 1988. Food resource utilization partitioning of fifteen fish species at Bukit Merah Reservoir, Malaysia. *Hydrobiologia*, 154:143-160.
- Yokoe, Y. & I. Yasumasu. 1964. Cellulase in invertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 13:323-338.
- Zar, J. 1996. *Bioestatistical Analysis*. 3rd Ed. Prentice Hall. USA.

**PUBLICACIONES DERIVADAS O RELACIONADAS DE LA
TESIS**



Food resource partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*

M. CASTILLO-RIVERA, A. KOBELKOWSKY AND V. ZAMAYOA

Laboratorio de Peces, Departamento de Biología Universidad Autónoma Metropolitana,
Unidad Iztapalapa, Av. Michoacán y Calzada de la Purísima, Col. Vicentina,
C.P. 09340 México, D.F. Apartado Postal 55-535

(Received 24 November 1995, Accepted 13 May 1996)

The menhadens *Brevoortia gunteri* and *B. patronus* are sympatric and morphologically similar. The two species are planktophagous and exhibited significant ($P < 0.0001$) food resource partitioning, with phytoplankton predominating in *B. patronus* stomachs and zooplankton in *B. gunteri*. The branchial apparatus of both species is of the typical alosine form. *Brevoortia patronus* has significantly more branchiospinules per mm ($\bar{x} = 19.47$) and significantly longer gill rakers ($\bar{x} = 13.35$ mm) than *B. gunteri* ($\bar{x} = 14.11$, $\bar{x} = 12.01$ mm respectively). *B. patronus* is characterized by a gill raker system forming a fine-meshed filter capable of retaining smaller food items. The results support the hypothesis that food resource partitioning is related to different morphological features of the branchial apparatus.

© 1996 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: trophic ecology; functional morphology; competition; branchial apparatus; microphagy; menhaden.

INTRODUCTION

The finescale menhaden *Brevoortia gunteri* Hildebrand, 1948 and the gulf menhaden *B. patronus* Goode, 1879 are similar in body size and external morphology, and are spatially and temporally sympatric in the Gulf of Mexico, but *B. gunteri* is more common in the southern Gulf, whereas *B. patronus* is more common in the northern Gulf. *Brevoortia gunteri* occurs in shallow, coastal waters from Chandeleur Sound, Louisiana, to Campeche, Mexico, whereas the geographical range of *B. patronus* extends from Florida Bay to Campeche, Mexico (Whitehead, 1985). Both species inhabit estuarine ecosystems, and we have observed that in Mexico they coexist in five of 13 coastal lagoons in the Gulf of Mexico.

Many studies have analysed the resource partitioning between fish species (Ross, 1986), some including *B. patronus* (Govoni *et al.*, 1983; Chen *et al.*, 1992). However, none of these studies has examined the resource partitioning between species of the genus *Brevoortia*. Morphological differences between species have often been found to be related to differences in resource use among coexisting species (Paine *et al.*, 1982). Some studies have used morphological data in an attempt to explain the differences of the diets among species of fishes (Stoner & Livingston, 1984). Differences in the morphologies of gill rakers have often been used for this purpose (Hessen *et al.*, 1988; Pohla & Goldschmid, 1989; MacNeill & Brandt, 1990).

Tel.: (5) 724 46 94; fax: (5) 724 46 88; email: crma@xanum.uam.mx

Given the morphological similarities and the spatial coexistence of these species, the food resource partitioning between them and the morphological differences in the structures related to their feeding were analysed. We also tried to hypothesize how the food particles are retained and transported from the branchial apparatus to the oesophagus. The primary goals of our study were: (1) to describe the interspecific differences between the diets of *B. gunteri* and *B. patronus*; and (2) to describe and analyse the trophic morphology of these species, particularly the characteristics of the branchial apparatus.

MATERIALS AND METHODS

STUDY AREA

The lagoon of Pueblo Viejo is located in northern Veracruz State, Mexico (22°05'–22°13' N, 97°50'–98°00' W). It has an area of about 89 km² and is connected on the northern side to the Pánuco river, with a slight salinity gradient that increases from the southern to the northern end. Therefore, we considered two estuarine subsystems, the marine-influenced habitat (MIH) and the freshwater-influenced habitat (FIH). The region has a warm and a sub-humid climate with a dry season (December to May) and a rainy season (July to November).

We used a gillnet to sample fish at five MIH sites and five FIH sites, at 1-month intervals from August 1987 to September 1990. Immediately after each catch, specimens were fixed in 10% formalin and later preserved in 70% ethanol. We preserved stomach contents by injecting 10% formalin directly into the visceral cavity of each fish.

DIET

For the stomach content analyses, we selected approximately the same number of individuals from each species every month, except in October 1988 and February 1989 when only *B. patronus* was captured (one and four respectively). A total of 100 specimens from each species was examined for these analyses, 60 for the rainy season and 40 for the dry season. We used only adult specimens, since major ontogenetic changes in feeding habits occur in several species (Livingston, 1982; Ross, 1986). In each case, the stomach contents were squashed on a graduated slide to a uniform depth and the area of the squash was measured, according to the method for measuring small stomach volumes (Hyslop, 1980). We selected a sample (about 20% total area) from the contents of each stomach, sorted the material, and identified and counted the items in each sample using a compound microscope (400×). Identification of organisms was made to the lowest taxon that could be determined consistently with certainty.

The relative importance of each food item to the diet of each species was evaluated using two methods: (1) the frequency of occurrence of the item (percentage of all stomachs containing one or more individuals of each food category); and (2) the numerical percentage of each item (percentage of individuals in each food category of the total individuals in all food categories), according to Hyslop (1980).

Discriminant analysis was applied to the individual numerical percentages of each food item as discriminating variables: (1) to determine if the species diets could be distinguished from one another on the basis of food items; and (2) to identify the most important food items in differentiating the species diets. We measured directly the distinctiveness of species diet by means of the Wilks' λ criterion. The χ^2 test ($\chi^2_{(1)}$) for the Wilks' λ was used to test the significance of the overall difference between species-diet centroids. The relative importance of the original (discriminating) variables in separating species-diets was gauged by the standardized weights (Tatsuoka, 1988). This multivariate analysis, as used by Desselle *et al.* (1978) and Yap (1988), is relatively superior to the traditional subjective method to discern subtle differences in diets of fish species.

MORPHOLOGY

For each species, six morphological characteristics of the branchial apparatus and gut structures were examined in 60 specimens. The characteristics of the branchial apparatus examined were: (1) the number of gill rakers on the inferior limb of the first branchial arch; (2) the length of the intermediate gill raker (at the junction of the hypo- and ceratobranchial bones); (3) the number of branchiospinules (per mm) on the intermediate gill raker; and (4) the length of the epibranchial organs. Counts were made using a stereoscopic microscope (40 ×) and lengths were measured with callipers to 0.05 mm precision.

Particularly, counts of branchiospinules were made under a compound microscope (400 ×), with an eyepiece micrometer. The characteristics of gut morphology considered were: (1) the structure of the stomach; and (2) the length and the coiling pattern of the intestine. Because the observed variation in the branchial apparatus characteristics and the length of the intestine is partially attributable to size variation, covariance analysis (ANCOVA) was used to compare these morphological data. The standard, cephalic and first gill arch lengths were used as covariates. Additionally, correlation analysis according to Sokal & Rohlf (1995) was used to measure the degree of association between the morphological characteristics and the percent of phytoplankton and zooplankton in each species.

RESULTS

DIET

The size ranges of the fishes used for the diet and morphological analyses overlapped considerably (128–177 mm SL for *B. gunteri*, and 115–162 mm SL for *B. patronus*). Mean standard lengths and mean cephalic lengths of *B. gunteri* (140.07 mm SL; 44.28 mm CL) and of *B. patronus* (137.83 mm SL; 43.48 mm CL) were not significantly different between the two species ($P > 0.35$ for SL; $P > 0.25$ for CL). The same pattern holds for comparisons within habitats and within seasons. *Brevoortia patronus* and *B. gunteri* are planktophagous, feeding on various phytoplanktonic and zooplanktonic organisms, such as diatoms, dinoflagellates, tintinnids, calanoid copepods, and ostracods (Table I). Also, detritus was a primary food source for both species.

The difference between species diets was statistically significant following the discriminant analysis ($\lambda = 0.5934$, $\chi^2_i = 47.76$, $P < 0.0001$). The most important food items (based on standardized weights) that contributed to discriminate between species-diets, were zooplanktonic, namely tintinnids (1.2319), ostracods (0.8007) and calanoids (0.7111). Therefore, the main interspecific differences between their diets was the kind of prey. Phytoplankton was the major constituent of the diet of *B. patronus* (>72% of total preys) and was less represented in the diet of *B. gunteri* (<49% of total prey). Conversely, zooplankton were more common in the diet of *B. gunteri* (>51% of total prey) than in the diet of *B. patronus* (<28% of total prey).

This general trophic pattern in which *B. patronus* consumed more phytoplankton and *B. gunteri* preferred zooplankton was repeated in both habitats (Table II). There were significant differences in diets between species in MIH ($\lambda = 0.3658$, $\chi^2_i = 28.16$, $P < 0.02$) and in FIH ($\lambda = 0.5546$, $\chi^2_i = 31.83$, $P < 0.005$).

Seasonally, *B. patronus* preferred phytoplankton at all times and *B. gunteri* consumed more zooplankton in the rainy season. However, in the dry season

TABLE I. List of the general food categories, percentage frequency of occurrence (%F) and numerical percentage (%n) of food items in diet of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*

Food items	<i>B. gunteri</i>		<i>B. patronus</i>	
	%F	%n	%F	%n
Phytoplankton	100.00	48.80	100.00	72.40
Centric diatoms	100.00	20.31	100.00	25.38
<i>Navicula</i>	21.05	1.91	38.71	4.57
<i>Nitzschia</i>	23.68	1.68	30.65	1.43
<i>Diploneis</i>	47.37	3.35	62.90	4.24
Other pennate diatoms	10.53	0.80	25.81	1.41
<i>Rhizosolenia</i>	55.26	3.08	77.42	3.64
Other chain-forming diatoms	15.79	1.53	33.87	4.01
Peridiniaceae	65.79	7.38	45.16	9.24
Gymnodiniaceae	57.89	7.23	69.35	17.34
Dinophysiaceae	10.53	1.53	17.74	1.14
Zooplankton	100.00	51.17	91.93	27.51
Tintinida	78.95	28.95	85.48	15.75
Copepoda (<i>Acartia tonsa</i> and <i>Pseudodiaptomus coronatus</i>)	1.05	14.16	91.93	7.76
Ostracoda	73.68	6.06	65.52	2.86
Cladocera	36.84	2.00	46.77	1.14
Detritus	78.95		87.10	

TABLE II. Numerical percentage (%n) of food items in diet of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus* by habitat

	<i>B. gunteri</i>		<i>B. patronus</i>	
	Freshwater-influenced habitat (FIH)	Marine-influenced habitat (MIH)	Freshwater-influenced habitat (FIH)	Marine-influenced habitat (MIH)
Phytoplankton	49.43	47.80	72.53	70.16
Zooplankton	50.57	52.20	27.47	29.84

phytoplankton was the major constituent of its diet (Table III). Discriminant analyses also showed significant differences in diets between species, during rainy ($\lambda=0.5340$, $\chi^2_i=41.72$, $P<0.0001$) and dry seasons ($\lambda=0.1006$, $\chi^2_i=37.89$, $P<0.0004$).

MORPHOLOGY

The branchial apparatus of *B. gunteri* and *B. patronus* is formed by endochondral bones, which include (as in other clupeids) the following elements: basibranchials 1-4, hypobranchials 1-3, ceratobranchials 1-5, epibranchials 1-4 and infrapharyngobranchials 1-4 [Fig. 1(a)]. Epibranchial 4 has a laminar projection that reinforces the epibranchial organ. A mediopharyngobranchial cartilage is present and tooth-plates were lacking in these species.

TABLE III. Numerical percentage (%) of food items in diet of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus* by season

	<i>B. gunteri</i>		<i>B. patronus</i>	
	Rainy season	Dry season	Rainy season	Dry season
Phytoplankton	48.21	54.09	69.99	76.86
Zooplankton	51.79	45.91	30.01	23.14

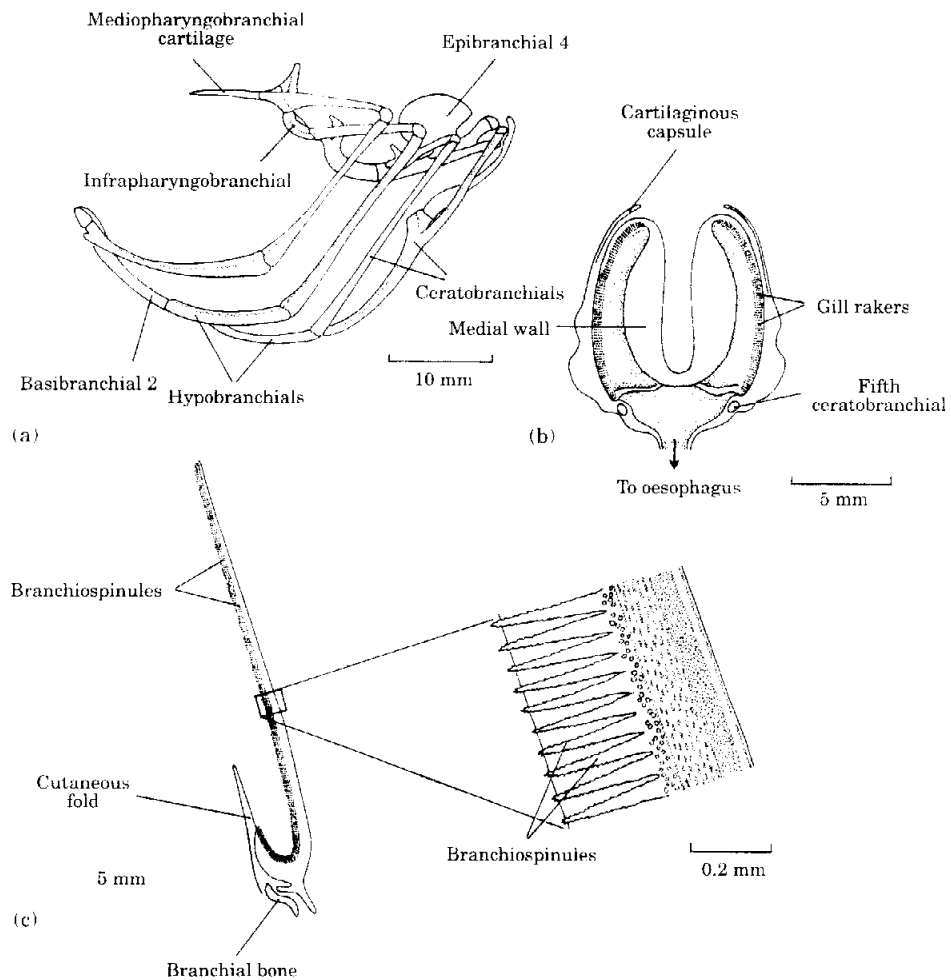


FIG. 1. Branchial apparatus of *Brevoortia patronus*. (a) Osteology of gill arches, lateral view. (b) Epibranchial organs, frontal section. (c) Gill raker, frontal view. (d) Branchiospinules on the frontal side of the gill raker.

There are a relatively high number of gill rakers on the hypo-, cerato-, epi-, and infrapharyngobranchials, most of which are very large [Fig. 2(a)]. The gill rakers on the infrapharyngobranchials 2-4 are folded. The structures that are

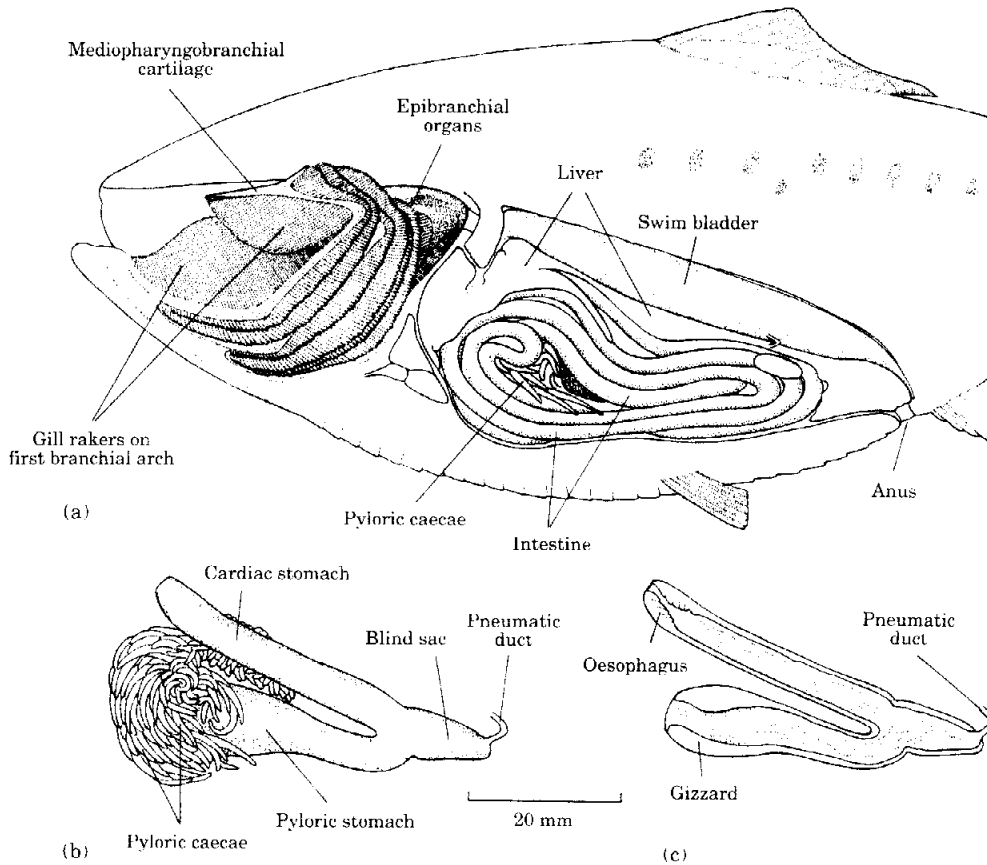


FIG. 2. Digestive system of *Brevoortia patronus*. (a) Branchial apparatus and organography of the visceral cavity, lateral view. (b) Stomach and pyloric caecae, lateral view. (c) Stomach, sagittal section.

important for the retention of food particles are the gill rakers and their secondary projections [Fig. 1(c), (d)], named branchiospinules by Friedland (1985). In the internal face of the branchial apparatus there is a set of grooves built-up by the rakers themselves. Grooves of the inferior limbs of the three first arches are complemented by cutaneous folds.

Brevoortia patronus has a higher branchiospinule number and, therefore, these branchiospinules are closer together compared with those of *B. gunteri* (Table IV). Epibranchial organs [Fig. 1(b)] are well developed in both species, but they are longer and have thinner walls in *B. patronus* than in *B. gunteri*.

Considering the three covariates, there was no significant difference between the number of gill rakers ($P > 0.90$), but differences between the number of branchiospinules (per mm) were significant ($P < 0.0001$). There were also significant differences between the lengths of the intermediate gill rakers ($P < 0.0001$) and between the lengths of the epibranchial organs ($P < 0.05$).

The alimentary tracts of both species have a similar morphology. The stomach extends posteriorly as a blind sac [Fig. 2(b), (c)]. The pyloric stomach is partially modified as a gizzard. The intestine is long and has the same pattern

TABLE IV. The standard deviations (S.D.) and means (\bar{x}) of the morphological characteristics of the branchial apparatus of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*

	Gill raker number		Intermediate gill raker length (mm)		Branchiospinules per mm		Epibranchial organ length (mm)	
	\bar{x}	S.D.	\bar{x}	S.D.	\bar{x}	S.D.	\bar{x}	S.D.
<i>B. gunteri</i>	135.0	4.072	12.01	0.873	14.11	1.830	11.3	0.841
<i>B. patronus</i>	135.2	4.170	13.35	0.781	19.47	2.854	12.0	0.794

of concentric coiling in the two species [Fig. 2(a)]. The intestine of *B. patronus* was significantly longer ($\bar{x}=553.7$ mm) than that of *B. gunteri* ($\bar{x}=451.1$ mm), considering the standard length as covariate ($P<0.025$).

The correlation between the number of branchiospinules per mm with its corresponding % of phytoplankton in the diet were significant in *B. gunteri* ($r=0.70$, $P<0.05$), but not in *B. patronus*. There were also significant correlations between the length of the intermediate gill raker with its corresponding percent of phytoplankton in *B. gunteri* ($r=-0.7$, $P<0.05$), but not in *B. patronus*.

DISCUSSION

The feeding behaviour of *B. patronus* is well documented (Chen *et al.*, 1992), but this information is lacking for *B. gunteri*. We have found that both species feed mainly on lagoon organisms and detritus (see also De la Lanza & Cantú, 1986), which includes plankton. The importance of detritus as a food resource has been reported previously for *B. patronus* (Deegan *et al.*, 1990).

Our results from discriminant analyses indicate that there are significant differences in diets between *B. gunteri* and *B. patronus*. These differences are observed in all seasons and habitats analysed. Discriminant analysis served to identify further major food items that were related (statistically) to changes in the species diets and to suggest possible functional relationships. The most important food item discriminating between the species diets was zooplankton (tintinnids, ostracods and calanoids). Thus, the two species exhibited food resource partitioning with zooplankton predominating in *B. gunteri* stomachs and phytoplankton composing the vast majority of the stomach contents of *B. patronus*. Although food partitioning among larvae of *B. patronus* and other species has been studied (Govoni *et al.*, 1983; Chen *et al.*, 1992), our data are the first about food partitioning between two species of *Brevoortia*.

The differences in morphology, especially in oropharyngeal characteristics, may lead to a difference in food items ingested (Moyle & Cech, 1996). Some studies have used mouth features (Hacunda, 1981; Hyslop, 1982; Harnois *et al.*, 1992), dentition (Goldschmid, 1982; Chen *et al.*, 1992), number of gill rakers (Lavin & McPhail, 1986; Pohla *et al.*, 1986; Hessen *et al.*, 1988) and morphology of gill rakers (Pohla & Goldschmid, 1989; MacNeill & Brandt, 1990; Mattson, 1992) to explain the differences of the diets among species of fishes.

The morphological analysis of *B. patronus* and *B. gunteri* suggests that the diet and partitioning of food resources is according to their functional

morphology. The branchial apparatus of both species corresponds to the structural organization of the subfamily Alosinae, and that of *Brevoortia tyrannus* (La trobe), described by Nelson (1967). The presence of the mediopharyngobranchial cartilage allows these menhadens to have more anterior gill rakers than other clupeiforms. This cartilage and the folds of the gill rakers of infrapharyngobranchials 2-4, appear to increase the area for filter-feeding (Miller, 1969).

The most important morphological differences between these species are the number of branchiospinules and the length of gill rakers. *Brevoortia patronus* has more branchiospinules per mm, forming a fine-meshed filter capable of retaining unicellular algae (generally smaller food items), whereas *B. gunteri* filters mainly zooplankton (larger food items). Indeed, the standardized weights of discriminant analysis indicate that zooplanktonic items were the discriminating variables in species diets. The relation between the characteristics of branchial apparatus (number of branchiospinules and gill raker length) and the percent of ingested phytoplankton was confirmed by correlation analyses, which were significant for *B. gunteri*. The correlations in *B. patronus* were not significant, probably because this species has a finer mesh network, which enables it to select both small and large food items. Thus, evidence indicates that interspecific differences between the diets of *B. patronus* and *B. gunteri* are correlated with the morphological differences between their branchial apparatus. Werner (1979), Hacunda (1981), Lavin & McPhail (1986), and Santamarina (1993) have shown that the prey size plays an important role in trophic partitioning. Particularly in clupeids, trophic partitioning by food size was studied by Davies & Foltz (1991), where the herring *Alosa aestivalis* (Mitchill) fed on larger prey and the gizzard shad *Dorosoma petenense* (Günther) fed on smaller prey, mainly phytoplankton.

According to the structure of the branchial apparatus of *B. gunteri* and *B. patronus*, probably the food particles captured by the branchiospinules descend to the base of the raker. They are transported backwards through the grooves reaching the confluence of the superior and inferior limbs of each branchial arch. From this point, particles are transmitted to the second and subsequent arches reaching a groove between the fourth and fifth arches. From here, they are carried to the epibranchial organs, and then to the oesophagus. A similar mechanism of transport was proposed by Friedland (1985) for *B. tyrannus*.

As in other clupeoids, the epibranchial organs concentrate and store food particles temporarily. Their relationship to other branchial features or to alimentary structures has not been reported previously. We find that in these species of *Brevoortia*, longer epibranchial organs correspond to longer gill rakers, greater numbers of branchiospinules, and longer intestines. The partial modification of the pyloric stomach as a gizzard and the presence of a blind sac in the stomach also suggests a microphagous feeding habit for these menhaden species. The intestinal lengths of *B. gunteri* and *B. patronus* may be related to their respective type and size of prey, since gut lengths are often greater in those fish that feed on detritus, algae and small organisms than those that feed on large organisms (Chao & Musick, 1977; Moyle & Cech, 1996). Thus, *B. patronus* has a longer intestine and consumes more detritus and algae than *B. gunteri*.

Our results suggest that resource partitioning between these two species is due mainly to differences in branchial apparatus morphology and it could facilitate their local coexistence.

We thank J. Schmitter, A. Zavala and three anonymous reviewers for their helpful reviews of this paper and comments on the manuscript; and the Secretaría de Educación Pública and the Universidad Autónoma Metropolitana for their support of this research.

References

- Chao, L. N. & Musick, J. A. (1977). Life history, feeding habits, and functional morphology of juvenile sciaenid fishes in the York River estuary, Virginia. *Fishery Bulletin* **75**, 657–702.
- Chen, W., Govoni, J. J. & Warlen, S. M. (1992). Comparison of feeding and growth of larval round herring *Etrumeus teres* and gulf menhaden *Brevoortia patronus*. *Fishery Bulletin* **90**, 183–189.
- Davis, B. M. & Foltz, J. W. (1991). Food of blueback herring and threadfin shad in Jocassee Reservoir, South Carolina. *Transactions of the American Fisheries Society* **120**, 605–613.
- Deegan, L. A., Peterson, B. J. & Portier, R. (1990). Stable isotopes and cellulase activity as evidence for detritus as a food source for juvenile Gulf Menhaden. *Estuaries* **13**, 14–19.
- De la Lanza, G. & Cantú, M. (1986). Cuantificación de clorofilas y aplicación del índice de diversidad de pigmentos (D_{430}/D_{665}) para estimar el estado biótico de la laguna de Pueblo Viejo, Ver. *Universidad y Ciencia* **3**, 31–42.
- Desselle, W. J., Poirrier, M. A., Rogers, J. S. & Cashner, R. C. (1978). A discriminant functions analysis of sunfish (*Lepomis*) food habits and feeding niche segregation in the lake Pontchartrain, Louisiana estuary. *Transactions of the American Fisheries Society* **107**, 713–719.
- Friedland, K. D. (1985). Functional morphology of the branchial basket structures associated with feeding in the Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* (Pisces: Clupeidae). *Copeia* **1985**, 1018–1027.
- Goldschmid, A. (1982). Oekomorphologische Trennung zweier mediterraner Schleimfischarten: *Bleinius incognitus* Bath, 1968 und *B. zvonimiri* Kolombatovic, 1982 (Blenniidae: Teleostei: Pisces). *Zeitschrift für zoologische Systematik Evolutionsforschung* **20**, 302–316.
- Govoni, J. J., Hoss, D. E. & Chester, A. J. (1983). Comparative feeding of three species of larval fishes in the northern Gulf of Mexico: *Brevoortia patronus*, *Leiostomus xanthurus*, and *Micropogonias undulatus*. *Marine Ecology Progress Series* **13**, 189–199.
- Hacunda, J. S. (1981). Trophic relationships among demersal fishes in a coastal area of the Gulf of Maine. *Fishery Bulletin* **79**, 775–788.
- Harnois, É., Couture, R. & Magnan, P. (1992). Variation saisonnière dans la répartition des ressources alimentaires entre cinq espèces de poissons en fonction de la disponibilité des proies. *Canadian Journal of Zoology* **70**, 796–803.
- Hessen, D. O., Andersen, R., Hindar, K. & Skurdal, J. (1988). Food selection and competition in salmonids as reflected by gill raker number and morphology. *Journal of Applied Ichthyology* **4**, 121–129.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* **17**, 411–429.
- Hyslop, E. J. (1982). The feeding habits of O^+ stone loach, *Noemacheilus barbatulus* (L.), and bullhead, *Cottus gobio* L. *Journal of Fish Biology* **21**, 187–196.
- Lavin, P. A. & McPhail, J. D. (1986). Adaptive divergence of trophic phenotype among freshwater populations of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**, 2455–2463.

- Livingston, R. J. (1982). Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Marine Ecology Progress Series* **7**, 1-12.
- MacNeill, D. B. & Brandt, S. B. (1990). Ontogenetic shifts in gill-raker morphology and predicted prey capture efficiency of the alewife, *Alosa pseudoharengus*. *Copeia* **1990**, 164-171.
- Mattson, S. (1992). Food and feeding habits of fish species over a soft sublittoral bottom in the northeast Atlantic. 3. Haddock (*Melanogrammus aeglefinus* (L.)) (Gadidae). *Sarsia* **77**, 33-45.
- Miller, R. V. (1969). Constancy of epibranchial organs and fourth epibranchial bones within species groups of clupeid fishes. *Copeia* **1969**, 308-312.
- Moyle, P. B. & Cech Jr., J. J. (1996). *Fishes. An Introduction to Ichthyology*, 3rd edn. New Jersey: Prentice Hall.
- Nelson, G. J. (1967). Gill arches of teleostean fishes of the family Clupeidae. *Copeia* **1967**, 389-399.
- Paine, M. D., Dodson, J. J. & Power, G. (1982). Habitat and food resource partitioning among four species of darters (Percidae: *Etheostoma*) in a southern Ontario stream. *Canadian Journal of Zoology* **60**, 1635-1641.
- Pohla, H. & Goldschmid, A. (1989). Resource partitioning of closely related cyprinid fish mediated by their gill raker morphology. *Fortschritte der Zoologie* **35**, 513-516.
- Pohla, H., Palzenberger, M. & Goldschmid, A. (1986). Der Kiemenreusenapparat europäischer Karpfenfischarten (Teleostei, Cyprinidae). *Oesterreichs Fischerei* **39**, 94-104.
- Ross, S. T. (1986). Resource partitioning in fish assemblages: a review field studies. *Copeia* **1986**, 352-388.
- Santamarina, J. (1993). Feeding ecology of a vertebrate assemblage inhabiting a stream of NW Spain (Riobo: Ulla basin). *Hydrobiologia* **252**, 175-191.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1995). *Biometry*, 3rd edn. New York: Freeman.
- Stoner, A. W. & Livingston, R. J. (1984). Ontogenetic patterns in diet and feeding morphology in sympatric sparid fishes from seagrass meadows. *Copeia* **1984**, 174-187.
- Tatsuoka, M. M. (1988). *Multivariate Analysis*, 2nd edn. New York: Macmillan.
- Werner, E. E. (1979). Niche partitioning by food size in fish communities. In *Predator-prey systems in fisheries management* (Clepper, H. E., ed.), pp. 311-322. Washington D.C.: Sport Fishing Institute.
- Whitehead, P. J. (1985). FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolfherrings. Part #1- Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. *FAO Fisheries Synopses* **125**, Vol. 7, Pt 1: 303 pp.
- Yap, S. Y. (1988). Food resource utilization partitioning of fifteen fish species at Bukit Merah Reservoir, Malaysia. *Hydrobiologia* **157**, 143-160.

Feeding biology of the flatfish *Citharichthys spilopterus* (Bothidae) in a tropical estuary of Mexico

By M. Castillo-Rivera, A. Kobelkowsky and A. M. Chavez

Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Col. Vicentina, México

Summary

The flatfish *Citharichthys spilopterus* Gunther 1862 is the most common bothid in the coastal lagoons of the Gulf of Mexico. The objective of the present study was to describe the trophic biology of this species in the tropical coastal lagoon of Tampamachoco, Mexico. For the diet analysis, we used multivariate discriminant analysis and trophic niche breadth. The morphological analysis showed that the features of the bucco-pharyngeal cavity, the large stomach and the short intestine of this flatfish relate to a carnivorous habit. The overall diet showed that this species is a third-order consumer, feeding mainly on fish (52%, mainly gobies) and crustaceans (36%, mostly decapods). Diet and trophic niche breadth showed no significant differences between sexes ($P > 0.1$). By contrast, there were significant ontogenetic differences in the diet and trophic niche breadth, where larger *C. spilopterus* were almost entirely piscivorous and showed the narrowest trophic niche. As the flatfish grew in size there was a trend toward the consumption of larger prey. The importance of copepods and peracarids correlated inversely with flatfish size ($P < 0.001$), but fish prey correlated directly to flatfish size ($P < 0.001$). Likewise, there was an inverse significant correlation between niche trophic breadth and flatfish size ($P < 0.005$). There were also significant seasonal differences in the diet ($P < 0.02$), related to the availability and vulnerability of prey in the lagoon during the dry and rainy seasons. However, the trophic niche showed no significant differences between seasons. Finally, we discuss the advantages of discriminant analysis applied to evaluate differences among diets of fish groups when compared with other bivariate and multivariate techniques.

Introduction

Flatfish are well represented in the western Gulf of Mexico and are a potential resource. Indeed, these fish compose a high percentage of the commercial shrimp fishery catch in this area. The potential of flatfishes as a fisheries resource requires knowledge about their biology, which has been little studied in this area (Flores-Coto et al. 1991).

One of these fishes, the flatfish *Citharichthys spilopterus* Gunther 1862, is a member of the family Bothidae, ranging from New York to southern Brazil (Briggs and Weber 1986; Robins and Ray 1986). Although it is marine, it regularly enters brackish waters; we observed that in Mexico this species is the most common bothid, occurring in all coastal lagoons of the Gulf of Mexico. This flatfish is particularly abundant in the Tampamachoco lagoon in Veracruz, Mexico (Castillo-Rivera and Kobelkowsky 1992).

Because of its wide distribution and abundance, there are a

few literature references to this species, and specific information about its biology is also available. Thus, there is some information on karyotype (LeGrande 1975), larval stages (Tucker 1982; Flores-Coto et al. 1991), reversed specimens (Castillo-Rivera and Kobelkowsky 1992), settlement, growth and mortality of juveniles (Reichert and Van der Veer 1991; Joyeux et al. 1995) and reproduction (Chaves and Vendel 1997). Information about feeding habits, mainly from temperate waters, is scarce. However, there are some references on the ontogenetic changes in juvenile (Toepfer and Fleeger 1995) and adult diets (Stickney et al. 1974). Nevertheless, there are no studies on sex, ontogenetic or seasonal changes in the diet and the trophic niche breadth of *C. spilopterus*. Also, there is no information available on its trophic morphology.

In order to further our knowledge on flatfish in tropical estuarine systems, we investigated the feeding biology of the flatfish *C. spilopterus* in the coastal lagoon of Tampamachoco. Our primary objectives were to describe (a) the trophic morphology (b) the sex, ontogenetic and seasonal changes, the diet (c) the sex, ontogenetic and seasonal changes in the trophic niche breadth.

Materials and methods

Study area

The Tampamachoco lagoon is located in north Veracruz State (21°03–06' N, 97°18–24' W), in the western Gulf of Mexico near Tuxpam harbour. It is a shallow lagoon (mean depth 1.5 m) covering an area of approximately 15 km² area. At the southern end, Tampamachoco opens into the Tuxpam River, approximately 1 km from the river entrance into the Gulf of Mexico. According to the Koppen climatic classification system (García 1988), the region has a warm and humid climate, with annual rainfall between 33.5 mm in January and 314.5 mm in September, with a dry (November to May) and a rainy season (June to October). Salinity varies from 15.33 in October to 33.75 in February. Water temperature ranges from 18.3 °C in February to 32.1 °C in July (Contreras 1983).

Fish collection and trophic analysis

Fish were collected by shrimp trawl. In the field, specimens were immediately slit along the abdomen and placed in 10% formalin solution. Fish were preserved in 70% ethanol, and each individual was identified, counted and weighed in the laboratory.

Because morphology partially determines how a fish feeds, we studied the morphology of the mouth, teeth and gill rakers as well as the structure of the alimentary tract. For diet analysis, the contents of 146 individual stomachs were crushed on a graduated slide to a uniform depth; the crushed area was mea-

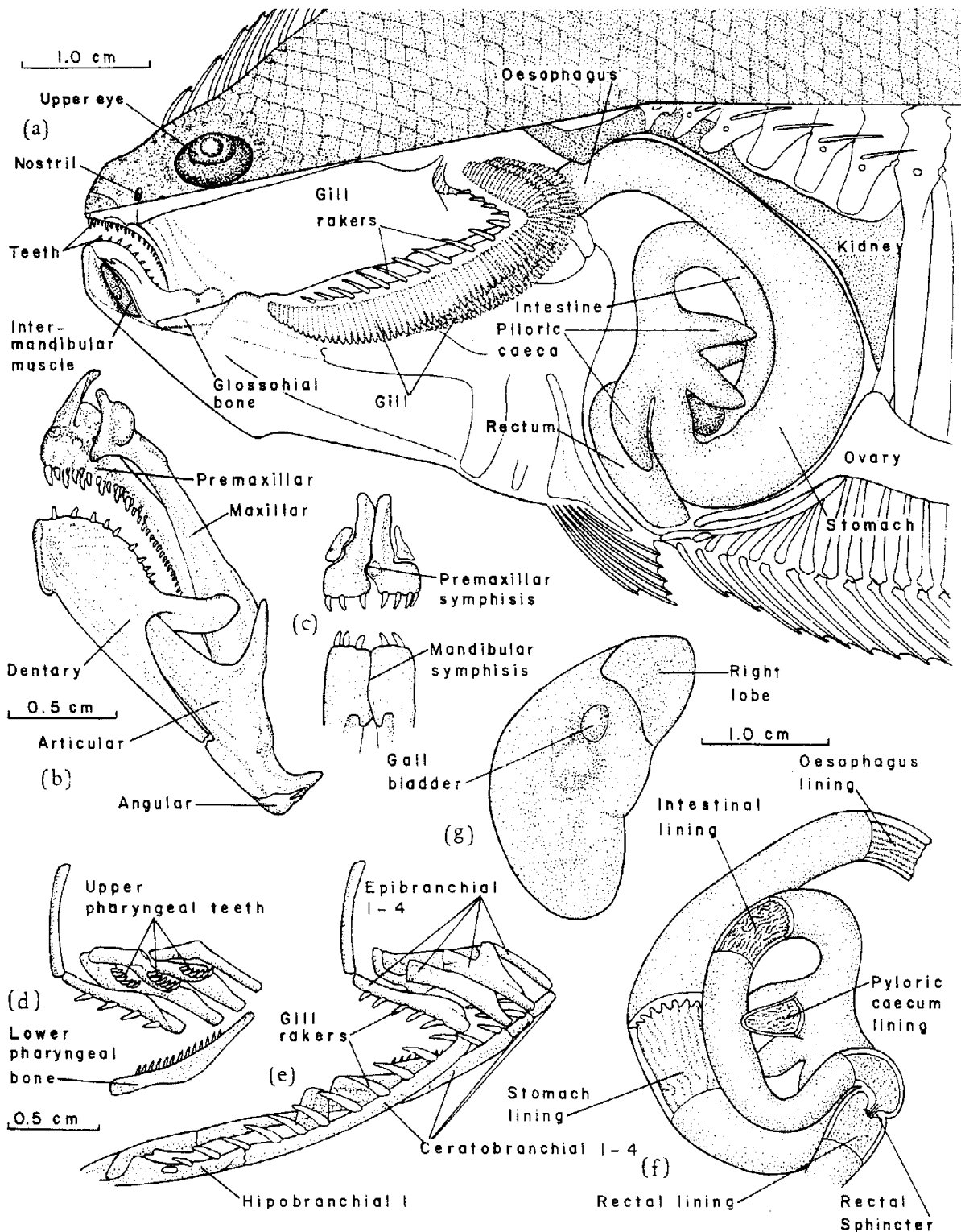


Fig. 1. Digestive system of *Citharichthys spilopterus*. (a) Lateral left view of the oropharyngeal and visceral cavities. (b) Inner view of the right mandibular arch. (c) Anterior view of upper and lower jaw. (d) Inner view of right upper and lower pharyngeal bones showing pharyngeal teeth. (e) Lateral view of left branchial arches. (f) Right view of the digestive tract, showing its lining. (g) Right view of the liver and gall bladder

sured according to the method for small stomach volumes (Hyslop 1980). Stomach contents were then examined under a stereoscopic microscope ($40\times$) and ingested matter was identi-

fied according to categories ranging from broad taxonomic groups (i.e. class) to genera or species, according to possible limits of identification. The relative importance of each food

item to the diet of each individual was evaluated and expressed as an importance percentage according to Hyslop (1980).

Data analysis

Discriminant analysis was applied to the individual numerical percentages of each food item as discriminating variables, in order to: (1) determine whether statistically significant differences exist between the diets of two defined fish-groups (by sex, size and season, separately), and (2) identify the most important food items in the differentiation of diets. We measured the distinctiveness of fish-groups directly using the Wilks' lambda criterion (λ). This statistic is the ratio of the within-groups sum of squares to the total sum of squares. Large values of λ (close to 1) indicate that group means tend not to be different, whereas small values (close to 0) indicate that group means tend to be different. The chi-square test (χ^2) for the Wilks' lambda was used to test the significance of the overall difference between diet centroids. The relative importance of the original ('discriminating') variables in separating fish-group diets was gauged by the 'standardized weights' (Tatsuoka 1988). To avoid nonlinearity problems, we used natural log transformations as suggested by Green and Vascotto (1978); to prevent multicollinearity, we eliminated the variables with a tolerance of less than 0.01 in each analysis according to Hair et al. (1995).

Trophic niche breadth was calculated by applying the Shannon-Wiener index (Krebs 1989) on importance percentages. In order to compare these values among sex, size and seasonal groups, we first tested for equality of variances using Bartlett's test for both untransformed variables and variables transformed by natural log. Variables with homogeneous variances over groups were tested for significant differences of fish-group means by analysis of variance (ANOVA). In each case where variances were not homogeneous, we employed the Kruskal-Wallis test (Zar 1996).

To describe quantitatively the possible association between the trophic variables and fish size, we used a simple correlation analysis. As these analyses showed serious violations to the model assumptions of the parametric correlation even after various transformations (Zar 1996), we used a nonparametric correlation method (Spearman).

Results

Morphology

The orientation of the mouth of *C. spilopterus* is due to the oblique position of the premaxilla, maxilla, dentary and articular bones; the curved shape of the mouth is determined by the concave edge of the premaxilla and the convex edge of the dentary (Figs 1a,b). A certain asymmetry in the mandibular arch was observed, due to the longer length of the right side (blind side) and the irregular symphysis (Fig. 1c). Likewise, the intermandibular muscle was asymmetrical, showing a wider insertion in the right dentary. Such buccal features of *C. spilopterus* suggest a larger reduction of the angle between both left and right jaws than in Perciformes. Premaxillae and dentaries carry two rows of medium size backwardly curved conical teeth.

The hyobranchial apparatus shows the glossopharyngeal bone as lengthened, slender and with no teeth. The branchial arches show considerably lengthened inferior arms. Gill rakers are of medium size, sharp, curved slightly forward and without teeth, and are present only in the first three arches (Fig. 1e). The lower pharyngeal bones are very slender and have one row of backwardly pointing teeth (Fig. 1d). The pharyngobranchials develop three bony processes, each with a row of six teeth.

Although the swim bladder is absent, the visceral cavity is very reduced as in other Pleuronectiformes. The arrangement of the digestive tract is concentric (Fig. 1f). The oesophagus is short with folds and grooves in the lining. The stomach is large, C-shaped and lacks a stomach caecum; its folds and grooves are similar to those of the oesophagus. The intestine is shorter than the stomach but similar in shape: its lining has thin folds and grooves. There are three to four (with modal value of four) short and wide pyloric caeca with a lining that is similar to that of the intestine. The last intestinal section is bent and has a remarkable sphincter. The anus opens on the right side of the fish, near the first anal rays.

The liver is a large organ, covering the entire intestine and a part of the stomach on the left side, while on the right side it develops a short lobe between the oesophagus and the intestine. The liver was significantly larger in females than in males (ANOVA, $P < 0.001$). The gall bladder is located on the right side between the intestine and the superior pyloric caecum (Fig. 1g).

Overall diet and sex variation

The overall diet of *C. spilopterus* (Table 1) consisted mainly of fish, but crustaceans and detritus were also important. Within fish, *Gobionellus* and *Bairdiella* genera were the most important gobies and sciaenids, respectively. A remarkable fact was the presence of cannibalism in *C. spilopterus*. With regard to crustaceans, *Penaeus* spp. were the most important penaeids; species of the *Palaemonetes* and *Macrobrachium* genera, the mainly ingested palaemonids; and *Callinectes* spp. were the more frequent brachyurans. Consumed isopods were largely munnids (*Munna* sp.), and the main tanaid was *Leptocheilia* sp. When *C. spilopterus* consumed copepods, the most frequent were the calanoid *Pseudodiaptomus coronatus*, the harpacticoid *Euterpina acutifrons* and the cyclopoid *Oncaea venusta*.

The cumulative number of ingested prey categories approached an asymptote at 50% of stomach contents exam-

Table 1
Overall, male and female diets of *C. spilopterus* in Tampamachoco Lagoon

Trophic categories	Overall diet	Male	Female
Nematoda	0.40	0.61	0.00
Crustacea			
Copepoda	2.86	2.78	3.0
Peracarida	12.11	13.94	8.51
Cumacea	0.69	1.04	0.00
Tanaidacea	0.08	0.00	0.23
Isopoda	0.29	0.43	0.00
Mysidacea	6.41	8.80	1.71
unidentified	4.64	3.67	6.57
Decapoda	21.20	21.74	20.14
Penacidae	16.34	17.32	14.43
Palaemonidae	0.19	0.29	0.00
Alpheidae	4.62	4.06	5.71
Brachyura	0.05	0.07	0.00
Osteichthyes	51.85	52.79	50.00
Gobiidae	21.54	20.13	24.31
Sciaenidae	5.05	6.28	2.63
<i>C. spilopterus</i>	1.23	1.86	0.00
unidentified	24.03	24.52	23.06
Detritus	11.58	8.14	18.34

Table 2
Results of discriminant analysis by sex, size and season, applied to *C. spilopterus* diets

Discriminant analysis between	Wilks' lambda (λ)	χ^2	Probability
Sexes	0.8705	13.035	0.6702
Size classes			
Size group 1 versus size group 2	0.6400	34.366	0.0048
Size group 1 versus size group 3	0.5387	26.599	0.0088
Size group 2 versus size group 3	0.8243	11.982	0.4471
Seasons	0.7205	30.808	0.0142

ined (approximately 70 individuals), suggesting that a sufficient number of individuals was analysed to identify the major prey types in *C. spilopterus*.

Considering the feeding habits by sexes, male and female diets were similar (Table 1), although some food categories were found exclusively in one sex or the other. In fact, only males consumed organisms from their own species. Discriminant analysis showed that there were no significant differences in diet between sexes ($P > 0.6$; Table 2). Although males ate a greater number of food categories (Table 1) and their food diversity was slightly larger than female diversity, the trophic niche breadth was not significantly different between sexes ($P > 0.1$; Table 3).

Ontogenetic variation

The *C. spilopterus* diet changed as the fish increased in size, although fish and decapod crustaceans were the most important food items in all sizes (Table 4). For the smallest fish the secondary foods were peracarids, detritus and copepods. Later, copepods and peracarids were increasingly replaced with fish in the diet of mid-size and larger *C. spilopterus*, which were almost entirely piscivorous. There was a significant inverse correlation between the percentage of importance of copepods and the flatfish size ($r = -0.398$; $P < 0.0002$), and the percentage of importance of peracarids and flatfish size ($r = -0.326$;

$P < 0.001$). The correlation between percentage of fish prey and size was positive and significant ($r = 0.329$; $P < 0.001$). Decapods and detritus did not correlate significantly with fish size (r values < 0.09 ; P -values > 0.35). Importantly, only smaller fish consumed juveniles of their own species.

According to discriminant analysis, size classes I and II of *C. spilopterus* showed a significant difference in diet composition

Table 3
Trophic niche breadth by sex, size and season, applied to *C. spilopterus* diets. Also, tests of significance and probabilities are shown

	Trophic niche breadth	Significance test	Probability
By sex			
Male	0.3336	ANOVA F = 2.059	$P > 0.15$
Female	0.2249		
By size			
Size class I	0.4230	Kruskal-Wallis H = 9.314	$P < 0.01$
Size class II	0.2877		
Size class III	0.0742		
By season			
Dry season	0.2407	ANOVA F = 2.299	$P > 0.13$
Rainy season	0.3492		

Table 4
Ontogenetic and seasonal variation on *C. spilopterus* diet in Tam-pamachoco Lagoon. Size Class I (39.0–70.5 mm SL), Size Class II (70.5–100.5 mm SL) and Size Class III (100.5–130.0 mm SL). Dry season covers November to May and the rainy season June to October

Trophic categories	Size Class I	Size Class II	Size Class III	Dry Season	Rainy Season
Nematoda	0.00	0.79	0.00	0.84	0.00
Crustacea					
Copepoda	8.74	0.00	0.00	5.74	0.19
Peracarida	23.61	8.49	0.42	6.86	16.98
Cumacea	2.06	0.04	0.00	1.44	0.00
Tanaidacea	0.00	0.15	0.00	0.00	0.15
Isopoda	0.88	0.00	0.00	0.60	0.00
Mysidacea	11.82	5.00	0.00	1.20	11.24
Unidentified	8.85	3.30	0.42	3.62	5.59
Decapoda	26.39	17.13	23.52	13.82	28.03
Penaecidae	26.24	11.47	11.76	7.82	24.24
Palaemonidae	0.00	0.38	0.00	0.40	0.00
Alpheidae	0.00	5.28	11.76	5.60	3.70
Brachyura	0.15	0.00	0.00	0.00	0.09
Osteichthyes	28.62	62.80	64.18	58.94	45.28
Gobiidae	8.59	23.17	42.35	25.24	18.12
Sciaenidae	4.71	5.72	3.65	0.00	9.72
<i>C. spilopterus</i>	3.76	0.00	0.00	1.36	1.11
Unidentified	11.56	33.91	18.18	32.34	16.33
Detritus	12.64	10.79	11.88	13.80	9.52

($P < 0.005$; Table 2). The most important food items (based on standardized weights) that contributed to discrimination between these size classes were isopods (0.859), copepods (0.615) and cumaceans (0.550). There were also significant differences in diets between smaller and larger individuals ($P < 0.01$; Table 2), with mysids (0.598), unidentified peracarids (0.578) and copepods (0.563) the most important items in diet separation. However, there were no significant differences in diets between size class II and III ($P > 0.4$; Table 2).

The trophic niche breadth was significantly different between size classes ($P < 0.01$; Table 3) and was correlated inversely and significantly with fish size ($r = -0.288$; $P < 0.005$).

Seasonal variation

Copepods were more frequent in the diet during April; mysids, penaeids and alpheidids were well represented from June to October. Gobies represented more than 20% of the diet in January, March, April and October, whereas sciaenids were more important in the diet from June to October. Cannibalism occurred in April (prey size < 10 mm standard length (SL) and October (prey size < 13 mm SL). Despite the preceding data, no differences in diet composition were detected between months ($P > 0.05$ in all canonical discriminant functions).

There were differences in the diet of *C. spilopterus* between seasons (Table 4). Thus, all fish items (except the sciaenids), alpheidids, palaemonids, copepods and detritus were relevant during the dry season, whereas penaeid and peracarid crustaceans (particularly mysids) were more important during the rainy season. A discriminant analysis showed that diet composition was significantly different between seasons ($P < 0.02$, Table 2), peracarids (cumacean: -1.202 , isopods: 0.985 , and mysids: 0.455) and sciaenid fish (0.510) being the most important items in the separation. Although the trophic niche breadth was lower in the dry season, this difference was not significant ($P > 0.13$; Table 3).

Discussion

The morphological features of the anterior portion of the digestive system of *C. spilopterus*, such as the buccal and pharyngeal pointed teeth and the medium size and reduced number of gill rakers, are related to its carnivorous habit. The species has the typical stomach size for a carnivore, but it does not have stomach caecum. The number of pyloric caeca is characteristic of Bothidae. Also, the intestine length is short, as is common in carnivorous species (Jobling 1995; Moyle and Cech 1996).

Considering its overall diet, the flatfish *C. spilopterus* is a third-order consumer with a broad trophic spectrum (carnivorous euryphagous), based on fish and crustaceans, showing a true predator characteristic. The presence of gobies, penaeids, alpheidids and mysids suggests that this flatfish feeds on benthic organisms.

In spite of its feeding behaviour and trophic morphology which is not adapted to eat detritus, this food resource is commonly found in the stomachs of flatfish (more than 10% of the overall diet). The importance of detritus as a source food for fish in estuaries and particularly in tropical climates has been acknowledged since Darnell (1961) called attention to this matter (Gerking 1994; Moyle and Cech 1996).

Although in some flatfish species differences in diet between sexes (Molinero and Flos 1991) were found, in the present study differences between male and female diets were not significant, probably because males and females did not show spatial or seasonal habitat segregation.

In general, the fish display a wide range of feeding habits and it is normal that they show distinct ontogenetic changes in diet and prey selection. A small fish would be unable to capture a larger prey, but when a fish grows, it can capture bigger prey: this is, to a large extent, partly governed by changes in mouth size and gape (Wootton 1990; Jobling 1995).

Toepfer and Fleeger (1995) showed that copepods were the most important food resource ($> 80\%$) for small juveniles of *C. spilopterus* (10–29 mm SL). These authors also found that individuals of 39 to 49 mm SL consumed just 9.78% of calanoids and that the main food ingested in this size were mysids (figures similar to our data at similar lengths).

For the size rank analysed in the present study, copepods and peracarids had a relative importance only in early growth stages. As individuals grow, they can eat larger prey and thus there are significant changes in their diet (between size classes I and II, and between size classes I and III), with increased amounts of fish (mainly gobies). Indeed, the standardized weights of discriminant analysis were greater for copepods and peracarids, and the decrease in their importance and the increase of fish importance in the diet as the fish grew in size were significant (P -values < 0.001). According to Wilks' lambda values (λ), the strongest diet differences were between size groups I and III (Table 2). Thereafter, the ontogenetic changes in the feeding habits of *C. spilopterus* occurred gradually and the mid- and larger sizes were close enough to each other (without significant differences). For this species, the trend toward the consumption of larger prey as the fish grow in size is also common in temperate waters (Stickney et al. 1974; Toepfer and Fleeger 1995).

In relation to ontogenetic changes in prey diversity, Wootton (1990) argued that as young fish grew in length, diet diversity increased. By contrast, in *C. spilopterus* the trophic niche breadth decreased with increasing size, suggesting minimum capture effort, with nutritional requirements being adequately met with fewer, but larger, prey. In fact, according to the figures of Jobling (1995), each gram of fish contained more proteins, lipids and energy than one gram of crustaceans.

Seasonal changes in food habits may be caused by seasonal changes in the availability and vulnerability of prey. Thus, the diet of flatfish included a significant proportion of copepods in April (dry season) when copepods were more frequent in coastal lagoons of the eastern Gulf of Mexico. By contrast, a significant proportion of peracarids and penaeids were present in the diet when these crustaceans were most frequent in the benthos, from July to October (Garcia 1989) during the rainy season.

Small gobies (principally those of *Gobionellus* genera) were abundant in the Tampamachoco lagoon during the dry season (Rios et al. 1991), when these organisms were an important food resource for *C. spilopterus*. Other juvenile fish, such as sciaenids were abundant during the rainy season (Rios et al. 1991), when they were also common in the stomach contents of the flatfish. Cannibalism occurred in April and October, during the reproductive and subsequent settlement period of this species (Reichert and Van der Veer 1991; Chaves and Vendel 1997), when it was highly vulnerable. We considered this fact as incidental cannibalism, which does not represent a special strategy of predation or intraspecific competition. According to Wilks' lambda values (λ), the diet differences between seasons were less conspicuous than between sizes (Table 2).

The trophic niche breadth was greater during the rainy season, when rainfall increases the river discharge, and riverine freshwater runoff brings allochthonous organic matter and nutrients into the lagoon (Castillo-Rivera et al. 1994). This fact

allows an increase in availability and diversity of food, and a consequent increase of trophic niche breadth.

Various methods have been applied to evaluate differences or similarities in the diet composition of fish; the most common models have been the niche overlap or similarity indices (Krebs 1989). These measures have the problem that they are mainly descriptive coefficients, and not estimators of some statistical parameters that prevent the settlement of reliable confidence intervals or tests of significance (Ludwig and Reynolds 1988; Krebs 1989). Lamentably, the methods already mentioned are bivariate; the comparisons of fish diets are *per se* multivariate because there are many fish and each fish consumes several prey. For this reason, a multivariate analysis would be a better approach to evaluate differences among diets of fish groups.

Recently, some multivariate techniques of ordination, including factor analysis, principal component analysis and detrended correspondence analysis have been applied to compare fish diets (Graham and Vrijenhoek 1988). Unfortunately, these analyses lack suitable measures to evaluate differences among groups. Other multivariate techniques have also been used in dietary studies, such as multivariate analysis of variance (Somerton 1991; Toepfer and Fleeger 1995) and discriminant or canonical variate analysis (Desselle et al. 1978; Castillo-Rivera et al. 1996; Labropoulou and Eleftheriou 1997). These multivariate analyses have the advantage of providing several criteria with which to assess multivariate differences across groups, i.e. Mahalanobis distance, Hotelling's T^2 and Wilks' lambda (Tatsuoka 1988; Hair et al. 1995). Particularly, the Wilks' lambda (also referred as U statistic or maximum likelihood criterion), is quite easy to interpret as an overlap index, because its values range from 1 (no segregation among groups) to 0 (total group separation).

Acknowledgements

We wish to thank Dr Jose Alejandro Zavala and Dr Patricia Lopez for their valuable suggestions. Also, we are grateful for the support given by the Universidad Autonoma Metropolitana Iztapalapa to this investigation.

References

- Briggs, P. T.; Weber, A. M., 1986: First record of the bay whiff from New York waters. *New York Fish Game J.* **33**, 65.
- Castillo-Rivera, M.; Kobelkowsky, A., 1992: First record of reversal in the flounder *Citharichthys spilopterus* (bothidae). *Copeia* **1992**, 1094-1095.
- Castillo-Rivera, M.; Moreno, G.; Iniestra, R., 1994: Spatial, seasonal, and diel variation in abundance of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli* (Teleostei: Engraulidae), in a tropical coastal lagoon of Mexico. *Southwest. Nat.* **39**, 263-268.
- Castillo-Rivera, M.; Kobelkowsky, A.; Zamayo, V., 1996: Food resource partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *J. Fish Biol.* **49**, 1102-1111.
- Chaves, P. D. T. C.; Vendel, A. L., 1997: Reproductive indices from species of *Citharichthys* Bleeker (Teleostei, Pleuronectiformes) at the Guaratuba Bay, Parana, Brazil. *Rev. Bras. Zool.* **14**, 73-79.
- Contreras, F., 1983: Variaciones en la hidrologia y concentracion de nutrientes en el area estuarino-lagunar de Tuxpam-Tampamachoco, Ver., Mexico. *Biotica* **8**, 201-213.
- Darnell, R. M., 1961: Trophic spectrum of an estuarine community, based on studies of Lake Pontchartrain, Louisiana. *Ecology* **42**, 553-568.
- Desselle, W. J.; Poirrier, M. A.; Rogers, J. S.; Cashner, R. C., 1978: A discriminate functions analysis of sunfish (*Lepomis*) food habits and feeding niche segregation in the Lake Pontchartrain, Louisiana estuary. *Trans. Am. Fish. Soc.* **107**, 713-719.
- Flores-Coto, C.; Abundio-Lopez, F.; Zavala-Garcia, F., 1991: Larval distribution and abundance of Pleuronectiformes from the Southern Gulf of Mexico. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **32**, 439-450.
- Garcia, E., 1988: Modificaciones al Sistema de Clasificacion Climatica de Koppen. Inst. Geograf. 4ta, edn. Mexico: Univ. Nal. Auton. Mexico. 220 pp.
- Garcia, G. A., 1989: Cuantificacion de postlarvas de camarón *Penaeus spp.* durante su migracion del mar a la laguna de Tampamachoco, Veracruz, Mexico (julio de 1983-junio de 1984). *Inv. Mar. CIC-IMAR* **4**, 117-121.
- Gerking, S., 1994: Feeding ecology of fish. San Diego, USA: Academic Press. 416 p.
- Graham, J. H.; Vrijenhoek, R. C., 1988: Detrended correspondence analysis of dietary data. *Trans. Am. Fish. Soc.* **117**, 29-36.
- Green, R.; Vascotto, G., 1978: A method for the analysis of environmental factors controlling patterns of species composition in aquatic communities. *Water Res.* **12**, 583-590.
- Hair, J. F. Jr; Anderson, R. E.; Tatham, R. L.; Black, W. C., 1995: Multivariate data analysis with readings, 4th edn. New Jersey: Prentice Hall, 757 pp.
- Hyslop, E. J., 1980: Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* **17**, 411-429.
- Jobling, M., 1995: Environmental biology of fishes. London, UK: Chapman & Hall, 455 pp.
- Joyeux, J. C.; Miller, J. M.; Aliaume, C.; Zerbi, A., 1995: Growth of sand whiff *Citharichthys arenaceus* and bay whiff *Citharichthys spilopterus* (Pleuronectiformes, Bothidae) in Puerto Rico (Greater Antilles), and North Carolina (USA), with comments on growth-rate comparisons. *Neth. J. Sea Res.* **34**, 211-220.
- Krebs, C., 1989: Ecological methodology. New York: Harper & Row, 654 pp.
- Labropoulou, M.; Eleftheriou, A., 1997: The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *J. Fish Biol.* **50**, 324-340.
- LeGrande, W. H., 1975: Karyology of six species of Louisiana flatfishes (Pleuronectiformes, Osteichthyes). *Copeia* **1975**, 516-522.
- Ludwig, J. A.; Reynolds, J. F., 1988: Statistical ecology. A primer on methods and computing. New York, USA: John Wiley, 337 pp.
- Molinero, A.; Flos, R., 1991: Influence of sex and age on the feeding habits of the common sole *Solea solea*. *Mar. Biol.* **111**, 493-501.
- Moyle, P. B.; Cech, J. J., 1996: Fishes. An introduction to ichthyology, 3rd edn. New Jersey: Prentice Hall, 590 pp.
- Reichert, M. J. M.; Van der Veer, H. W., 1991: Settlement, abundance, growth and mortality of juvenile flatfish in a subtropical tidal estuary (Georgia, USA). *Neth. J. Sea Res.* **27**, 375-391.
- Rios, H.; Campa, S.; Sanchez, M., 1991: Analisis ecologico del ictioplanton de la laguna de Tampamachoco, Veracruz. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex.* **35**, 9-21.
- Robins, C. R.; Ray, G. C., 1986: A field guide to Atlantic coast fishes of North America. The Peterson field guides series; 32. USA: Houghton Mifflin, 354 pp.
- Somerton, D. A., 1991: Detecting differences in fish diets. *Fish. Bull.* **89**, 167-169.
- Stickney, R. R.; Taylor, G. L.; Heard, R. W. III, 1974: Food habits of Georgia estuarine fishes. I. Four species of flounders (Pleuronectiformes, Bothidae). *Fish. Bull.* **72**, 515-525.
- Tatsuoka, M. M., 1988: Multivariate analysis, 2nd edn. New York: Macmillan, 479 pp.
- Toepfer, C. S.; Fleeger, J. W., 1995: Diet of juvenile fishes *Citharichthys spilopterus*, *Symphurus plagiusa*, and *Gobionellus boleosoma*. *Bull. Mar. Sci.* **56**, 238-249.
- Tucker, J. W., 1982: Larval development of *Citharichthys cornutus*, *C. gymnorhinus*, *C. spilopterus*, and *Etropus crossotus* (Bothidae), with notes on larval occurrence. *Fish. Bull.* **80**, 35-73.
- Wootton, R. J., 1990: Ecology of teleost fishes. UK: Chapman & Hall, 404 pp.
- Zar, J. H., 1996: Biostatistical analysis, 3rd edn. New Jersey: Prentice Hall, 718 pp.

Authors' address: Manuel Castillo-Rivera, Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, Universidad Autónoma, Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Av. Michoacan y, Calzada de la Purisima, Col. Vicentina, C.P. 09340, Mexico, D.F. Apartado Postal 55-535 Mexico, D.F. e-mail: crma@xanum.uam.mx



Distribution and Segregation of Two Sympatric *Brevoortia* Species (Teleostei: Clupeidae)

M. Castillo-Rivera and A. Kobelkowsky

Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Av. Michoacán y Calzada de la Purísima, Col. Vicentina, C.P. 09340, D.F. Apartado Postal 55-535, Mexico

Received 16 July 1999 and accepted in revised form 25 October 1999

The authors described and analysed the temporal and spatial distribution and segregation patterns of *Brevoortia patronus* and *B. gunteri*, in a coastal lagoon of Veracruz, Mexico. A total of 394 individuals of *B. gunteri* (mean SL of 61.7 mm) and 378 of *B. patronus* (mean SL of 128.0) were collected, in 189 monthly and 48 diel (24-h cycles) samples. Both species showed two catchability peaks—one during March–May (dry season) and the second in July–October (rainy season)—and these peaks were related with the two primary production pulses in the system. These patterns were slightly different for each species, the first peak being more important for *B. gunteri* (68.6%), and the second for *B. patronus* (78.2%). *Brevoortia patronus* number was correlated with rainfall ($P < 0.01$), and the relative abundance of both species was correlated with salinity ($P < 0.05$). In 24-h cycle analysis, the two species were more abundant around midday (10:00 to 14:00 h), with few individuals captured during the night, and this behaviour was probably related to light intensity and their trophic activities. Moreover, no diel separation between species was observed. Spatially, *B. gunteri* was principally captured (67.4%) in sites with higher salinities and with no submerged vegetation, and *B. patronus* was mainly captured (70.9%) in sites with low salinity and with dense beds of *Ruppia maritima*. Thus, the authors consider salinity as an important factor in the seasonal and spatial segregation of *Brevoortia* species, with *B. gunteri* common in periods and zones with higher salinity and *B. patronus* in periods and areas of low salinity. The results presented here suggest that these segregation patterns permit resource partitioning between these species and facilitate their local co-existence.

© 2000 Academic Press

Keywords: differential distribution; seasonal variations; spatial distribution; salinity; environmental conditions; diel; tropical coasts; Mexico coast

Introduction

The genus *Brevoortia* (family Clupeidae) is exclusive to the Western Atlantic waters, with six recognized species (Whitehead, 1985). Only *Brevoortia aurea* (Spix & Agassiz, 1829) and *B. pectinata* (Jenyns, 1842) are present in the Southern hemisphere; they are sympatric from southern Brazil to northern Argentina. In the Northern hemisphere pairs of menhaden species share geographical distributions. *Brevoortia tyrannus* (Latrobe, 1802) and *B. smithi* Hildebrand, 1941 co-exist from Beaufort, North Carolina, to Indian River, Florida. The distribution range of *B. smithi* also overlaps with that of *B. patronus* Goode, 1878 in the eastern and northern Gulf of Mexico. In fact, Dahlberg (1970) described hybrids of *B. smithi* with *B. tyrannus* and *B. patronus*. In the coastal waters of the western Gulf of Mexico, *B. patronus* overlaps with *B. gunteri* Hildebrand, 1948, from Louisiana, U.S.A. to Campeche, Mexico (Whitehead, 1985). Despite these

overlapping distributions, few studies have analysed segregation, resource partitioning and competition between sympatric species of this genus.

In the coastal lagoon of Pueblo Viejo, Mexico, the menhaden *B. patronus* and *B. gunteri* co-exist and they are the most common clupeids. Thus, given the morphological similarities and the spatial co-existence of these two species, their distribution patterns in this lagoon were studied. Food, habit and time are the most important dimensions along which the species may segregate (Pianka, 1969; Ross, 1986). Food segregation between these species has already been studied (Castillo-Rivera *et al.*, 1996), so the primary goals of this study were to describe and analyse the seasonal, diel and spatial distribution, and the segregation patterns between these species.

Materials and methods

Study area

The lagoon of Pueblo Viejo is located in northern Veracruz State, Mexico (22°05'–22°13'N, 97°50'–

Corresponding author: Manuel Castillo-Rivera; Tel: (5) 723 64 88; Fax: (5) 724 46 88; E-mail: crma@xanum.uam.mx

98°00'W). It is a shallow lagoon (mean depth 1.3 m) and has an area of about 89 km². At its northern end, Pueblo Viejo lagoon opens into the Pánuco river at approximately 10-km from the river entrance into the Gulf of Mexico. At its southern end, it receives an important freshwater discharge from the Tamacuil River. It generates a salinity gradient that increases from the southern to the northern end, defining two estuarine subsystems, the freshwater influenced habitat (FIH) with dense stands of *Ruppia maritima* L. (sites 1 to 4), and the marine influenced habitat (MIH), with no submerged vegetation (sites 5 to 9; Figure 1). Salinity varies from 0.5 in September to 33 in April, and water temperature ranges from 15 °C in January to 34 °C in August (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 1993).

The region has a warm and sub-humid climate with annual rainfall variation from 12.2 mm in March to 266.5 mm in September, with a dry (November through May) and rainy season (June through October). Phytoplankton, chlorophyll and primary production have two pulses along the year, one from March to May and other from July to October (Contreras, 1995). A fringe of mangrove forest (*Avicennia germinans* (L.) L., *Laguncularia racemosa* Gaertn. and *Conocarpus erectus* L.) covers the shoreline in widths varying from 40 to 600 m.

Fish collections and data analysis

A total of 189 monthly samples were taken at four FIH and five MIH sites, from August 1987 to April 1989 using a 30 m length and 1 m depth seine net with 1 cm mesh size. In addition, to evaluate diel variation, samples were taken every 2 hours in four 24-h cycles, at one site, bi-monthly from January to July 1990 (48 diel samples; Figure 1). Immediately after each catch, specimens were fixed in 10% formalin and later preserved in 70% ethanol. In addition, both salinity and temperature were measured during each collection. Sixty year monthly rainfall averages in the area were also considered. Fish were identified, counted, weighed and measured in the laboratory. Their relative abundance was determined by dividing the number of individuals of each species by the total number of both species.

To test for significant differences among group means, Analysis of Variance (F) was used when data were homoscedastic (Levene's test 95%), and Kruskal-Wallis test (H) when heteroscedasticity was detected—even after log transformations. To describe the possible association between variables, a non-parametric correlation of Spearman (Zar, 1996) was used.

Results

Two hundred and sixty-one individuals of *B. gunteri* and 258 of *B. patronus* were collected in monthly samples, and 133 individuals of *B. gunteri* and 120 of *B. patronus* in diel samples. *Brevoortia gunteri* ranged in length from 19.5 to 225.0 mm SL, with an average of 61.7 mm, and *B. patronus* ranged from 28.0 to 190 mm, with an average of 128.0 mm. For both species, mean standard lengths showed significant differences between months ($H_s > 60.61$, $P_s < 0.001$), with smaller individuals (mean monthly values <47 mm) predominating from February to April, and larger fish (mean monthly values >122 mm) from July to November. *Brevoortia gunteri* was captured at salinities of 0.5 to 24.5 (with median value of 23) and temperatures of 16.5 to 33 °C (median value of 27 °C). On the other hand, *B. patronus* was caught at salinities of 0.5 to 24.5 (median value of 8) and temperatures of 21 to 33 °C (median value of 27 °C).

Individuals of *B. gunteri* were more common during September–October 1987, May and July–September 1988, and February–April 1989. Individuals of *B. patronus* were more frequent during September–November 1987, May and August–September 1988, and April 1989. The mean number per month of both species exhibited two catchability peaks per year, one from March to May and the second during July–October, with minimum catches during winter months. However, this pattern was slightly different for each species, the first peak being more important for *B. gunteri*, and the second pulse for *B. patronus* (Figure 2). Monthly mean number of individuals was significantly different ($H = 29.87$, $P < 0.002$) for *B. patronus*, but not for *B. gunteri* ($H = 13.54$, $P > 0.2$).

More individuals of *B. gunteri* (68.6%) were captured during the dry season than in the rainy season (31.4%), but this species did not show significant differences in mean catches between seasons ($H = 1.14$, $P > 0.2$). By contrast, *B. patronus* was more abundant during the rainy season (78.2% of captured individuals) than during the dry season (21.8%; $H = 10.45$, $P < 0.002$). The monthly number of individuals of *B. patronus* correlated positively with monthly rainfall means ($r = 0.74$, $P < 0.01$). These seasonal patterns were evident when relative abundance means of the two species were analysed (Figure 3); *B. gunteri* was proportionally more abundant from February to May (dry season) and *B. patronus* from June to October (rainy season). Moreover, there was a relationship between the relative abundance of both species and salinity concentrations. In general the relative abundance of *B. gunteri* increased with salinity whilst *B. patronus* showed the inverse pattern

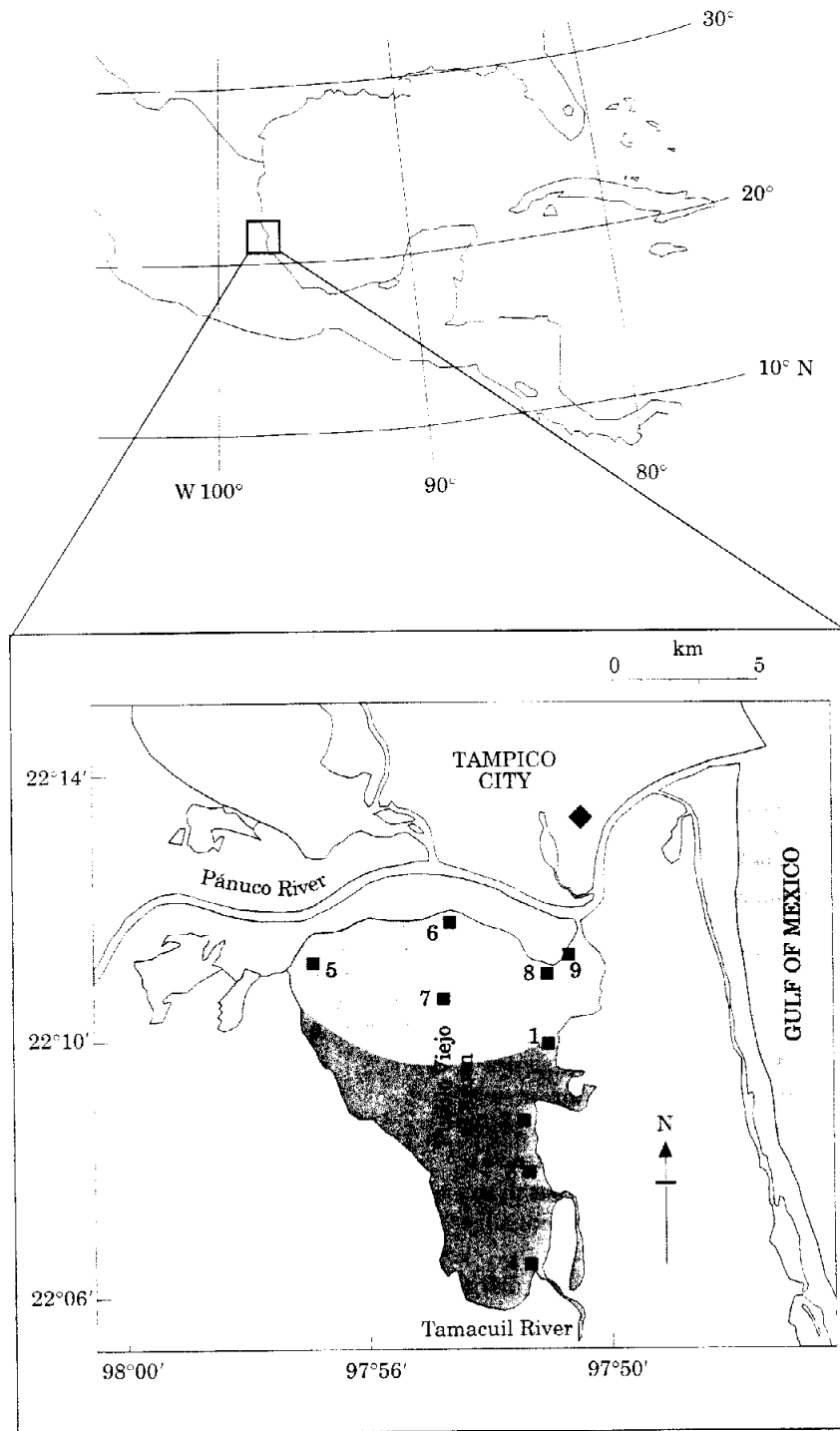


FIGURE 1. Geographical location of Pueblo Viejo Lagoon and station network. The two habitat types are shown: marine influence habitat—MIH—(light shading) and freshwater influence habitat—FIH—(dark shading). The 24-h samples were taken at site 1.

(Figure 3). The correlation between monthly mean salinity and monthly relative abundance was significant for both species ($r=0.64$, $P<0.05$ for *B. gunteri* and $r=-0.64$, $P<0.05$ for *B. patronus*).

In the diel analyses, mean numbers of *B. gunteri* ($F=1.116$, $P>0.3$) and *B. patronus* ($H=5.776$, $P>0.8$) did not show significant differences between hours, however both species were mainly captured around

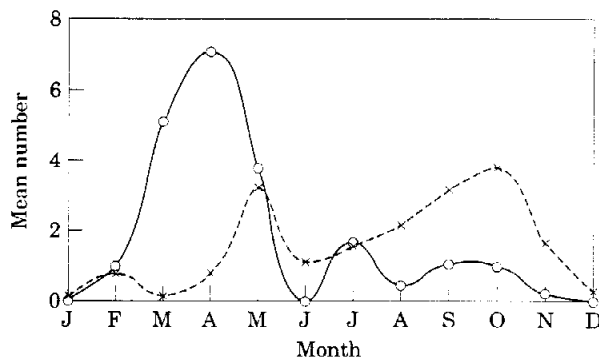


FIGURE 2. Mean number by month of *B. gunteri* (○) and *B. patronus* (×), in Pueblo Viejo lagoon.

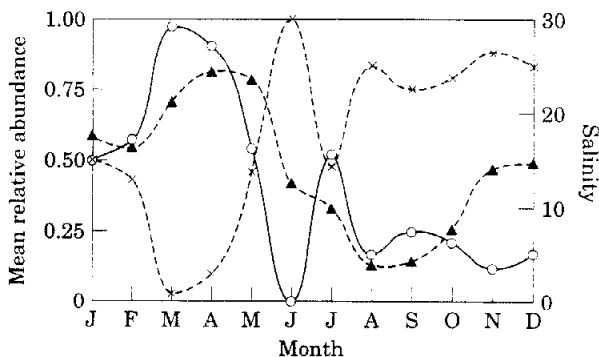


FIGURE 3. Mean relative abundance by month of *B. gunteri* (○) and *B. patronus* (×), in Pueblo Viejo lagoon. The behaviour of monthly mean salinity is also shown (▲).

midday (from 10:00 to 14:00 h). In monthly samples (carried out from 06:00 to 18:00 h), this pattern was also common. In diel samples, these species were captured together only in May 1990 (Figure 4), and they did not show conspicuous diel separation. Moreover, statistical analysis showed no relationship between the number of individuals and tide.

Spatially, *B. patronus* tended to be more abundant in sites with submerged vegetation, whereas *B. gunteri* was more frequent in sites with no vegetation. The mean number of *B. patronus* was significantly different between sites ($H=21.17$, $P<0.01$), but the means of *B. gunteri* only showed significant differences at level $P<0.1$ ($H=14.25$, $P=0.0756$). Moreover, *B. gunteri* was principally captured in sites near the lagoon inlet, with higher salinities. Conversely, *B. patronus* was mainly captured in the middle and south portion of the lagoon, where the salinity was low (Figure 5). Thus, 67.4% of *B. gunteri* individuals were captured in MIH sites, whereas in FIH sites the percentage of *B. patronus* was 70.9%.

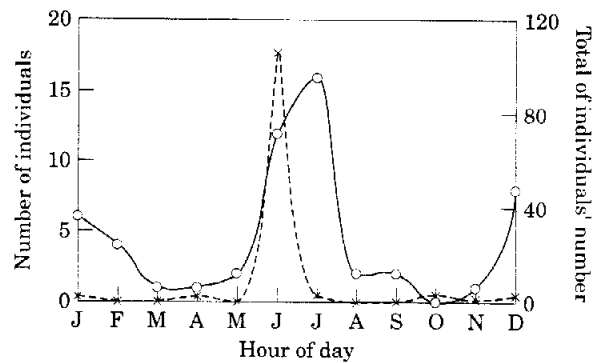


FIGURE 4. Diel variation of individuals' number of *B. gunteri* (○) and *B. patronus* (×), in Pueblo Viejo lagoon, during May 1990.

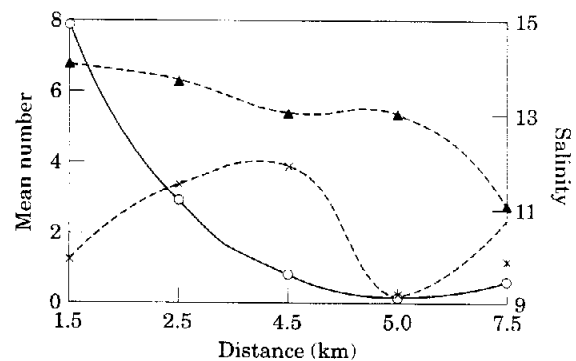


FIGURE 5. Mean number of *B. gunteri* (○) and *B. patronus* (×) by site in Pueblo Viejo Lagoon, according to distance from site 8 to site 4. The distance between lagoon inlet and each site is expressed in km. Mean salinity is also shown (▲).

Discussion

Brevoortia gunteri and *B. patronus* are estuarine dependent species, and use these environments as nursery and feeding areas, where food abundance and warm temperatures promote rapid growth and development. Although many studies have found that individuals of *B. patronus* occur in estuarine ecosystems during their early life stages (Gallaway & Strawn, 1974; Ahrenholz, 1991; Raynie & Shaw, 1994; Govoni, 1997), in Pueblo Viejo Lagoon, this species was represented by a wide size range (mean SL of 128.01 mm), and adult individuals were common. In contrast, *B. gunteri* was mainly represented by small size individuals (mean SL of 61.7 mm).

The temperature (21 to 33 °C) and salinity (0.5 to 24.5) ranges within which these species were caught, were narrower than the extreme ranges in Pueblo Viejo Lagoon (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 1993).

For *B. patronus*, these ranges also were considerably narrower than those previously reported (Copeland & Bechtel, 1974). For these reasons, the authors believe that the analysed environmental factors hardly act as limiting factors, although their variability could modify the outcome of biological interactions between species (Begon *et al.*, 1996).

Although, the total number of fish captured (of both species) shows that the fishing equipment was not entirely efficient and may not have provided a good estimation of total species abundance, some distribution and segregation patterns were evident. It would seem that the seasonal variation in the number of *Brevoortia* species is determined by the primary production and rainfall patterns of the system. The two peaks of *B. gunteri* and *B. patronus* (Figure 2) coincided with the two production pulses in the system, during March–May and July–October (Contreras, 1995). These production pulses are also common in Northern hemisphere temperate waters (Valiela, 1991). A similar relationship between migration and productivity was observed for *B. patronus* in a Louisiana estuary (Deegan, 1990). The influence of production pulses on seasonal variation of fish abundance has also been reported in other coastal lagoons of the Gulf of Mexico (Hellier, 1962; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988, 1993).

The second pulse of these species was related to the maximum rainfall period during September. Indeed, there was a significant correlation between *B. patronus* numbers and local rainfall. The rainfall regime and lagoon production pattern, act synergistically to influence clupeid abundance. Rain increases the river discharge and riverine freshwater runoff, bringing allochthonous organic matter and nutrients into Pueblo Viejo Lagoon (Castillo-Rivera *et al.*, 1994). In most estuarine systems, as in this lagoon, the additional nutrients facilitate grazer pathway (phytoplankton route) and the organic matter promotes detritus pathway (microbivore route) (Mann, 1988). Actually, plankton and detritus are the most important food resources for these species (Deegan *et al.*, 1990; Castillo-Rivera *et al.*, 1996). Both pathways enhance food availability, correlated with the movement of organisms into the lagoon. Govoni (1997) found a relationship between the Mississippi River discharge rise and *B. patronus* elevated recruitment, and he considered that this response might be due to enhanced production driven by nutrient influx from the river. A similar effect was also reported for the clupeoid *Anchoa mitchilli*, in Pueblo Viejo lagoon (Castillo-Rivera *et al.*, 1994).

During the winter months, most of *B. gunteri* and *B. patronus* individuals move outside the estuarine

system to the continental shelf, as has been observed in other latitudes (Roithmayr & Waller, 1963; Gallaway & Strawn, 1974; Raynie & Shaw, 1994). The migration which occurs from Pueblo Viejo lagoon is probably due to less variable temperatures in ocean waters. Seasonal segregation in fish seems to be less common than food and habitat segregation (Ross, 1986), however, in the Pueblo Viejo Lagoon there was a seasonal separation between the two species, where *B. gunteri* was proportionally more abundant during dry period, and *B. patronus* was more common in the rainy period (Figure 3).

In 24-h cycles, these two species showed a predominant diurnal pattern, which was characterized by a maximum pulse around midday (10:00 to 14:00 h) and fewer individuals at night. So, light intensity seems to be an important factor in diel abundance behaviour of clupeids in Pueblo Viejo. This behaviour is probably also related to their trophic activity, since these species depend on their visual capacity to capture prey. Tide was found to have no influence, perhaps because the restricted communication of the system with the ocean reduces tidal range inside the lagoon to less than 15 cm. No diel separation was observed in the single month of diel samples in which both species were captured together (Figure 4). Actually, in studies that compared diel and seasonal segregation in coastal marine fish species, the former is less common (see Ross, 1986: Table I).

The spatial patterns of clupeids in the Pueblo Viejo Lagoon were largely regulated by two physical factors, the presence of dense beds of *R. maritima* and the salinity gradient associated with distance from the lagoon inlet. The species were segregated spatially, because *B. patronus* preferred zones with submerged vegetation whereas *B. gunteri* was more frequent in areas with no vegetation. In contrast, some studies have reported that *B. patronus* is captured largely on non-vegetated areas (Weaver & Holloday, 1974; Minello & Webb, 1997). Therefore, the greater number of this species on *R. maritima* beds in Pueblo Viejo Lagoon might relate to habitat displacement in the presence of *B. gunteri*. *Brevoortia gunteri* also showed preference for sites near to the inlet, whereas the individuals of *B. patronus* were more abundant in the sites away from the inlet (Figure 5).

Separation of co-existing species along food, habitat and time dimensions may imply segregation on the basis of environmental conditions. Indeed there are many examples of the separation of competing species in space and time, associated with environmental factors, rather than seasonal and spatial changes in resources (Begon *et al.*, 1996). In the Pueblo Viejo Lagoon, although salinity cannot be considered as a

severe limiting factor for *Brevoortia* species, it was an important condition regulating the seasonal and spatial segregation between these species. *Brevoortia gunteri* was common in high salinity conditions (captured at median salinity value of 23), whereas *B. patronus* was generally found in low-salinity conditions (captured at median of 8). In the Pueblo Viejo Lagoon, these species showed significant food resource partitioning, with zooplankton predominating in *B. gunteri* stomachs and phytoplankton in stomach contents of *B. patronus* (Castillo-Rivera *et al.*, 1996). So, there is also a relationship between the dietary, seasonal and spatial abundance differences of these species. Generally speaking, plankton from freshwater conditions tends to be smaller than marine plankton of similar shape, because small size is advantageous in providing a greater surface-to-volume ratio which delays sinking (Hughes, 1980; Mann, 1980). Thus, *B. gunteri* frequents areas where plankton tends to be large, while *B. patronus* frequents those areas where plankton is small. Therefore, the results presented here suggest that the seasonal and spatial dimensional segregation between *Brevoortia* species in Pueblo Viejo Lagoon contributes to a trophic partitioning resources, minimizing competition between species and facilitating their local co-existence.

Acknowledgements

We would like to thank F. F. Pedroche, J. A. Zavala-Hurtado and three anonymous reviewers for their assistance, critique and valuable suggestions to improve manuscript. Also, we thank the Universidad Autónoma Metropolitana and the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO (Contract FB341/H128/96), that funded this study.

References

- Ahrenholz, D. W. 1991 Population biology and life history of the North American Menhaden, *Brevoortia* spp. *Marine Fisheries Review* 53, 3–19.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1996 *Ecology*. 3rd Ed., Blackwell Science, Great Britain, 1068 pp.
- Castillo-Rivera, M. & Kobelkowsky, A. 1993 Comportamiento ambiental de la Laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Biotam* 5, 1–12.
- Castillo-Rivera, M., Moreno, G. & Iniestra, R. 1994 Spatial, seasonal, and diel variation in abundance of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli* (Teleostei: Engraulidae), in a tropical coastal lagoon of Mexico. *Southwestern Naturalist* 39, 263–268.
- Castillo-Rivera, M., Kobelkowsky, A. & Zamayoa, V. 1996 Food resource partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *Journal of Fish Biology* 49, 1102–1111.
- Contreras, F. 1995 Producción primaria fitoplanctónica en lagunas costeras. *Revista de Investigaciones Marinas* 16, 11–21.
- Copeland, B. J. & Bechtel, T. J. 1974 Some environmental limits of six Gulf coast estuarine organisms. *Contributions in Marine Science* 18, 169–204.
- Dahlberg, M. D. 1970 Atlantic and Gulf of Mexico menhadens, genus *Brevoortia* (Pisces: Clupeidae). *Bulletin of Florida State Museum, Biological Science* 15, 91–162.
- Deegan, L. A. 1990 Effects of estuarine environmental conditions on population dynamics of young-of-the-year gulf menhaden. *Marine Ecology Progress Series* 68, 195–205.
- Deegan, L. A., Peterson, B. J. & Portier, R. 1990 Stable isotopes and cellulase activity as evidence for detritus as a food source for juvenile Gulf Menhaden. *Estuaries* 13, 14–19.
- Galloway, B. J. & Strawn, K. 1974 Seasonal abundance and distribution of marine fishes at a hot-water discharge in Galveston Bay, Texas. *Contributions in Marine Science* 18, 71–137.
- Govoni, J. J. 1997 The association of the population recruitment of Gulf menhaden, *Brevoortia patronus*, with Mississippi River discharge. *Journal of Marine Systems* 12, 101–108.
- Hellier, T. R. 1962 Fish production and biomass studies in relation to photosynthesis in the Laguna Madre of Texas. *Publications of Institute of Marine Science, University of Texas* 8, 1–22.
- Hughes, R. N. 1980 Strategies for survival of aquatic organisms. In *Fundamentals of Aquatic Ecosystems* (Barnes, R. S. K. and Mann, K. H., eds), Blackwell Scientific Publications, Great Britain, pp. 162–184.
- Mann, K. H. 1980 The total aquatic system. In *Fundamentals of Aquatic Ecosystems* (Barnes, R. S. K. and Mann, K. H., eds), Blackwell Scientific Publications, Great Britain, pp. 185–200.
- Mann, K. H. 1988 Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 33, 910–930.
- Minello, T. J. & Webb, J. W. 1997 Use of natural and created *Spartina alterniflora* salt marshes by fishery species and other aquatic fauna in Galveston Bay, Texas, USA. *Marine Ecology Progress Series* 151, 165–179.
- Fianka, E. R. 1969 Sympatry of desert lizards (*Ctenopus*) in western Australia. *Ecology* 50, 1012–1030.
- Raynie, R. C. & Shaw, R. F. 1994 A comparison of larval and postlarval gulf menhaden, *Brevoortia patronus* growth rates between an offshore spawning ground and an estuarine nursery. *Fishery Bulletin, U.S.* 92, 890–894.
- Ross, S. T. 1986 Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia* 1986, 352–388.
- Roithmayr, C. M. & Waller, R. A. 1963 Seasonal occurrence of *Brevoortia patronus* in the northern Gulf of Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society* 92, 301–302.
- Valiela, I. 1991 Ecology of waters columns. In: *Fundamentals of Aquatic Ecology* (Barnes, R. S. K. and Mann, K. H., eds), Blackwell Scientific Publications, Great Britain, pp. 29–56.
- Weaver, J. E. & Holloway, L. F. 1974 Community structure of fishes and macrocrustaceans in ponds of a Louisiana tidal marsh influenced by weirs. *Contributions in Marine Science* 18, 57–69.
- Whitehead, P. J. P. 1985 FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part 1—Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. *FAO Fish. Synop.*, (125) Vol. 7, Pt. 1: 303 p.
- Yáñez-Arancibia, A., Lara-domínguez, A., Rojas-Galaviz, J., Sánchez-Gil, P., Day, J. W. & Madden, G. J. 1988 Seasonal biomass and diversity of estuarine fishes coupled with tropical habitat heterogeneity (southern Gulf of Mexico). *Journal of Fish Biology* 33 (Supplement A), 101–200.
- Yáñez-Arancibia, A., Lara-Domínguez, A. & Day, J. W. 1993 Interactions between mangrove and seagrass habitats mediated by estuarine nekton assemblages: coupling of primary and secondary production. *Hydrobiologia* 264, 1–12.
- Zar, J. H. 1996 *Biostatistical Analysis*. 3rd ed. Prentice Hall, New Jersey, 662 pp.

Patrones espacio-temporales de la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz

Manuel Castillo-Rivera
y Rocío Zárate Hernández

Laboratorio de Peces, Depto. de Biología, D. C. B. S., Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Av. Michoacán y Calzada de la Purísima, Col. Vicentina, C.P. 09340, México, D.F. Apdo. Postal 55-535. Correo electrónico: crma@xanum.uam.mx

Castillo-Rivera, M. y R. Zárate Hernández, 2001. Patrones espacio-temporales de la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. *Hidrobiológica* 11 (1): xx-xx.

RESUMEN

Se analiza el comportamiento espacio-temporal del número del total de peces y de las siete especies más abundantes, en la laguna costera de Pueblo Viejo, Veracruz, a través de 12 muestreos mensuales, en seis localidades. Un análisis de correlación demostró que la precipitación fue la condición ambiental que presentó mayor grado de asociación con la abundancia de peces. Los máximos y los mínimos mensuales del número total de peces y de *A. mitchilli*, *D. auratus* y *C. melanopus* fueron precedidos con diferencia de un mes, por los pulsos y abatimientos de las lluvias. La abundancia de estas especies fue mayor durante la época de lluvias y sus patrones de reclutamiento tuvieron poca incidencia en el comportamiento mensual del número de individuos. Los pulsos de máxima abundancia de *L. rhomboides* y *B. gunteri* coincidieron con sus patrones de reclutamiento y con uno de los pulsos de máxima producción del sistema. El número de *M. martinica* fue influenciado tanto por las lluvias, como por el reclutamiento de individuos. Así, las lluvias y los patrones de producción locales, actúan sinérgicamente permitiendo una mayor disponibilidad de recursos tróficos, lo cual puede favorecer el ingreso de peces al sistema. Con respecto a la variabilidad espacial, en general la abundancia de peces fue mayor en el hábitat con vegetación sumergida, siendo particularmente notorio para *L. rhomboides*, ya que estos ambientes representan áreas alimentación, crianza y/o protección para peces, lo cual favorece su agregación en este tipo de hábitat. Sólo *C. melanopus* y *B. gunteri* fueron más abundantes en las zonas sin vegetación, existiendo evidencia que este comportamiento se relaciona con patrones de reparto de recursos con otras especies de sus correspondientes familias.

Palabras clave: Abundancia, Lluvias, Peces, Pueblo Viejo, Reparto de recursos, Vegetación sumergida.

ABSTRACT

The spatial and temporal behavior of overall fish number and seven of the most abundant fish species in the tropical coastal lagoon of Pueblo Viejo, México, were analyzed. Samples were taken monthly through one year at six sites. Correlation analyses showed that rainfall was the environmental condition with a greater association with fish number. In the year the maximal and minimal monthly number pulses of overall fish, *A. mitchilli*, *D. auratus* and *C. melanopus*, were linked to preceding rainfall peaks and drops, showing a delayed effect of one month. Therefore, the abundance of these species was greater during the rainy season and their recruitment patterns had low incidence in the monthly behavior of the number of individuals. The abundance peaks of *L. rhomboides* and *B. gunteri*, coincided with their recruitment patterns and with one of the maximum production pulses of the system. The number of *M. martinica* was influenced both by rainfall and individuals recruitment. In this way, the local rainfall and the production patterns, act in synergetic form, enhancing a greater food availability of trophic resources, which favor the entrance of fish in the system. In relation to spatial variability, in general fish abundance was greater in the habitat with submerged vegetation, being particularly evident for *L. rhomboides*. These environments would represent feeding, nursery and/or protection

areas for fish, which allow their aggregation in this habitat type. Only *C. melanopus* and *B. gunteri* were more abundant in zones with no vegetation, existing evidence that this behavior is related with patterns of resources partitioning with other species of their corresponding families.

Key words: Abundance, Fish, Pueblo Viejo, Rainfall, Resource partitioning, Submerged vegetation.

INTRODUCCIÓN

En muchos estudios se ha señalado que los factores ambientales abióticos, como la salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, profundidad, turbidez, tipo de sustrato, etc., juegan un papel importante en la determinación de la abundancia de peces. Sin embargo, otros estudios señalan que los procesos biológicos, como la interacción entre especies (competencia y depredación) y las características inherentes a las poblaciones (patrones de reclutamiento y respuestas tróficas), tienen mayor influencia sobre el comportamiento de la abundancia (Castillo-Rivera 1995). En este sentido, se ha generado una controversia en cuanto a la importancia relativa de los factores ambientales abióticos y los procesos biológicos, como determinantes de la presencia de especies en los estuarios (Felleys 1989). Esta controversia (Galindo 1987) presenta sus antecedentes en los trabajos clásicos del papel que juegan los factores bióticos (Lack 1954) y los factores abióticos (Andrewartha y Birch 1954), como los elementos más importantes en la regulación de la abundancia de las especies.

En las lagunas costeras del Golfo de México, aunque existen muchos estudios sobre listados ictiofaunísticos (Reséndez-Medina y Kobelkowsky 1991), hay pocos estudios que analizan la abundancia de peces y su relación con los diferentes componentes del ambiente. Así, con el fin de contribuir al conocimiento del papel que juegan los principales factores ambientales en el comportamiento de la abundancia de peces en sistemas estuarinos, en el presente estudio se estudia la variabilidad espacio-temporal, del número total de peces y del número de las siete especies más abundantes en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz.

ÁREA DE ESTUDIO

La laguna de Pueblo Viejo es la laguna costera más al norte del estado de Veracruz, siendo un sistema somero, con una profundidad promedio de 1.31 m y un área aproximada de 88.7 km². La temperatura del agua oscila de 15°C en enero a 34°C en agosto, mientras que la salinidad

varía de 0.5‰ en septiembre a 33‰ en abril, con un promedio anual de 13 ‰, presentando en general una condición mesohalina (Castillo-Rivera y Kobelkowsky 1993). En su porción norte, la laguna de Pueblo Viejo se conecta con el río Pánuco, a aproximadamente 10 km donde éste desemboca en el Golfo de México, mientras que en su parte sur, el sistema recibe una importante descarga dulceacuícola del río Tamacuí. Esta situación genera un gradiente de salinidad el cual decrece de norte a sur, generándose dos subsistemas estuarinos (Castillo-Rivera *et al.* 1996), hacia el sur el hábitat de influencia dulceacuícola (HID), con densos lechos de *Ruppia maritima* L., y hacia el norte el hábitat de influencia marina (HIM), en el cual prácticamente no existe una vegetación sumergida conspicua (Fig. 1).

En el área de estudio, la precipitación a lo largo del año oscila entre los 12.2 mm en marzo y los 266.5 en septiembre, lo cual contribuye a que se generen dos épocas climáticas, la lluviosa de junio a octubre con promedios

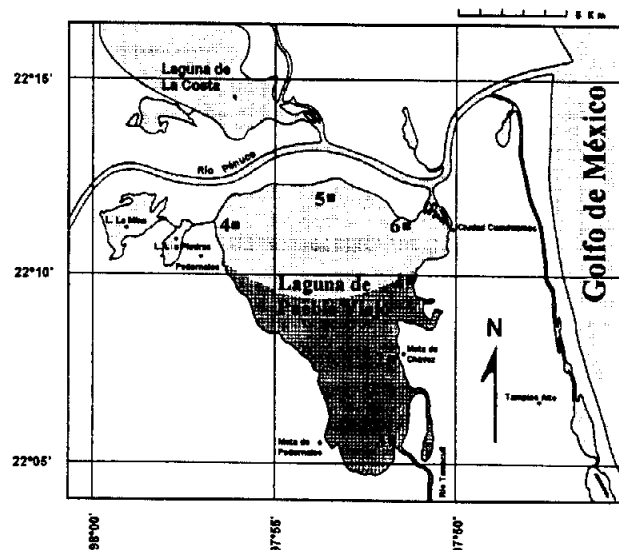


Figura 1. Laguna de Pueblo Viejo y toponimia del área. También se señalan localidades de estudio y los dos tipos de ambientes: el hábitat de influencia marina -HIM- (sombreado claro) y el hábitat de influencia dulceacuícola -HID- (sombreado oscuro).

mensuales de precipitación superiores a los 120 mm, y la seca de noviembre a mayo, con promedios menores a los 50 mm (García 1988). En la laguna de Pueblo Viejo, como en la mayoría de sistemas estuarinos de la región, el fitoplancton, las clorofilas y la producción primaria muestran dos pulsos máximos, el primero de marzo a mayo y el segundo de agosto a octubre (Contreras 1985, 1995). Alrededor de la laguna se encuentra un manglar cuya amplitud varía de los 40 a los 600 m, constituido en orden de abundancia por *Avicennia germinans* (L.) L., *Laguncularia racemosa* Gaertn., *Rhizophora mangle* L. y por unas escasas agregaciones de *Conocarpus erectus* L. en la parte oriental del sistema (Castillo-Rivera, 1995).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para evaluar los patrones estacionales y espaciales de la abundancia de peces, se tomaron muestras mensuales durante un año, en tres localidades correspondientes al HID y tres localidades correspondientes al HIM (un total de 72 muestras), utilizando para el efecto un chinchorro playero de 30 m de longitud por un 1 m de fondo, con luz de malla de 1 cm. En cada colecta también fue evaluada la salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, turbidez (disco Secchi) y la profundidad, de acuerdo con los criterios de Castillo-Rivera y Kobelkowsky (1993), considerándose además los promedios mensuales de precipitación en el área, correspondientes a 60 años (García 1988).

Inmediatamente después de cada captura los especímenes fueron fijados en formol al 10% y posteriormente preservados en etanol al 70%. Las determinaciones taxonómicas fueron de acuerdo con Hoese y Moore (1977), Chao (1978), Fischer (1978), Whitehead (1985), Deckert y Greenfield (1987) y Whitehead *et al.* (1988), y para el arreglo sistemático de las familias se siguió el sistema de clasificación de Nelson (1994).

Para evaluar el grado de asociación entre la abundancia y las variables ambientales, se aplicaron análisis de correlación simple $-r$, evaluándose los supuestos subyacentes a estas técnicas paramétricas por medio de análisis de residuos (Mendenhall y Sincich 1996), aplicándose transformaciones logarítmicas en los casos necesarios. Adicionalmente, se aplicaron correlaciones cruzadas $-r_c$ entre dos variables de series de tiempo, para determinar si una presentaba una influencia con cierto retraso sobre la otra (Davis 1973).

Para evaluar la significancia de las diferencias entre los promedios del número de peces, inicialmente se aplicó

una prueba de Levene, para determinar si existía homoscedasticidad entre los grupos analizados, aplicándose transformaciones logarítmicas en los casos necesarios. Cuando se cumplió con este supuesto, se aplicó un Análisis de Varianza $-F$, pero cuando existió heteroscedasticidad, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis $-H$ (Zar 1996). Debido a que se pueden obtener resultados significativos no sólo a $P < 0.05$ (Méndez-Ramírez 1993), en todos los análisis se reportan también los resultados a un nivel de $P < 0.1$.

RESULTADOS

Durante el período de estudio fueron capturados 9,108 individuos con un peso de 30,298 g, que correspondieron a 66 especies, 52 géneros y 30 familias (Tabla 1). Del total de especies capturadas, las que presentaron mayor abundancia en número fueron *A. mitchilli*, *M. martinica*, *B. chrysoura*, *C. melanopus*, *D. auratus*, *L. rhomboides* y *B. gunteri*, las cuales en conjunto representaron el 86.49% en número y el 46.67% en peso, de la captura total de peces (Tabla 2).

De acuerdo con los análisis de correlación, la precipitación se asoció en forma inversa con *B. gunteri* ($r = -0.362$, $P = 0.002$) y en forma directa con *D. auratus* ($r = 0.333$, $P = 0.004$) y *M. martinica* ($r = 0.212$, $P = 0.074$). La salinidad se correlacionó en forma directa con *B. gunteri* ($r = 0.284$, $P = 0.016$) y en forma inversa con *D. auratus* ($r = -0.279$, $P = 0.018$) y *M. martinica* ($r = -0.220$, $P = 0.063$). La profundidad se correlacionó positivamente con *B. chrysoura* ($r = 0.329$, $P = 0.020$), *A. mitchilli* ($r = 0.222$, $P = 0.061$) y el número total de peces ($r = 0.202$, $P = 0.088$). Por último, la temperatura sólo se correlacionó con *D. auratus* ($r = 0.254$, $P = 0.032$), el oxígeno disuelto con *C. melanopus* ($r = -0.272$, $P = 0.049$) y la turbidez con *B. gunteri* ($r = -0.214$, $P = 0.070$).

A lo largo del año de estudio, el promedio de longitud patrón de las siete especies más abundantes varió significativamente entre meses ($P < 0.03$). Un pulso importante de reclutamiento de los individuos más pequeños, se dio de febrero a mayo para *A. mitchilli*, *M. martinica*, *L. rhomboides* y *B. gunteri*, mientras que *B. chrysoura*, *C. melanopus* y *D. auratus*, presentaron las menores tallas durante junio y/o noviembre-diciembre.

Con respecto al comportamiento anual de la abundancia, el número total de peces presentó dos pulsos máximos, el mayor durante octubre y otro ligeramente menor durante julio, presentando valores relativamente bajos el resto del año. Similarmente, el comportamiento de los promedios

Tabla 1. Familia, género, especies, autor y año de los peces capturados en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz.

Familia	Especies	Familia	Especies
Elopidae	<i>Elops saurus</i> Linnaeus, 1766	Gerreidae	<i>Diapterus auratus</i> Ranzani, 1840
Ophichthidae	<i>Myrophis punctatus</i> Lütken, 1851		<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier, 1829)
	<i>Ophichthus gomesi</i> (Castelnau, 1855)		<i>Eucinostomus argenteus</i> Baird & Girard, 1855
Engraulidae	<i>Anchoa hepsetus</i> (Linnaeus, 1758)		<i>Eucinostomus melanopterus</i> (Bleeker, 1863)
	<i>Anchoa mitchilli</i> (Valenciennes, 1848)		<i>Eugerres plumieri</i> (Cuvier in Cuv. & Val., 1830)
	<i>Anchovia</i> sp.	Haemulidae	<i>Orthopristis chrysoptera</i> (Linnaeus, 1766)
	<i>Cetengraulis edentulus</i> (Cuvier, 1829)		<i>Pomadasys crocro</i> (Cuvier, 1830)
Clupeidae	<i>Brevoortia gunteri</i> Hildebrand, 1948	Sparidae	<i>Archosargus probatocephalus</i> (Walbaum, 1792)
	<i>Brevoortia patronus</i> Goode, 1878		<i>Lagodon rhomboides</i> (Linnaeus, 1766)
	<i>Dorosoma cepedianum</i> (Lesueur, 1818)	Sciaenidae	<i>Bairdiella chrysoura</i> (Lacépède, 1802)
	<i>Dorosoma petenense</i> (Günther, 1867)		<i>Bairdiella ronchus</i> (Cuvier, 1830)
Characidae	<i>Astyanax mexicanus</i> (Filippi, 1853)		<i>Bairdiella</i> sp.
Ariidae	<i>Ariopsis felis</i> (Linnaeus, 1766)		<i>Cynoscion arenarius</i> Ginsburg, 1929
	<i>Bagre marinus</i> (Mitchill, 1815)		<i>Cynoscion nebulosus</i> (Cuvier, 1830)
	<i>Cathorops melanopus</i> (Günther, 1864)		<i>Leiostomus xanthurus</i> Lacépède, 1802
Batrachoididae	<i>Opsanus beta</i> (Goode & Bean, 1879)		<i>Micropogonias undulatus</i> (Linnaeus, 1766)
Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1768		<i>Pogonias cromis</i> (Linnaeus, 1766)
	<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	Cichlidae	<i>Oreochromis mossambica</i> (Peters, 1852)
Atherinidae	<i>Membras martinica</i> (Valenciennes, 1835)	Eleotridae	<i>Dormitator maculatus</i> (Bloch, 1785)
	<i>Menidia beryllina</i> (Cope, 1866)		<i>Eleotris pisonis</i> (Gmelin, 1788)
Belonidae	<i>Strongylura marina</i> (Walbaum, 1792)		<i>Erotelis smaragdus</i> (Valenciennes, 1837)
	<i>Strongylura notata</i> (Poey, 1860)		<i>Gobiomorus dormitor</i> Lacépède, 1800
	<i>Strongylura timucu</i> (Walbaum, 1792)	Gobiidae	<i>Bathygobius soporator</i> (Valenciennes, 1837)
Hemiramphidae	<i>Hyporhamphus unifasciatus</i> (Ranzani, 1842)		<i>Evorthodus lyricus</i> (Girard, 1858)
Fundulidae	<i>Fundulus grandis</i> Baird & Girard, 1853		<i>Gobionellus boleosoma</i> (Jordan & Gilbert, 1882)
Poeciliidae	<i>Poecilia mexicana</i> Steindachner, 1863		<i>Gobionellus oceanicus</i> (Pallas, 1770)
Syngnathidae	<i>Syngnathus louisianae</i> Günther, 1870		<i>Gobiosoma bosci</i> (Lacépède, 1800)
	<i>Syngnathus scovelli</i> (Evermann & Kendall, 1896)	Ephippidae	<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)
Centropomidae	<i>Centropomus parallelus</i> Poey, 1860	Trichiuridae	<i>Trichiurus lepturus</i> Linnaeus, 1758
	<i>Centropomus undecimalis</i> (Bloch, 1792)	Paralichthyidae	<i>Citharichthys spilopterus</i> Günther, 1862
Serranidae	<i>Mycteroperca</i> sp.	Achiridae	<i>Achirus lineatus</i> (Linnaeus, 1758)
Carangidae	<i>Caranx hippos</i> (Linnaeus, 1766)	Cynoglossidae	<i>Symphurus plagiusa</i> (Linnaeus, 1766)
	<i>Selene vomer</i> (Linnaeus, 1758)	Tetraodontidae	<i>Sphoeroides nephelus</i> (Goode & Bean, 1882)

mensuales de la precipitación también muestra dos pulsos máximos en el sistema, siendo el mayor en septiembre y otro menor en junio, presentando similarmente valores relativamente bajos el resto del año. En este sentido, una correlación cruzada mostró que tanto los pulsos máximos de precipitación, como sus descensos, tienen un efecto significativo de un mes de retraso ($r_c=0.792$, $P<0.05$), sobre el comportamiento de la abundancia (Fig. 2a). Este mismo patrón lo presentó el número de *A. mitchilli* ($r_c=0.844$, $P<0.02$), *D. auratus* ($r_c=0.861$, $P<0.02$) y *C. melanopus*, aunque en este último caso la relación no fue

significativa ($r_c=0.470$, $P>0.1$, Fig. 2). De hecho, los promedios mensuales del número total de peces y de dos de estas tres especies, presentaron diferencias significativas, aunque estas fueron sólo a un nivel de $P<0.1$. Además, la abundancia de estas especies durante la época lluviosa fue más del doble que la que presentaron durante la época seca, aunque a este nivel sólo *D. auratus* presentó diferencias significativas (Tabla 3).

Por otro lado, el número promedio de individuos de *L. rhomboides* y *B. gunteri*, mostraron sus máximos valores

Tabla 2. Abundancia relativa en número y peso de las especies de peces capturadas en la laguna de Pueblo Viejo.

Especies	Abundancia Relativa (%)		Especies	Abundancia Relativa (%)	
	En número	En peso		En número	En peso
<i>A. mitchilli</i>	49.67	10.55	<i>L. xanthurus</i>	0.09	0.04
<i>M. martinica</i>	11.18	2.87	<i>S. timucu</i>	0.08	0.47
<i>B. chrysoura</i>	10.21	12.52	<i>B. marinus</i>	0.08	0.25
<i>C. melanopus</i>	8.29	11.31	<i>B. soporator</i>	0.08	0.09
<i>D. auratus</i>	2.67	3.88	<i>E. pisonis</i>	0.08	0.04
<i>L. rhomboides</i>	2.27	4.54	<i>C. hippos</i>	0.07	0.36
<i>B. gunteri</i>	2.20	1.00	<i>C. arenarius</i>	0.07	0.04
<i>G. oceanicus</i>	1.16	2.91	<i>A. lineatus</i>	0.05	0.05
<i>A. hepsetus</i>	1.16	0.11	<i>E. saurus</i>	0.04	0.99
<i>M. curema</i>	0.99	7.45	<i>S. nephelus</i>	0.04	0.15
<i>A. felis</i>	0.94	4.08	<i>D. rhombeus</i>	0.04	0.01
<i>E. melanopterus</i>	0.86	0.08	<i>G. bosci</i>	0.04	0.004
<i>M. beryllina</i>	0.80	0.23	<i>S. vomer</i>	0.03	0.03
<i>S. notata</i>	0.67	3.04	<i>G. dormitor</i>	0.03	0.002
<i>C. edentulus</i>	0.67	0.53	<i>Mycteroperca sp.</i>	0.03	0.001
<i>O. mossambica</i>	0.54	10.48	<i>M. cephalus</i>	0.02	0.78
<i>S. scovelli</i>	0.53	0.04	<i>B. ronchus</i>	0.02	0.56
<i>S. marina</i>	0.51	3.70	<i>T. lepturus</i>	0.02	0.13
<i>C. spilopterus</i>	0.49	0.79	<i>C.s parallelus</i>	0.02	0.08
<i>M. undulatus</i>	0.45	1.91	<i>C. nebulosus</i>	0.02	0.01
<i>H. unifasciatus</i>	0.42	2.25	<i>O. gomesi</i>	0.01	0.04
<i>O. beta</i>	0.37	8.02	<i>M. punctatus</i>	0.01	0.04
<i>G. boleosoma</i>	0.27	0.01	<i>P. cromis</i>	0.01	0.03
<i>C. undecimalis</i>	0.25	0.89	<i>E. plumieri</i>	0.01	0.03
<i>D. petenense</i>	0.25	0.48	<i>S. plagiosa</i>	0.01	0.02
<i>D. cepedianum</i>	0.19	0.85	<i>E. smaragdus</i>	0.01	0.004
<i>B. patronus</i>	0.16	0.43	<i>C. faber</i>	0.01	0.003
<i>D. maculatus</i>	0.15	0.03	<i>E. argenteus</i>	0.01	0.003
<i>O. chrysoptera</i>	0.13	0.19	<i>P. crocro</i>	0.01	0.002
<i>F. grandis</i>	0.12	0.30	<i>Bairdiella sp.</i>	0.01	0.002
<i>P. mexicana</i>	0.11	0.06	<i>A. mexicanus</i>	0.01	0.002
<i>E. lyricus</i>	0.11	0.02	<i>S. louisianae</i>	0.01	0.001
<i>A. probatocephalus</i>	0.09	0.17	<i>Anchovia sp.</i>	0.01	0.001

durante el período de marzo a mayo (Fig. 3a), siendo estas especies las únicas que fueron más abundantes en la época de secas, aunque sólo *B. gunteri* mostró diferencias significativas entre meses y entre épocas (Tabla 3). Por último, la abundancia de *M. martinica* presentó dos pulsos importantes, uno en septiembre y otro en abril, mientras que la abundancia de *B. chrysoura* presentó un pulso máximo en mayo, con otros ligeramente menores durante julio-agosto, octubre y enero (Fig. 3b). Sin embargo, los

promedios del número de individuos de estas dos especies, no mostraron diferencias significativas entre meses, ni entre épocas (Tabla 3).

Espacialmente, sólo el promedio del número total de peces y del número de las especies *B. chrysoura* y *L. rhomboides*, mostraron diferencias significativas entre localidades (Tabla 4). En general, la abundancia de peces tendió a ser mayor en el hábitat con vegetación sumergida

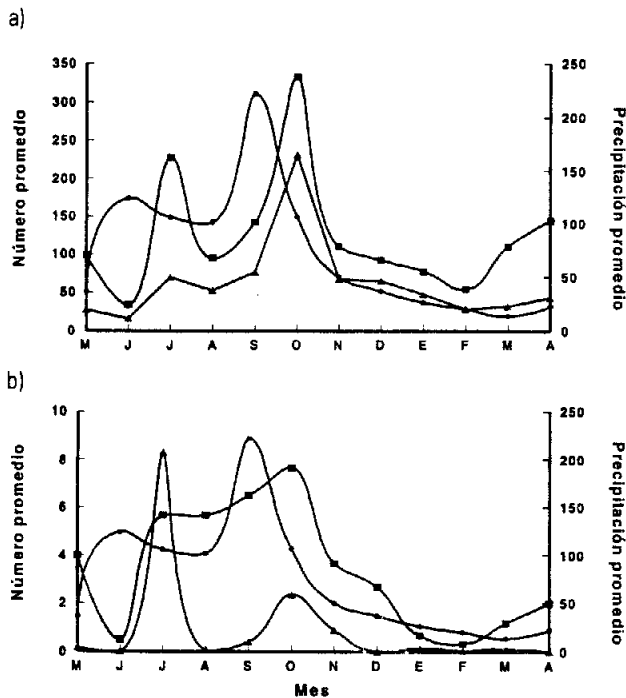


Figura 2. Comportamiento mensual de los promedios del número de peces en la laguna de Pueblo Viejo. a) Abundancia total (■) y *A. mitchilli*(s), b) *D. auratus* (■) y *C. melanopus* (s). También se señala el efecto de un mes de retraso que sobre las abundancias tiene la precipitación (-).

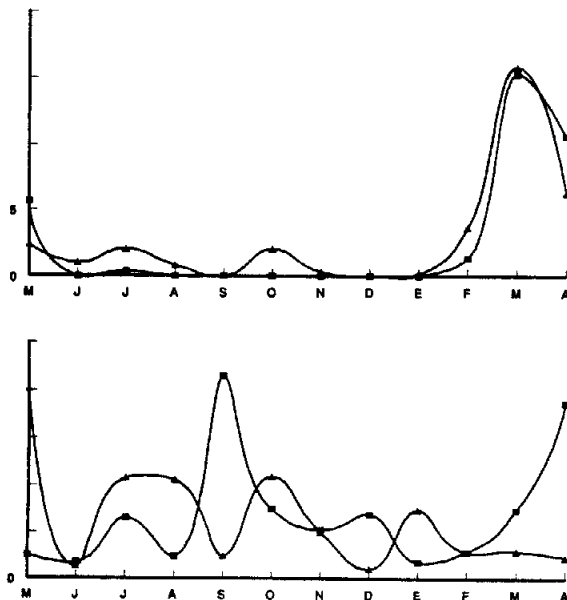


Figura 3. Comportamiento mensual de los promedios del número de peces en la laguna de Pueblo Viejo. a) *B. gunteri* (■) y *L. rhomboides* (s), b) *M. martinica* (■) y *B. chrysoira* (s).

(HID), siendo sólo *C. melanopus* y *B. gunteri* más abundantes en el hábitat sin vegetación sumergida (HIM). A pesar de lo anterior, únicamente *L. rhomboides* mostró diferencias significativas entre hábitats (Tabla 4).

DISCUSIÓN

Muchos autores han considerado que las condiciones ambientales físicas y químicas que se presentan en los ambientes estuarinos, tales como la salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, turbidez y profundidad, juegan un papel importante en la determinación de los patrones espacio-temporales de la abundancia de peces (Castillo-Rivera 1995, Moyle y Cech 1996).

En la laguna de Pueblo Viejo, se pudo observar que el régimen de precipitación en el área de estudio, puede llegar a influir de manera importante en el comportamiento estacional de la abundancia de peces. Así, esta condición ambiental fue la que con mayor frecuencia y mayor grado de asociación, se correlacionó con la abundancia de peces, seguida por la salinidad y la profundidad, las cuales también resultan influenciadas por las lluvias. También el análisis estacional de la abundancia de peces, mostró que el número total de peces y la abundancia numérica de las cinco especies más abundantes fue mayor durante le época de lluvias (Tabla 3). En este sentido, y de acuerdo con los resultados de las correlaciones cruzadas, las fluctuaciones estacionales del número total de peces, así como el número de *A. mitchilli* y *D. auratus*, estuvieron significativamente relacionadas con las fluctuaciones de las lluvias. Así, en los tres casos, los pulsos de máxima abundancia, así como sus abatimientos, fueron precedidos por los máximos y mínimos de la precipitación (Fig. 2). Aunque *C. melanopus* no presentó una relación significativa, si presentó un patrón similar al anteriormente descrito.

La relación entre el comportamiento de la abundancia de peces y el régimen de precipitación pluvial, puede estar determinada por los patrones de producción de producción del sistema. Esto debido a que las lluvias incrementan la descarga de los ríos y del escurrimiento de la cuenca de la laguna, aportando grandes cantidades de materia orgánica alóctona y nutrientes dentro del sistema (Castillo-Rivera *et al.* 1994). Como sucede en la mayoría de los ecosistemas estuarinos (Mann 1988), en la dinámica trófica de la laguna de Pueblo Viejo, un incremento de nutrientes estimula la ruta de herbivoría (vía fitoplancton) y el aporte de materia orgánica estimula la ruta detritívora (vía microbóvoros y detritívoros). Ambas rutas, incrementan la disponibilidad de alimento durante la estación lluviosa, favoreciendo el

Tabla 3. Resultados de las pruebas estadísticas con su correspondiente probabilidad (P), del análisis por mes y por época del número total de peces y de las siete especies más abundantes en la laguna de Pueblo Viejo. También se señalan los promedios por época climática.

	Análisis por mes		Análisis por época			
	Prueba	P	Promedio lluvias	Promedio secas	Prueba	P
Número total	H=17.69	0.089	166.23	98.12	H=0.42	0.515
<i>A. mitchilli</i>	F=1.31	0.244	89.13	44.05	F=0.64	0.425
<i>B. chrysoira</i>	F=0.87	0.571	14.37	11.88	F=0.17	0.686
<i>M. martinica</i>	F=1.31	0.244	15.83	12.93	F=0.22	0.641
<i>C. melanopus</i>	H=18.66	0.068	22.33	2.02	H=1.78	0.182
<i>D. auratus</i>	F=1.76	0.082	5.20	2.07	F=6.78	0.011
<i>L. rhomboides</i>	H=13.61	0.256	1.17	4.10	F=0.23	0.637
<i>B. gunteri</i>	H=24.02	0.013	0.07	4.71	H=5.80	0.016

ingreso de los organismos a la laguna. El tiempo transcurrido entre la estimulación de ambas rutas y el incremento de los recursos tróficos de los cuales los peces se pueden alimentar, explica el efecto significativo de un mes de retraso que las lluvias ejercen sobre la abundancia de peces. Como Stoner (1986) señala, en estuarios tropicales donde la estacionalidad en la temperatura del agua y radiación solar no son grandes, la estacionalidad en las lluvias parece jugar un papel más importante.

Aunque en muchos estuarios los patrones estacionales de la abundancia de peces están determinados o reflejan patrones de reclutamiento (Castillo-Rivera *et al.* 1994), esto no parece ser el caso para *A. mitchilli*, *C. melanopus* y *D. auratus* en la laguna de Pueblo Viejo, pues sus correspondientes períodos de reclutamiento de individuos pequeños, principalmente de febrero a mayo y junio y noviembre-diciembre, no contribuyen significativamente en los picos de máxima abundancia de estas especies.

Por el contrario, los máximos pulsos de abundancia de *L. rhomboides* y *B. gunteri* durante febrero-abril (Fig. 3a), coinciden con el reclutamiento de individuos pequeños durante este período y con uno de los máximos pulsos de producción que presenta la laguna de Pueblo Viejo (Contreras 1985, 1995), por lo que los patrones de abundancia de estas especies, también se podrían relacionar con la alta producción del sistema y el consecuente aumento en la disponibilidad de los recursos tróficos. De hecho, los juveniles de muchas especies de peces, ingresan a los sistemas estuarinos, aprovechando la abundancia de alimento y las temperaturas cálidas, lo cual promueve su rápido crecimiento (Moyle y Cech 1986).

El pulso máximo de *M. martinica* en septiembre se relaciona con el máximo de lluvias durante este mes, existiendo entre ambas variables una correlación significativa a $P < 0.1$, mientras que el segundo pulso de esta especie durante abril-mayo, coincide con su período de reclutamiento

Tabla 4. Resultados de las pruebas estadísticas con su correspondiente probabilidad (P), del análisis por localidad y por hábitat del número total de peces y de las siete especies más abundantes en la laguna de Pueblo Viejo. También se señalan los promedios por hábitat.

	Análisis por localidad		Análisis por hábitat			
	Prueba	P	Promedio HIM	Promedio HID	Prueba	P
Número total	F=2.38	0.048	104.81	148.19	F=1.31	0.257
<i>A. mitchilli</i>	F=1.41	0.232	48.94	76.72	F=1.19	0.279
<i>B. chrysoira</i>	H=25.53	0.000	10.56	15.28	F=0.62	0.435
<i>M. martinica</i>	F=0.79	0.560	8.64	19.64	F=2.54	0.116
<i>C. melanopus</i>	H=2.96	0.707	18.03	2.94	F=0.17	0.685
<i>D. auratus</i>	F=0.73	0.605	2.03	4.72	H=0.65	0.419
<i>L. rhomboides</i>	H=26.70	0.000	0.17	5.58	H=16.14	0.000
<i>B. gunteri</i>	H=5.99	0.307	4.14	1.42	F=0.94	0.33

en los mismos meses. Por otro lado, el patrón anual de la abundancia de *B. chrysoira* es de difícil interpretación (Fig. 3b), probablemente determinando por los patrones de reclutamiento, y por la influencia de la precipitación y producción locales.

Así, tanto los patrones de producción del sistema, como la influencia que sobre ellos ejercen las lluvias, son las condiciones ambientales más importantes en la definición del comportamiento de la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo. La relevancia que tienen los procesos de producción sobre los pulsos de la abundancia de peces, también ha sido señalada en otras lagunas costeras en el Golfo de México (Hellier 1962, Yáñez-Arancibia *et al.* 1988, 1993).

La tendencia que mostraron las especies dominantes de la laguna de Pueblo Viejo, a mostrar sus pulsos de máxima abundancia en diferentes meses (Figuras 2 y 3), representa lo que muchos autores han llamado sucesión o programación estacional de especies. Esta progresión en los pulsos de abundancia podría tener un valor adaptativo tendiente al aprovechamiento óptimo de los recursos disponibles, permitiéndoles un adecuado reparto de recursos estacional (alimento y espacio) y en consecuencia atenuando una posible competencia entre especies, como lo han señalado otros autores (Weinstein 1985; Yáñez-Arancibia *et al.* 1988).

Con respecto a la variabilidad espacial de la abundancia, tanto el número total de peces, como la abundancia numérica de cinco de las especies analizadas, fue mayor en las localidades con presencia de vegetación sumergida (Tabla 4). Esto debido a que estos ambientes representan áreas alimentación, crianza y/o protección para peces, favoreciendo su agregación en este tipo de hábitat (Orth *et al.* 1984, Rozas y Odum 1988, Moyle y Cech 1996), lo cual ya ha sido señalado específicamente para las especies del género *Ruppia* en otros ecosistemas estuarinos (Kemp *et al.* 1984, Humphries *et al.* 1992).

A pesar de lo anterior, sólo el número de *L. rhomboides*, mostró diferencias significativas entre los dos tipos de ambientes (Tabla 4). En otros estudios se ha encontrado también, que esta especie es más abundante en zonas con vegetación sumergida (Odum y Heald 1972, Livingston 1980, Irlandi y Crawford 1997), señalando algunos autores que esto se debe a que este tipo de ambientes le representan zonas de rápido crecimiento (Levin *et al.* 1997) y de protección contra depredadores (Jordan *et al.* 1996).

Por último, *C. melanopus* y *B. gunteri* fueron las únicas especies que mostraron mayor abundancia en el hábitat de

influencia marina y sin vegetación (HIM). Este comportamiento puede estar relacionado con una segregación entre parejas de especies, que existiría entre *C. melanopus* y *A. felis*, y entre *B. gunteri* y *B. patronus*. Siendo cada una de estas parejas de la misma familia, una segregación permitiría un reparto adecuado de los recursos. Así, de acuerdo con estudios previos realizados en la laguna de Pueblo Viejo (Castillo-Rivera 1995, Kobelkowsky y Castillo-Rivera 1995), mientras *C. melanopus* es más abundante en los ambientes HIM, *A. felis* lo es en ambientes de mayor influencia dulceacuícola (HID), lo cual les permite un reparto espacial y a su vez un reparto de recursos tróficos. Con relación a *B. gunteri* y *B. patronus*, también se ha encontrado que sus patrones espaciales de abundancia están determinados por una segregación espacial entre estas especies, la cual contribuye significativamente a un reparto de los recursos tróficos (Castillo-Rivera *et al.* 1996, Castillo-Rivera y Kobelkowsky, 2000).

Resulta evidente que es difícil separar la importancia relativa de los procesos biológicos y los factores ambientales abióticos, en la determinación de la abundancia de peces. De hecho, las condiciones ambientales pueden generar modificaciones en las interacciones biológicas como la competencia y depredación (Begon *et al.* 1996). Así, en la laguna de Pueblo Viejo, tanto los procesos biológicos como los factores abióticos, actúan sinérgicamente, determinando los patrones espacio-temporales de la abundancia de peces.

AGRADECIMIENTOS

Se agrade a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO, por haber contribuido con el financiamiento del presente estudio (Contrato FB341/H128/96), así como la valiosa revisión y sugerencias de dos revisores anónimos.

LITERATURA CITADA

- ANDREWARTHA, H. G. y L. C. BIRCH, 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago. 782 p.
- BEGON, M., J. HARPER y C. TOWNSEND, 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 3rd. Ed., Blackwell Science, Oxford. 945 p.
- CASTILLO-RIVERA, M., 1995. Aspectos ecológicos de la ictiofauna de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM. México 96 p.

- CASTILLO-RIVERA, M. y A. KOBELKOWSKY, 1993. Comportamiento ambiental de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Biotam* 5(2): 11-12.
- CASTILLO-RIVERA, M., G. MORENO y R. INIESTRA, 1994. Spatial, seasonal, and diel variation in abundance of the Bay Anchovy, *Anchoa mitchilli* (Teleostei: Engraulidae) in a tropical coastal lagoon of México. *Southwestern Naturalist* 39(3): 263-268.
- CASTILLO-RIVERA, M., A. KOBELKOWSKY y V. ZAMAYOA, 1996. Food resource partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *Journal of Fish Biology* 49(6): 1102-1111.
- CASTILLO-RIVERA, M. y A. KOBELKOWSKY, 2000. Distribution and segregation of two sympatric *Brevoortia* species (Teleostei: Clupeidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50(5): 593-598.
- CHAO, L. N., 1978. A basis for classifying Western Atlantic Sciaenidae (Teleostei: Perciformes). NOAA Tech. Rep., NMFS. Tech. Circ. 415: 1-64.
- CONTRERAS, F., 1985. Comparación hidrológica de tres lagunas costeras del estado de Veracruz, México. *Universidad y Ciencia* 2(3): 47-56.
- Contreras, F., 1995. Producción primaria fitoplanctónica en lagunas costeras. *Revista de Investigaciones Marinas* 16(1-3): 11-21.
- DAVIS, J. C., 1973. *Statistics and data analysis in geology*. John Wiley, U.S.A. 550 p.
- DECKERT, G. D. y D. W. GREENFIELD, 1987. A review of the Western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). *Copeia*, 1987(2): 182-194.
- FELLEY, J., 1989. Nekton assemblages of the Calcasieu estuary. *Contributions in Marine Science* 31: 95-117.
- FISCHER, W. (Ed.), 1978. *FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishery Area 31)*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- GALINDO, C., 1987. La teoría de la competencia y la estructura de las revoluciones científicas. *Acta Zoológica Mexicana (ns)* 19: 1-22.
- GARCÍA, E., 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 4ta. Ed., Instituto de Geografía, UNAM, México. 217 p.
- HELLIER, T. R., 1962. Fish production and biomass studies in relation to photosynthesis in the Laguna Madre of Texas. *Publications of the Institute of Marine Science, University of Texas* 8: 1-22.
- HOESE, H. D. y R. H. MOORE, 1977. *Fishes of the Gulf of Mexico. Texas, Louisiana and adjacent waters*. Texas A&M University Press. U.S.A. 327 p.
- HUMPHRIES, P., I. C. POTTER y N. R. LONERAGAN, 1992. The fish community in the shallows of a temperate Australian estuary: relationships with the aquatic macrophyte *Ruppia megacarpa* and environmental variables. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 34(4): 325-346.
- IRLANDI, E. A. y M. K. CRAWFORD, 1997. Habitat linkages: the effect of intertidal saltmarshes and adjacent subtidal habitats on abundance, movement, and growth of an estuarine fish. *Oecologia* 110(2): 222-230.
- JORDAN, F., M. BARTOLINI, C. NELSON, P. E. PATTERSON y H. L. SOULEN, 1996. Risk of predation affects habitat selection by the pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 208(1-2): 45-56.
- KEMP, W. M., W. R. BOYNTON, R. R. TWILLEY, J. C. STEVENSON y L. G. WARD, 1984. Influence of submersed vascular plants on ecological processes in upper Chesapeake Bay. pp. 367-394. En: V. S. KENNEDY (Comp.). *The estuary as a filter*. Academic Press, U.S.A.
- KOBELKOWSKY, A. y M. CASTILLO-RIVERA, 1995. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiológica* 5(1-2): 95-103.
- LACK, D., 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, London. 343 p.
- LEVIN, P., R. PETRIK y J. MALONE, 1997. Interactive effects of habitat selection, food supply and predation on recruitment of an estuarine fish. *Oecologia* 112(1): 55-63.
- LIVINGSTON, R. J., 1980. Ontogenetic trophic relationships and stress in a coastal seagrass system in Florida. pp. 423-435. En: V. S. KENNEDY (Comp.). *Estuarine Perspectives*. Academic Press, New York.
- MANN, K. H., 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 33(4 part 2): 910-930.
- MENDENHALL, W. y T. SINCICH, 1996. *A second course in statistics. Regression analysis*. 5th. Ed., Prentice Hall, New Jersey. 899 p.
- MÉNDEZ-RAMÍREZ, I., 1993. Uso y abuso de la estadística en investigación. *Tópicos de Investigación y Posgrado* 3(2): 3-8.
- MOYLE, P. B. y J. J. CECH, 1996. *Fishes: an introduction to ichthyology*. 3rd. Ed., Prentice-Hall, New Jersey. 590 p.
- NELSON, S. J., 1994. *Fishes of the world*. 3rd. Ed., John Wiley and Sons, New York. 600 p.
- ODUM, W. E. y E. J. HEALD, 1972. Trophic analysis of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science* 22(3): 671-738.
- ORTH, R. J., K. L. HECK y J. VAN MONTRFRANS, 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationship. *Estuaries* 7(4A): 339-350.

- RESÉNDEZ-MEDINA, A. y A. KOBELKOWSKY, 1991. Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del Golfo de México, México. *Universidad y Ciencia* 8(15): 91-110.
- ROZAS, L. P. y W. E. ODUM, 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: Testing the roles of food and refuge. *Oecologia* 77(1): 101-106.
- STONER, A. W., 1986. Community structure of the demersal fish species of laguna Joyuda, Puerto Rico. *Estuaries* 9(2): 142-152.
- WEINSTEIN, M. P., 1985. Distributional ecology of fishes inhabiting warm-temperate and tropical estuaries: Community relationships and implications. pp. 285-309. En: A. YÁÑEZ-ARANCIBIA (Comp.). *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration*. UNAM Press, México.
- WHITEHEAD, P. J. P., 1985. *FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf herrings. Part 1-Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. FAO Fish Synop.*, (125) Vol. 7, Pt.1:303 p.
- WHITEHEAD, P. J. P., G. J. NELSON y T. WONGRATANA, 1988. *FAO species catalogue. Vol.7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part 2. Engraulidae. FAO Fish Synop.*, (125) Vol.7, Pt.2: 305-579 p.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. LARA-DOMÍNGUEZ, J. ROJAS-GALAVIZ, P. SÁNCHEZ-GIL, J. W. DAY y G. J. MADDEN, 1988. Seasonal biomass and diversity of estuarine fishes coupled with tropical habitat heterogeneity (southern Gulf of Mexico). *Journal of Fish Biology* 33 (Supplement A): 101-200.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. LARA-DOMÍNGUEZ y J. W. DAY, 1993. Interactions between mangrove and seagrass habitats mediated by estuarine nekton assemblages: coupling of primary and secondary production. *Hydrobiologia* 264: 1-12.
- ZAR, J. H., 1996. *Biostatistical analysis*. 3rd. Ed., Prentice Hall, New Jersey. 662 p.

Recibido:

Aceptado:

