

## REPARTICIÓN DE RECURSOS ALIMENTARIOS ENTRE LA ICTIOFAUNA DOMINANTE DE UNA LAGUNA TEMPLADA DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO

Cruz-Escalona, V. H.<sup>1</sup>, L. Campos-Dávila<sup>2</sup>, L. A. Abitia-Cárdenas<sup>1</sup> & M. J. Zetina-Rejón<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Pesquerías y Biología Marina, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita, Apartado Postal 592, La Paz, Baja California Sur, C.P. 23000. <sup>2</sup>Laboratorio de Ictiología, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Apartado Postal 128, La Paz, Baja California Sur, México, C. P. 23000. email: vescalon@ipn.mx

**RESUMEN.** Se describe el uso de recursos alimentarios en las cinco especies de peces más abundantes en Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México (*Occidentarius platypogon*, *Cynoscion parvipinnis*, *Menticirrhus undulatus*, *Trachinotus paitensis* y *Heterodontus francisci*). Fueron analizados los espectros tróficos, los cambios temporales, la amplitud de dieta, la diversidad de presas y el traslape trófico. Se identificaron un total de 49 tipos alimenticios, los cuales fueron agrupados en seis grupos taxonómicos: crustáceos, moluscos, anélidos, equinodermos, sipuncúlidos y peces. Los crustáceos y moluscos aportaron un mayor número de presas, representando más del 75% de las presas identificadas. *Callinectes bellicosus*, *Penaeus californiensis*, *Squilla* spp., *Donax* spp., *Lucapinella milleri*, *Anachis* spp. y *Bittium* spp., fueron las presas más importantes en los espectros descritos. Los espectros alimentarios presentaron diferencias temporales en la composición de presas. Todos los depredadores presentaron valores bajos de amplitud de dieta. Se determinó un bajo traslape trófico, excepto entre *O. platypogon* y *C. parvipinnis*, en los que se encontró que la sobreposición de dietas es significativa (> 60%). Los resultados demuestran que cada especie tiene diferentes hábitos alimentarios que les permite segregarse a lo largo de las dimensiones del nicho trófico. Proponemos que la partición de recursos alimentarios es importante solo para peces con mayor traslape trófico. Las diferencias en morfología de sus aparatos alimentarios parecen estar correlacionadas con el tipo de presas consumidas.

**Palabras clave:** Hábitos alimentarios, traslapamiento trófico, Laguna San Ignacio, México.

### Differential use of food resources by dominant fish of San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico

**ABSTRACT.** The use of food resources in five of the most abundant fish species (*Occidentarius platypogon*, *Cynoscion parvipinnis*, *Menticirrhus undulatus*, *Trachinotus paitensis* and *Heterodontus francisci*) in San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico is described. Prey composition, seasonal changes, diet breadth, trophic diversity and trophic overlap were analyzed. Forty nine prey items were identified, grouped into six taxonomic groups: crustacea, molluska, osteichthyies, anellida, equinodermata and sipunculida. Crustaceans and mollusks were the most important items recorded, representing over 75% of the identified prey. The crustaceans *Callinectes bellicosus*, *Penaeus californiensis*, *Squilla* spp., megalop larvae of portunids and the mollusks *Donax* spp., *Lucapinella milleri*, *Anachis* spp., and *Bittium* spp. were the most important prey in the fish species analyzed. Differences in the prey composition and seasonal changes were observed, as well as seasonal changes in the diet breadth. All the predators examined had low percentages of breadth of diet, being characterized as opportunists with low levels of trophic diversity. There was only one case of higher prey overlap between *O. platypogon* and *C. parvipinnis*. We concluded that food resource partitioning is very important only in those fish species with higher overlap in their diets. Differences in bucal morphology seem related to prey selection.

**Keywords:** Foods habits, partitioning resources, overlap, San Ignacio Lagoon, Mexico.

Cruz-Escalona, V. H., L. Campos-Dávila, L. A. Abitia-Cárdenas & M. J. Zetina-Rejón. 2010. Repartición de recursos alimentarios entre la ictiofauna dominante de una laguna templada de Baja California Sur, México. *CICIMAR Oceánides*, 25(1): 1-15.

Fecha de recepción: 12 de marzo, 2009

Fecha de aceptación: 27 de enero, 2010

## INTRODUCCIÓN

Lagunas costeras, estuarios, esteros y marismas son reconocidos como ecosistemas altamente productivos y son utilizados por diversos grupos de animales como zonas de alimentación, crianza, reproducción y protección (Allen, 1982; Barry *et al.*, 1996). La mayor presencia de peces en estas zonas es durante la primavera y el verano (Allen & Horn, 1975; Allen, 1982) cuando la producción primaria y secundaria son elevadas (Livingston, 1982; Yoklavich *et al.*, 1991; Barry *et al.*, 1996).

El estudio de las relaciones tróficas es fundamental para un entendimiento de las interacciones biológicas y el flujo energético de un ecosistema (Gulland, 1983; Pauly, 1984; Caddy, 1988; Soares *et al.*, 1992). El análisis de la dieta es importante en estudios de depredación, competencia y redes alimentarias (Amundsen *et al.*, 1996). Particularmente es interesante la descripción de la dieta de los peces, ya que ocupan diversos niveles tróficos en la trama alimentaria; por tanto, desempeñan funciones importantes en la transferencia de energía entre diferentes niveles tróficos y pueden afectar la distribución y abundancia de otras especies (Wetherbee & Cortés, 2004).

Las descripciones del uso de alimento en especies individuales se han compilado en diversos documentos de revisión (Gerking, 1994; Carlander, 1997; Matthews, 1998) y documentos técnicos derivados de reuniones científicas (Stouder *et al.*, 1994). Visto a través de todas las especies y de todos los estadios de vida, los peces se alimentan de muchas variedades de organismos y a su vez, son alimento para muchos depredadores acuáticos y terrestres. Es decir, los peces juegan un importante papel en la organización y funcionamiento de muchos ecosistemas acuáticos a través de complejas interacciones tróficas (Darnell, 1958, 1961; Gascon & Legget, 1977; Ross, 1977, 1986; Cruz-Escalona *et al.*, 2007).

La competencia por las presas, aunque más difícil de demostrar que la depredación en sí, puede estructurar las comunidades a través de escalas de tiempo ecológica y evolutiva. En condiciones relativamente predecibles, las expectativas de la teoría de nicho ecológico son que las especies presentan un cierto tipo de división de recursos con el fin de minimizar las interacciones por competencia (Hutchinson, 1959). Por lo tanto, las especies de

peces podrían repartir los recursos alimentarios en diferentes escalas de tiempo o espacio. Asimismo, la disponibilidad de alimento y el tamaño de las presas pueden producir depredación selectiva (Nakano *et al.*, 1999).

La teoría ecológica postula que la repartición temporal de recursos entre los competidores permite su coexistencia dentro de sus comunidades (Schoener, 1974; Wiens *et al.*, 1986; Richards, 2002). Aunque el papel de la repartición temporal en la estructuración de las comunidades no ha sido totalmente abordado en ecología, a través de los años se han ido acumulando estudios que suman el significado ecológico a los patrones de actividad (Kunz, 1973), así como estudios que registran que la competencia - o depredación - induce cambios en dichos patrones (Fenn & MacDonald, 1995).

Particularmente, en Laguna San Ignacio se han realizado varias investigaciones que incluyen inventarios de peces (Danemann & De la Cruz-Agüero, 1993; De la Cruz-Agüero & Cota-Gómez, 1998), algunas notas sobre las aves de la laguna (Danemann & Guzmán-Poo, 1992), hábitos alimentarios en peces (Segura-Zarzosa *et al.*, 1997; Cruz-Escalona *et al.*, 2000a; 2000b; Cruz-Escalona & Abitia-Cárdenas, 2004). Sin embargo, estos estudios solo han descrito de manera general la composición alimentaria de forma individual y solo en el trabajo de Cruz-Escalona *et al.* (2000a) se evalúa la interacción trófica de las tres especies más abundantes de la Laguna San Ignacio.

Así, dado que el estudio de las estrategias usadas por los peces para obtener sus recursos alimentarios es de interés en los estudios ecológicos, este trabajo pretende estimar el grado de sobreposición del nicho trófico entre las especies de peces dominantes de Laguna San Ignacio (*Occidentarius platypogon*, *Cynoscion parvipinnis*, *Menticirrhus undulatus*; *Trachinotus paitensis* y *Heterodontus francisci*) y contribuir a un mejor conocimiento de su papel carnívoro en el ecosistema. En todos los casos se tomó como hipótesis nula que no hay sobreposición de dietas entre especies a comparar dadas sus características morfológicas y de comportamiento.

## MÉTODOS

Laguna San Ignacio se ubica en la costa oeste de la Península de Baja California, Mé-

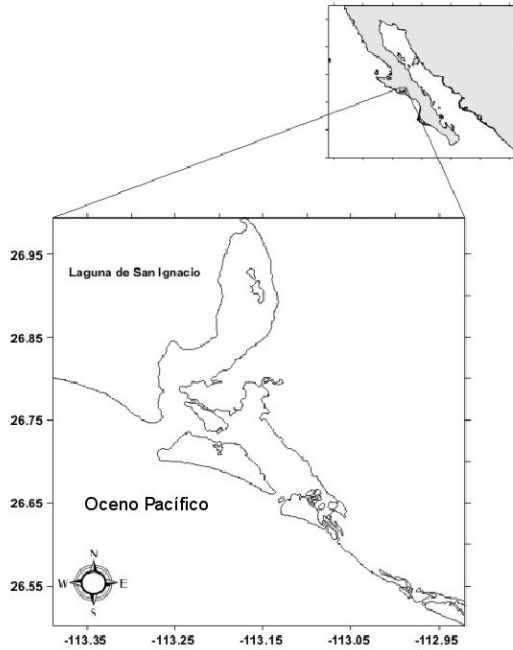


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.

Figure 1. Geographic location of the study area.

xico entre los  $26^{\circ} 43' N$  y  $26^{\circ} 58' N$  y  $113^{\circ} 08' W$  y  $113^{\circ} 16' W$ . (Fig. 1). Tiene un área aproximada de 17,500 hectáreas, mide cerca de 35 km de largo por 6 de ancho (Contreras, 1985). Es una laguna costera de afinidad templada, de fondo somero con una profundidad de 2 a 4 m la cual se incrementa hacia los canales que la comunican con el Océano Pacífico, en donde puede llegar hasta a 20 m (Winant & Gutiérrez, 2003).

La mayor parte de la vegetación acuática está constituida por *Zostera marina*. La costa presenta playas de arena, bajos lodosos, manglares, marismas y algunas zonas rocosas. Las mareas bajas dejan al descubierto bajos lodosos que se extienden dentro de la laguna. El brazo norte de la laguna conforma el principal cuerpo de agua (De la Cruz-Agüero & Danemann, 1993)

Los peces fueron recolectados en tres campañas de muestreo (agosto, mayo y noviembre de 1992) con una red de enmalle tipo agallera de 140 m de largo y 3 de ancho, con una luz de malla de 3 cm. Las redes fueron colocadas al atardecer (18:00 h) y recuperadas al amanecer (06:00 h). Los organismos fueron inyectados lo más pronto posible con una so-

lución de formalina al 10% saturada con borato de sodio para reducir los procesos de digestión,

En el laboratorio, los estómagos fueron extraídos y preservados en alcohol (80%). Tras el análisis del contenido gástrico, las presas fueron identificadas al mínimo taxón posible, enumeradas y pesadas al 0.01 g más cercano. Con esta información se estimaron índices simples como el porcentaje en número (%N), porcentaje en peso (%P) y porcentaje de frecuencia de aparición (%FA) (Hyslop, 1980), mismos que fueron utilizados como entrada para índices compuestos.

Métodos analíticos más avanzados emplean índices compuestos para incorporar uno o más métodos cuantitativos; uno utilizado ampliamente en los estudios de la dieta de los peces es el índice de importancia relativa (IIR) (Pinkas *et al.*, 1971). En el cálculo del IIR, el porcentaje de frecuencia de aparición de cada categoría presa es multiplicado por la suma del porcentaje de peso (o volumen) y el porcentaje en número. La lógica empleada es para anular el sesgo en los índices individuales (Bigg & Perez, 1985) y aportar una sola medida que describa apropiadamente la importancia alimentaria y facilite la comparación con otros estudios. El IIR es un índice compuesto para caracterizar dietas e identificar la importancia relativa de las categorías presas comunes (Pinkas *et al.*, 1971; Desmond *et al.*, 2002). Si el IIR es expresado como un porcentaje, esto facilita las comparaciones entre tipos alimentarios (Cortés, 1997; Desmond *et al.*, 2002).

Para describir la variación temporal en los espectros tróficos, se utilizó el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) (Krebs, 1989). Adicionalmente se calculó el índice de equidad de Pielou (Krebs, 1989). La amplitud de dieta fue calculada utilizando el índice de Levin (Krebs, 1989) siguiendo la metodología propuesta por Labropoulou y Eleftheriou (1997). Este índice toma valores de 0 a 1; valores menores de 0.6 indican una dieta dominada por unos pocos tipos alimentarios y valores mayores a 0.6 indican una dieta generalista.

Una vez caracterizada la dieta para cada una de las especies, se realizaron comparaciones interespecíficas con la finalidad de evidenciar la repartición de recursos alimentarios entre ellas. La sobreposición de dieta fue estimada utilizando el índice de Morisita-Horn

(Krebs 1989), el cual toma en cuenta tanto la riqueza y la abundancia del taxón. De acuerdo con Wolda (1981), Wallace (1981) y Cortés (1997), este índice presenta un sesgo pequeño, en comparación con otras medidas de traslape dietético, cuando el tamaño de la muestra ( $n_i$ ) y el número de presas en el contenido estomacal ( $k$ ) no son iguales. Adicionalmente, no se han desarrollado procedimientos estadísticos formales para probar la significancia estadística de este índice (Cailliet & Barry, 1979) y aquellos que existen requieren que se cumplan ciertos supuestos difíciles, como la homoscedasticidad de las varianzas (Maurer, 1982); aún así, se ha considerado que los valores son biológicamente significativos cuando exceden de 0.60 (Zaret & Rand, 1971; Mathur, 1977; Langton, 1982).

## RESULTADOS

Se analizaron un total de 367 estómagos (*Occidentarius platypogon* = 102, *Cynoscion parvipinnis* = 41, *Menticirrhus undulatus* = 31, *Trachinotus paitensis* = 82 y *Heterodontus francisci* = 111). El porcentaje de estómagos con alimento varió de 87% en *H. francisci*, a 91% en *O. platypogon* y 100% en *C. parvipinnis*, *M. undulatus* y *T. paitensis*.

Se registraron un total de 43 tipos alimentarios, los cuales variaron en número, peso y frecuencia de aparición en cada una de las especies. *T. paitensis* fue el depredador que tuvo el menor número de tipos alimentarios (8), mientras que *O. platypogon* tuvo el mayor número de componentes (24). Los principales grupos alimentarios encontrados en los espectros correspondieron a crustáceos, moluscos y peces (Tabla 1).

Los crustáceos *Callinectes bellicosus* y *Penaeus californiensis* fueron los componentes alimentarios más importantes en la dieta de *O. platypogon*. Los crustáceos y peces tuvieron las mayores contribuciones en el espectro alimentario de *C. parvipinnis*, dominando en la dieta el camarón *P. californiensis* y la sardina *Ophistonema libertate*.

De acuerdo con los valores del IIR, las presas más importantes en el espectro de *M. undulatus* fueron los moluscos *Donax* spp. y el estomatopodo *Squilla* spp. Los moluscos y larvas de crustáceos fueron también las presas más abundantes en la dieta de *T. paitensis*, *Anachis* spp. y *Bittium* spp. Los restos de otros gasterópodos no identificados también forma-

ron una parte importante en la composición del espectro de *T. paitensis*.

El espectro alimentario de *H. francisci* estuvo constituido básicamente por crustáceos y moluscos, teniendo la contribución más importante *C. bellicosus* y *Lucapinella milleri*.

## Variación estacional

Solo en algunas especies se observaron cambios temporales en los espectros alimentarios. En la figura 2a se observa que las principales presas en la dieta de *O. platypogon* fueron las mismas en primavera y verano. Sin embargo, en el caso de *C. parvipinnis* (Fig. 2b) se observa que el espectro alimentario presenta importantes variaciones. Durante la primavera el principal componente del espectro de este depredador fue el camarón *P. californiensis*, mientras que para el verano la sardina *O. libertate* fue la principal presa.

En el caso de *M. undulatus* (Fig. 2c) también se observaron cambios en la composición de su espectro. Durante la primavera el principal recurso alimentario utilizado por este depredador fue el molusco (*Donax*) mientras que en verano hubo una mayor incidencia sobre los crustáceos, en particular sobre *Squilla* spp. (Fig. 2c).

Otro de los espectros donde se observaron cambios temporales fue el de *T. paitensis*, donde los moluscos *Bittium* spp. y los restos de gasterópodos fueron los principales tipos alimentarios durante la primavera. En verano las larvas de *Penaeus* y el gasterópodo *Anachis* spp. fueron las presas más importantes en términos del IIR (Fig. 2d).

De igual manera el espectro de *H. francisci* presentó cambios importantes en su composición; la presa más importante en primavera fue *C. bellicosus* y *L. milleri*, mientras que en verano el mayor consumo fue de *C. bellicosus* y de pelecípodos (Fig. 2e).

## Amplitud de dieta

La diversidad de presas de las cinco especies de depredadores analizadas fue baja y osciló entre 0.2 y 1.6. La amplitud de dieta de cada una de los cinco espectros descritos presentó valores muy similares a los de diversidad, con valores de 0.03 a 0.25 (Tabla 2). En este sentido, todos los depredadores fueron considerados como especies carnívoras oportunistas.

## REPARTICIÓN DE RECURSOS ENTRE LA ICTIOFAUNA

Tabla 1. Resumen del contenido estomacal de los representantes principales de la ictiofauna en Laguna San Ignacio. Porcentaje de Número (%N), peso (%P), frecuencia de aparición (%FA) e Índice de Importancia Relativa (%IIR).  
 Table 1 - Condensed values from stomach contents of the main ichthyofaunal components in Laguna San Ignacio. Percent in Number (%N), weight (%W), Observed frequency (%FO) and Index of Relative Importance (%IRI).

TIPO ALIMENTARIO	<i>Occidentarius platypogon</i>	<i>Cynoscion parvipinnis</i>	<i>Menticirrhus undulatus</i>	<i>Heterodontus francisci</i>	<i>Trachinotus patiensis</i>											
	%N	%P	%FA	%IIR	%N	%P	%FA	%IIR	%N	%P	%FA	%IIR				
CRUSTACEA																
<i>Callinectes bellicosus</i>	12	39.2	40.9	59.7	9.8	9.9	25.6	9.9	1.7	1	6.7	0.3	20.3	43	27.8	33
<i>Portunus xanthusii</i>	1.5	10.6	7.5	2.6												
Larvas de Portunidae																
Restos de Crustáceos	2.5	2.3	16.1	2.3	2.4	0.9	7.7	0.3					1.4	0.3	2.1	0.1
<i>Hepatella amica</i>	0.2	0.4	1.1	0.02												
<i>Dynamene ursula</i>	0.2	0.4	1.1	0.02												
<i>Penaeus californiensis</i>	5.9	20.1	31.3	23.2	27.6	26	46.2	45.7	14.5	38.1	40	48.3				
Larvas de <i>Penaeus</i>																
<i>Scyrcionta</i> spp.	0.2	0.3	1.1	0.01									1.4	0.9	2.1	0.1
<i>Solenocera</i> spp.					4.9	2.7	7.7	1								
<i>Squilla</i> spp.									7.5	11.5	30	11.1				
<i>Paracerseis</i> spp.	19.7	0.8	7.5	4.4					1.7	0.02	3.3	0.1				
<i>Cirrolana</i> spp.	8.6	0.2	6.5	1.6												
Aegidae													0.7	0.1	1	0.02
Majidae					3.3	8.4	10.3	3.3								
Mysidacea	0.2	0	1.1	0												
Gammaridae																
<i>Hyale</i> spp.	3.9	0.1	5.4	0.6												
<i>Corophium</i> spp.	33.9	0.6	1.1	1	21.1	0.5	5.1	0.9								
Ostracoda	0.5	0.1	1.1	0												
MOLLUSCA																
<i>Octopus</i> spp.	0.9	5.4	5.4	1					1.4	0.3	2.1	0.1				
Gastropoda					1.6	0.7	5.1	0.2								
<i>Micranallum</i> spp.																
<i>Bittium</i> spp.																
<i>Epitonium</i> spp.																
<i>Nasarius</i> spp.	1.4	0.5	2.2	0.1												
<i>Anachis</i> spp.	2.2	0.7	1.1	0.1					9.2	36	36.1	17.4				



Tabla 1. Continuación.  
Table 1 - Continued.

TIPO ALIMENTARIO	<i>Occidentarius platypogon</i>			<i>Cynoscion panvipinnis</i>			<i>Menticirrhus undulatus</i>			<i>Heterodontus francisci</i>			<i>Trachinotus patiensis</i>				
	%N	%P	%FA	%ILR	%N	%P	%FA	%ILR	%N	%P	%FA	%ILR	%N	%P	%FA	%ILR	
Bivalvia																	
<i>Ensis californiensis</i>	1.4	2.6	5.4	0.6													
<i>Tagelus</i> spp.									5.2	11	26.7	9.3					
<i>Donax</i> spp.									55.5	30	26.7	27.3					
<i>Laevicardium</i> spp.																	
<i>Calyptraea</i> spp.																	
Trochidae																	
Restos de Molluscos	1	1.4	7.5	0.5													
ANELIDA																	
Polychaeta	1.2	0.3	3.2	0.1	13	3.8	15.4	2.6									
<i>Lumbrineris</i> sp.									9.2	2.6	23.3	5.3					
ECHINODERMATA																	
Holothuroidea									1.2	2	6.7	0.7					
SIPUNCULIDA																	
<i>Sipunculus nudus</i>													1.4	6	2.1	0.3	
OSTEICHTHYES																	
<i>Sardinops sagax</i>	0.7	8.3	5.4	1.4	0.8	7.8	2.6	0.8									
<i>Opisthonema libertate</i>					8.9	25	25.6	24.2									
<i>Syngnathus californiensis</i>	1	0.8	5.4	0.3													
<i>Syngnathus auliscus</i>													0.7	0.4	1		
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	0.3	2.3	2.2	0.2													
Blenniidae	0.3	0.2	2.2	0													
Restos de peces	0.3	2.5	2.2	0.2	6.5	14	20.5	11.1									
No. Total de estómagos	102				41				31				111				
% estómagos llenos	91.1				100				100				87				

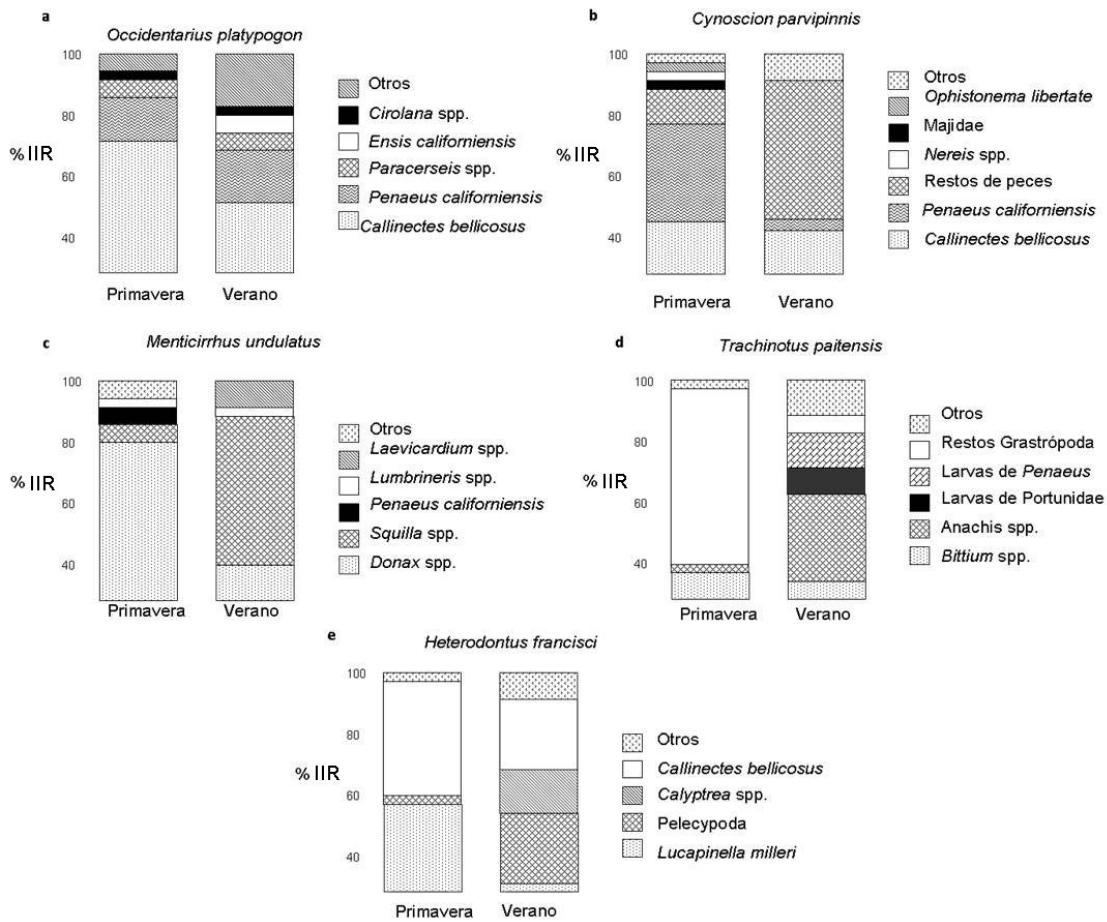


Figura 2. Variación estacional en las principales presas de la dieta de la ictiofauna en Laguna San Ignacio de acuerdo al índice de importancia relativa (IIR). a) *Occidentarius platypogon*; b) *Cynoscion parvipinnis*; c) *Menticirrhus undulatus*; d) *Trachinotus paitensis*; e) *Heterodontus francisci*.

Figure 2. Seasonal variation of the major prey species ichthyofana of Laguna San Ignacio, Baja California, determined by the index of relative importance (IRI). a) *Occidentarius platypogon*; b) *Cynoscion parvipinnis*; c) *Menticirrhus undulatus*; d) *Trachinotus paitensis*; e) *Heterodontus francisci*.

**Traslape trófico**

En general, los valores de traslape trófico entre las especies analizadas fueron bajos (< 0.3). Solo durante la primavera se registró un traslape significativo (>0.7) entre las dietas de *O. paltypogon* y *C. parvipinnis* (Tabla 3), lo cual se traduce en que, de manera general, las especies analizadas están segregadas espacialmente y temporalmente en el eje trófico del nicho ecológico y la competencia por los recursos (presas) es limitada o nula.

**DISCUSIÓN**

El análisis de los contenidos estomacales mostró diferencias importantes en la composición del espectro de las especies analizadas. Del total de componentes alimentarios que conforman las dietas de las cinco especies analizadas, solo uno o dos presentaron la mayor contribución al grueso de la dieta. Nuestros resultados son similares a los reportados para otras especies con morfologías similares en otras latitudes (Allen, 1982; Livingston, 1982; Yoklavich *et al.*, 1991; Barry *et al.*, 1996), lo que hace suponer que la composición y abundancia de las comunidades epibentónicas en los ecosistemas costeros templados es similar. Asimismo, estudios sobre la

**Tabla 2.** Variación estacional de la diversidad de presas en la dieta de los peces dominantes de Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. Amplitud de la dieta de acuerdo al índice de Levin.

**Table 2.** Seasonal variation of the prey diversity in the ichthyofauna diet from Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. Dieth Breadth from Levin's Index.

	Atributos ecológicos		
	Riqueza (S)	Diversidad de presas (H')	Amplitud de la dieta (Bi)
<b>Abril</b>			
<i>Occidentarius platypogon</i>	13	1.84	0.17
<i>Cynoscion parvipinnis</i>	9	1.87	0.25
<i>Menticirrhus undulatus</i>	8	1.45	0.02
<i>Trachinotus paitensis</i>	5	0.73	0.24
<i>Heterodontus francisci</i>	5	1.11	0.37
<b>Agosto-Noviembre</b>			
<i>Occidentarius platypogon</i>	23	1.83	0.03
<i>Cynoscion parvipinnis</i>	5	0.91	0.15
<i>Menticirrhus undulatus</i>	4	1.01	0.17
<i>Trachinotus paitensis</i>	10	1.21	0.13
<i>Heterodontus francisci</i>	7	1.62	0.57

estructura de comunidades lagunares indican que la depredación por animales epibentónicos grandes y móviles (tales como peces, cangrejos y aves) son frecuentemente reguladores de la abundancia de especies (Ambrose, 1984).

Con base en la composición de los espectros de las especies analizadas fue posible conformar tres gremios alimenticios: a) carcinofagos, representado por *O. platypogon*; b) carcino-malacofagos, por *C. parvipinnis* y *M. undulatus*; y c) un gremio malacofago caracte-

rizado por *T. paitensis* y *H. francisci*. Aún cuando el espectro trófico de *O. platypogon* fue el de mayor riqueza de tipos alimentarios, este estuvo dominado por los crustáceos *C. bellicosus* y *P. californiensis*. A diferencia del resto de las especies, *O. platypogon* mantuvo su preferencia alimentaria por los crustáceos durante las dos temporadas.

En el caso de las dos especies de sciaenidos la presencia de crustáceos fue diferencial, en el caso de *C. parvipinnis* los crustáceos *P. californiensis* y *C. bellicosus* fueron más importantes durante la primavera; mientras los peces teléosteos representaron las presas más frecuentes durante el verano. Por el contrario, en *M. undulatus* los crustáceos (*Squilla* spp.) fueron importantes solo durante el verano, mientras en primavera las presas más importantes fueron los moluscos, representados básicamente por *Donax* spp.

Chao y Musick (1977), DeLancey (1989), Chao (1995) y Bocanegra-Castillo *et al.* (2000) observaron que dentro de los espectros alimentarios de otros sciaenidos en otras lagunas costeras, los crustáceos son un componente principal; aunque los moluscos, peces y poliquetos se presentan pero en menores porcentajes. Por su parte, Divita *et al.* (1983) y Minello y Zimmerman (1984), señalan que los peces son los principales depredadores de crustáceos (camarones y jaibas) en algunas lagunas costeras del Golfo de México.

Otros estudios que describen los hábitos alimentarios de peces bentófagos señalan que estas especies presentan la mayor diversidad de modos de alimentación entre los pe-

**Tabla 3.** Traslapamiento trófico entre los peces dominantes de Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. El traslapamiento fue calculado con el índice de Morisita-Horn.

**Table 3.** Trophic overlap between dominant fishes of Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. Overlap was calculated according to the Morisita-Horn Index.

	<i>O. platypogon</i>	<i>C. parvipinnis</i>	<i>M. undulatus</i>	<i>T. paitensis</i>	<i>H. francisci</i>
<b>Abril</b>					
<i>Occidentarius platypogon</i>	1				
<i>Cynoscion parvipinnis</i>	0.71	1			
<i>Menticirrhus undulatus</i>	0.01	0.03	1		
<i>Trachinotus paitensis</i>	0	0.02	0	1	
<i>Heterodontus francisci</i>	0.05	0.20	0.02	0	1
<b>Agosto-Noviembre</b>					
<i>Occidentarius platypogon</i>	1				
<i>Cynoscion parvipinnis</i>	0.12	1			
<i>Menticirrhus undulatus</i>	0.17	0.40	1		
<i>Trachinotus paitensis</i>	0.04	0.01	0	1	
<i>Heterodontus francisci</i>	0.20	0	0	0.06	1



ces (Gerking, 1994) y han relacionado la morfología externa con la conducta alimenticia y la evasión de depredadores (Hobson & Chess, 1986; McCormick, 1995; Platell *et al.*, 1998). Estos peces generalmente tienen apéndices sensoriales y bocas inferiores protáctiles (Chao & Musick, 1977; Gerking, 1994) y depredan sobre invertebrados bentónicos cerca o sobre el fondo, explorando con la boca dentro del sustrato, removiendo parte del sedimento (Hobson & Chess, 1986; Sazima, 1986; Soares *et al.*, 1992; Edgar & Shaw, 1995). Por su parte, Main (1985) señala que el tamaño y la forma de la presa, así como la disponibilidad de la presa en el ambiente, son otros factores que se suman a las características morfológicas del depredador en el uso de un determinado recurso alimentario.

A diferencia de las especies anteriores, *T. paitensis* y *H. francisci* fueron agrupadas dentro del gremio trófico de los malacofagos; si bien existe la presencia de algunas especies de crustáceos dentro de sus espectros, su importancia no es tan marcada como la de los moluscos. En el caso de *T. paitensis* la elevada frecuencia de *Bittium* spp. en sus contenidos gástricos puede ser explicada con base en aspectos morfológicos del depredador. *T. paitensis* se caracteriza por una boca extremadamente pequeña, lo cual restringe el tipo y tamaño de presas que puede explotar. En este sentido, *Bittium* spp. está representado por organismos de tamaño pequeño, acorde al tamaño de la boca de *T. paitensis*. Resultados similares han sido reportados para otras especies de carángidos en diferentes partes del mundo. La disponibilidad y vulnerabilidad de presas no solo está en función de la movilidad, sino también de la abundancia, distribución, talla y pigmentación de las presas (Moore & Moore, 1976). Los depredadores frecuentemente están restringidos en el tamaño de la presa que consumen, debido a la apertura de la boca o al tamaño de la cavidad bucal (Ringler, 1979). Las tallas de los ejemplares de *T. paitensis* utilizados en este estudio se alimentan principalmente de meiofauna (*Bittium* spp.) porque su apertura bucal o la talla de su cavidad oral pueden acomodar solo presas del tamaño de la meiofauna.

Diversos autores han descrito la dieta de especies congéneres en otras partes del mundo. La mayoría coincide en que casi todas las especies del género *Trachinotus* se alimentan de organismos bentónicos y epibentónicos

(Fields 1962; Finucane, 1969; Bellinger & Avault, 1971; Armitage & Alevinson, 1980; Modde & Ross, 1981; Patillo *et al.*, 1997; Wheeler *et al.*, 2002). Sin embargo, es importante señalar también que se han observado diferencias alimenticias entre organismos juveniles y adultos. Se ha documentado que los juveniles pequeños se alimentan de una amplia variedad de organismos y parecen ser oportunistas, aparentemente alimentándose de presas más abundantes en un determinado momento. Los juveniles grandes consumen una dieta más limitada (Bellinger & Avault, 1971). Asimismo, se ha reportado que los juveniles son alimentadores diurnos (Finucane, 1969; Modde & Ross, 1981) y los adultos se han observado alimentándose principalmente durante el día mayormente sobre bivalvos bentónicos (Patillo *et al.*, 1997). Los organismos adultos tienen placas faríngeas bien desarrolladas, las cuales les permiten alimentarse sobre tipos alimenticios que presentan exosqueletos duros tales como bivalvos y cangrejos ermitaños (Finucane, 1969; Bellinger & Avault, 1971; Wheeler *et al.*, 2002).

En el caso de *H. francisci*, la presencia frecuente de bivalvos en el análisis de sus contenidos estomacales puede estar relacionado con la especialización que presenta esta especie a nivel de aparato bucal, pues dicho depredador está dotado de dientes molariformes, los cuales le permiten triturar fácilmente las valvas de moluscos. *H. francisci* representa una de las cuatro evoluciones independientes de durofagia documentadas en peces cartilaginosos, por lo que no es rara la presencia de invertebrados bentónicos con exoesqueletos duros entre sus contenidos estomacales (Kolmann & Huber, 2009). Sin embargo, a través del análisis de cráneos de diferentes tallas de *H. francisci*, por medio de tomografías computarizadas, se ha demostrado que los primeros estadios de este depredador son incapaces de alimentarse de presas duras, dado que la unión entre las mandíbulas y el hueso hioides se encuentra altamente mineralizada, lo que contrasta con la pobre mineralización de los dientes molariformes, lo cual indica que los primeros estadios de esta especie se alimentan por succión sobre presas muy suaves (Summers *et al.*, 2004).

El análisis del espectro alimentario de las especies analizadas muestra de manera indirecta variaciones cualitativas estacionales en el uso de los distintos componentes de la die-

ta. El consumo de crustáceos decápodos (*C. bellicosus* y *P. californiensis*) es marcadamente mayor durante los meses de primavera, periodo que corresponde con la mayor influencia de la Corriente de California en la zona de estudio (Bakun, 1946). Aunque hay muy pocos estudios publicados en la literatura en los que se presenten mediciones directas o indirectas de los flujos de nutrientes del mar hacia lagunas costeras de la región (Camacho-Ibar *et al.*, 2003; Lara-Lara *et al.*, 2008), se puede generalizar que las lagunas costeras de la costa oeste de la Península de Baja California se enriquecen con aguas marinas ricas en nutrientes inorgánicos producto de surgencias (Castañeda-López & Contreras-Espinosa, 2003; Lara-Lara *et al.*, 2008).

Los cambios en la dieta de primavera a verano pueden ser debidos a las modificaciones estacionales en la comunidad de invertebrados. Asimismo, algunas especies despliegan un comportamiento alimenticio más plástico y esto permite cambios alimentarios a un costo menor. La relación costo-beneficio (teoría del forrajeo óptimo) en búsqueda de alimento puede llegar a un umbral donde un tipo particular de alimento elegido pudo ser rechazado previamente. Estos cambios, relacionados con la disponibilidad de recursos, son de adaptación, ya que permiten a los individuos sobrevivir en condiciones que de otro modo serían desfavorables (Gerking, 1994).

El incremento en la representación proporcional de ciertos componentes dietéticos, conforme aumenta su abundancia relativa en el medio, constituye una evidencia más en el sentido de que la disponibilidad de las presas determina de manera importante los hábitos alimentarios de diversas especies de peces. Vega-Cendejas (1998) ofrece algunas explicaciones sobre las variaciones en la abundancia de algunos componentes bentónicos de ambientes costeros (gasterópodos, bivalvos, estadios larvales de crustáceos) y los relaciona básicamente con procesos ligados a sus ciclos de vida y a algunas variables ambientales. Por otro lado, Ross (1977, 1986), indica que los cambios temporales en los espectros alimentarios de los peces están en función de la disponibilidad de las presas en el ambiente y de la repartición de los recursos (espacio, alimento, etc.) de las especies que coexisten.

Por otro lado, Langton (1982) y Farnsworth y Ellison (1996) indican que las medidas de sobreposición trófica sirven para com-

parar el uso de los recursos alimentarios entre las especies que coexisten en un determinado lugar. Al respecto, el único caso de traslape biológicamente significativo observado, entre *O. platypogon* y *C. parvippinis*, lejos de sugerir una competencia por un determinado tipo de presa, por el contrario, hace suponer una elevada disponibilidad de los recursos alimentarios explotados durante esta época del año. Tyler (1972) demostró que la repartición de recursos alimentarios es una característica común de las comunidades de peces marinos de zonas templadas, argumentando que dichos factores determinan una baja competencia entre los diferentes depredadores. Además, se ha demostrado que muchas especies de peces depredadores tienen un efecto significativo sobre la densidad de las comunidades de presas bentónicas que explotan ya que afectan su distribución y abundancia por procesos de depredación.

La baja sobreposición trófica interespecífica observada sugiere que los peces dominantes de Laguna San Ignacio están segregados parcialmente por el alimento y que su presencia estacional en la laguna puede ser debida a cambios estacionales en la disponibilidad de los recursos alimentarios de los cuales hacen uso. Asimismo, las diferencias en sus espectros alimentarios sugieren una competencia interespecífica reducida por los recursos alimentarios disponibles. Estas conclusiones pueden no ser aplicables a todas las especies demersales o a todos los depredadores epibentónicos presentes en Laguna San Ignacio, porque están basadas sobre el análisis de un número reducido de especies.

Se considera necesario realizar más estudios para evaluar el efecto de los peces sobre la dinámica de las comunidades de presas bentónicas y sobre los mecanismos de interacción depredador-presa. Asimismo, es necesario profundizar en la descripción de los rasgos morfológicos y conductuales de las especies para poder inferir con certeza el nicho ecológico potencial de cada una de ellas. Sin embargo, es importante señalar que, a pesar de que la morfología está constituida por caracteres que los organismos adquieren durante su historia evolutiva y que es necesario que pase mucho tiempo para que estos puedan cambiar, la alimentación depende directamente de la disponibilidad de presas en el medio.

### AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional el apoyo económico brindado para la realización del presente trabajo. A los programas de becas Estimulo al Desempeño e Investigación (EDI-IPN) y Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del IPN (COFAA-IPN). El primer autor también agradece al Sistema Nacional de Investigadores (SNI-CONACyT). Al proyecto de investigación Institucional SIP-20101025. Al proyecto de investigación SEP-CONACyT 49945: Patrones espacio-temporales y diversidad funcional en las comunidades demersales de Nayarit.

### REFERENCIAS

- Allen, L.G. 1982. Seasonal, abundance, composition, and productivity of the littoral fish assemblage in upper Newport Bay, California. *U. S. Fish. Bull.*, 80: 769-790.
- Allen, L.G. & M.H. Horn. 1975. Abundance, diversity and seasonality of fishes in Colorado Lagoon, Alamitos Bay, California. *Estuar. Coastal Mar. Sci.*, 3: 371-380.
- Ambrose, W. G. Jr. 1984. Role of predatory infauna in structuring marine soft-bottom communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 109-115
- Amundsen, P.A., H.M. Gabler & F.J. Staldivik. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data –modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*, 48: 607-614.
- Armitage, T.M. & W.S. Alevinson. 1980. The diet of the Florida Pompano (*Trachinotus carolinus*) along the east coast of Central Florida. *Florida Scientist*, 43(1): 19-26.
- Bakun, A. 1946. Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946-71. NOAA Tech. Rep. NMFS, SSRF-6711973. 103 p.
- Barry, J.P., M.M. Yoklavich, G.M. Cailliet, D. A. Ambrose & B. S. Antrim. 1996. Trophic ecology of the dominant fishes in Elkhorn Slough, California, 1974-1980. *Estuaries*, 19(1): 115-138.
- Bellinger, J.W. & J.W. Avault, Jr. 1971. Food Habits of Juvenile Pompano, *Trachinotus carolinus*, in Louisiana. *Transactions of the American Fisheries Society*, 100 (3): 486-494.
- Bigg, M.A. & M.A. Perez. 1985. Modified volume: a frequency –volume method to assess marine mammal food habits. 277–283, En: J.R. Beddington, R.J.H. Beverton & D.M. Lavigne (Eds.). *Marine mammals and fisheries*. George Allen & Unwin, London, U.K.
- Bocanegra-Castillo N., L.A. Abitia-Cárdenas, & F. Galván-Magaña. 2000. Espectro alimentario de la berrugata californiana *Menticirrhus undulatus* de Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 26(4): 659-675.
- Caddy, J.F. 1988. A Research strategy in support of stock evaluation of demersals in the Mediterranean Sea, GFCM Technical Consultations on stocks assessment. *FAO Fish. Res.*, 112: 116-126.
- Cailliet, G.M., & J.P., Barry. 1979. Comparison of food array overlap measures useful in fish feeding habit analysis. 67-79, En: SJ, Lipovsky, & CA, Simenstad (eds.) *Fish Food Habit Studies: Proceedings of the 2nd Pacific Northwest Technical Workshop*. Washington Sea Grant Program, University of Washington, Seattle.
- Camacho-Ibar, V.F., J.D. Carriquiry & S.V. Smith. 2003. Nonconservative P and N fluxes and net ecosystem production in San Quintin Bay, Mexico. *Estuaries*, 26: 1220-1237.
- Carlander, K.D. 1997. Handbook of Freshwater Fishery Biology, Iowa State University Press, Ames, IA.
- Castañeda-López, O. & F. Contreras-Espinoza. 2003. El centro de documentación "Ecosistemas Litorales Mexicanos" como herramienta de diagnóstico. *Contactos*, 48: 5-17.

- Chao, L.N. 1995. Sciaenidae. 1427-1518, En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (Ed). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca Pacífico centro-oriental*. Vol. II y III. Vertebrados, parte 2.
- Chao, L.N. & J.A. Musick. 1977. Life history, feeding habits and functional morphology of juvenile sciaenid fishes the York River estuary, Virginia. U. S. *Fish. Bull.*, 75: 657-702.
- Contreras, F. 1985. *Las lagunas costeras mexicanas*. Centro de Ecodesarrollo, Secretaría de Pesca, 236 p.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 726–738.
- Cruz-Escalona, V.H., L.A. Abitia-Cárdenas, L. Campos-Dávila & F. Galván-Magaña. 2000a. Trophic interrelations of the three most abundant fish species from Laguna San Ignacio, Baja California Sur, Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 361–373.
- Cruz-Escalona, V.H., L.A. Abitia-Cardenas, L. Campos-Dávila & F. Galván-Magaña. 2000b. Trophic biology contribution of the slender-spined cat fish *Arius platypogon* (Günther, 1864), in San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Oceanogr.*, 35: 41-47.
- Cruz-Escalona, V.H., M.J. Zetina-Rejón & F. Arreguín-Sánchez. 2007. Analysis of the ecosystem structure of Laguna Alvarado, western Gulf of Mexico, by means of a mass balance model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72: 155-167.
- Cruz-Escalona, V.H. & L. A. Abitia-Cardenas, L.A. 2004. General characteristics of the diet of *Trachinotus paitensis* (Teleostei: Carangidae) from San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 52(1): 139-141
- Danemann, G.D. & J.R. Guzmán-Poo. 1992. Notes on the birds of San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico. *Western Birds*, 23(1): 11-19.
- Danemann, G.D. & J. De La Cruz-Agüero. 1993. Ichthyofauna of San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Marinas*, 19(3): 333-341.
- Darnell, R.M. 1958. Foods habits of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. *Publs. Inst. Mars Sci. Univ. Texas*, 5: 353-416.
- Darnell, R.M. 1961. Trophic spectrum of an estuarine community based on studies of Lake Pontchartrain, Louisiana. *Ecology*, 42: 553-568.
- De La Cruz-Agüero, J. & V. M. Cota-Gómez. 1998. Ichthyofauna of San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico: new records and range extensions. *Ciencias Marinas*, 24 (3): 353-358.
- DeLancey, L.B. 1989. Trophic relationships in the surf zone during the summer at Folly Beach, South Carolina. *J. Coast. Res.*, 5(3): 477-488.
- Desmond, J.S., D.H. Deutschman & J.B. Zedler. 2002. Spatial and temporal variation in estuarine fish and invertebrate assemblages: Analysis of an 11-year dataset. *Estuaries*, 25: 552–570.
- Divita, R., M. Cree & Q.F. Sheridan. 1983. Food of coastal fishes during brown shrimp, *Penaeus aztecus*, migration from Texas Estuaries. *U. S. Fish. Bull.*, 81: 396-404.
- Edgar, G.J. & Shaw, C. 1995. The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia. II. Diets of fishes and trophic relationships between fishes and benthos at Western Port, Victoria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 194: 83-106.



- Farnsworth, J.E. & M.A. Ellison. 1996. Scale-dependent spatial and temporal variability in biogeography of mangrove root epibiont communities. *Ecol. Monogr.*, 66 (1): 45-46.
- Fenn, M.G.P. & D.W. MacDonald. 1995. Use of middens by red foxes: risk reverses rhythms of rats. *Journal of Mammalogy*, 76:130-136.
- Fields, H.M. 1962. Pompanos (*Trachinotus* spp.) of the south Atlantic coast of the United States. *Fish. Bull., U.S.*, 62:189-222.
- Finucane, J. H. 1969. Ecology of the pompano (*Trachinotus carolinus*) and the permit (*Trachinotus falcatus*) in Florida. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 98(3): 478-486.
- Gascon, D. & W.C. Leggett. 1977. Distribution, abundance and resource utilization of littoral zone fishes in response to a nutrient/production gradient in Lake Memphremagog. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34: 1105-1117.
- Gerking, S.D. 1994. *Feeding Ecology of Fish*. San Diego Academic Press, California.
- Gulland, J.A. 1983. *Fish stock assesment*. FAO/Wiley series on food and agriculture, Londres, Inglaterra.
- Hobson, E.S. & J.R. Chess. 1986, Relationships among fishes and their prey in a nearshore sand community of southern California. *Environ. Biol. Fishes*, 17: 201-226.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.*, 93: 145-159.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis -a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17: 411-429.
- Kolmann, M.A. & D.R., Huber. 2009. Scaling of feeding biomechanics in the horn shark *Heterodontus francisci*: Ontogenetic constraints on durophagy. *Zoology*, 112(5): 351-361.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row, Publishers, Nueva York, 550 p.
- Kunz, T.H. 1973. Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. *Journal of Mammalogy*, 54: 14-32.
- Labropoulou, M. & A. Eleftheriou. 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.
- Langton, R.W. 1982. Diet overlap between the Atlantic cod *Gadus morhua*, silver hake, *Merluccius bilinearis* and fifteen other northwest Atlantic finfish. US National Marine Fisheries Service. *Fish. Bull.*, 80: 745-759.
- Lara-Lara, J.R., J.A. Arreola-Lizárraga, L.E. Calderón-Aguilera, V.F. Camacho-Ibar, G. de la Lanza-Espino, A. Escofet-Giansone, M.I. Espejel-Carbajal, M. Guzmán-Arroyo, L.B. Ladah, M. López-Hernández, E.A. Meling-López, P. Moreno-Casasola-Barceló, H. Reyes-Bonilla, E. Ríos-Jara & J.A. Zertuche-González. 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. 109-134, En: *Capital natural de México, Volumen I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México.
- Livingston, R.J. 1982. Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7: 1-12
- Main, L.K. 1985. The influence of prey identity and size on selection of prey for two marine fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 88: 145-152.
- Mathur, D. 1977. Food habits and competitive relationships of the bandfin shiner in Halawakee Creek, Alabama. *Am. Mid. Nat.* 9: 89-100.
- Matthews, W.J. 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. Chapman & Hall.



- Maurer, B.A. 1982. Statistical inference for MacArthur-Levin's niche overlap. *Ecology*, 63: 1712-1719.
- McCormick, M.I. 1995. Fish feeding on mobile benthic invertebrates: influence of spatial variability in habitat associations. *Marine Biology*, 121: 627-638.
- Minello, J.T. & J.R. Zimmerman. 1984. Selection for brown shrimp, *Penaeus aztecus*, as prey by the spotted seatrout *Cynoscion nebulosus*. *Contrib. Mar. Sci.*, 27: 159-167.
- Modde, T. & S.T. Ross. 1981. Seasonality of fishes occupying a surf zone habitat in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull., U.S.*, 78(4): 911-922.
- Moore J. W. & I. A. Moore. 1976. The basis of food selection in flounders, *Platichthys flesus* (L.), in the severn estuary, *J. Fish Biol.*, 9: 139-156.
- Moyle, P. B. & J. J. Coech Jr. 1982. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, 593 p.
- Nakano, S., Y. Kawaguchi, Y. Taniguchi, H. Miyasaka, Y. Shibata, H. Urabe & N. Kuhara. 1999. Selective foraging on terrestrial invertebrates by rainbow trout in a forested headwater stream in northern Japan. *Ecological Research*, 14: 351-360.
- Núñez-López, R.A., M.M. Casas-Váldez, A.C. Mendoza-González & L.E. Mateo-Cid. 1998. Flora ficológica de la laguna San Ignacio, B.C.S., México. *Hidrobiologica* 8(1): 33-42.
- Pattillo, M.E., T.E. Czapla, D.M. Nelson, & M.E. Monaco. 1997. *Distribution and abundance of fishes and invertebrates in Gulf of Mexico estuaries, Volume II: Species life history summaries*. Estuarine Living Marine Resources Report No. 11. National Oceanic and Atmospheric Administration/National Ocean Service Strategic Environmental Assessments Division, Silver Spring, Maryland.
- Pauly, D. 1984. *Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators*. ICLARM Studies and Reviews, Manila, 8, 325 pp.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant & L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. Calif. Dep. Fish and Game, U. S. *Fish Bull.*, 152: 105.
- Platell, M.E., I.C. Potter & K.R. Clarke. 1998. Do the habitats, mouth morphology and diets of the mullids *Upeneichthys stotti* and *U. lineatus* in coastal waters of south-western Australia differ? *J. Fish Biol.*, 52: 398-418.
- Richards, A. 2002. Temporal partitioning and aggression among foragers; modeling the effects of stochasticity and individual state. *Behavioral Ecology*, 13(3): 427-38.
- Ringler, N.H. 1979. Selective predation by drift-feeding brown trout (*Salmo trutta*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 36: 392-403.
- Ross, S.T. 1977. Patterns of resource partitioning in searobins (Pisces:Triglidae). *Copeia*, 3: 561-571.
- Ross, S.T. 1986. Resource repartition in fish assemblages: A review of field studies. *Copeia*, 2: 352-386.
- Sazima, I. 1986. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *J. Fish Biol.*, 29: 53-65.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Sciences* (New York) 185: 27-39.
- Segura-Zarzosa, J.C., L.A. Abitia-Cárdenas & F. Galván-Magaña. 1997. Observations on the feeding habits of the shark *Heterodontus francisci* Girard 1854 (Chondrichthyes: Heterodontidae), in San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Marinas*, 23 (1): 111-128.
- Soares, I. S. H., C. L. D. B. Rossi-Wongtschowski, I.M.C. Alvares, E.Y. Muto & M.A. Gasalla. 1992. Grupos tróficos de peixes demersais da plataforma conti-

- mental interna de Ubatuba, Brasil. I. Chondrichthyes. *Bolm. Inst. Oceanogr.*, 40: 79-85.
- Stouder, D.J., K.L. Fresh & R.J. Feller. 1994. *Theory and Application in Fish Feeding Ecology*. Belle W. Baruch Library in Marine Science 18. Univ. South Carolina Press.
- Summers A.P., R. Ketcham & T. Rowe. 2004. Structure and function of the horn shark (*Heterodontus francisci*) cranium through ontogeny: the development of a hard prey crusher. *J. Morph. hol.*, 260: 1–12.
- Tyler, A.V. 1972. Food resource division among northern marine fishes. *J. Fish Res. Bd. Can.*, 29: 997-1003.
- Vega-Cendejas, M.E. 1998. *Trama trófica de la comunidad nectónica asociada al ecosistema de manglar en el litoral norte de Yucatán*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México. 170 p.
- Wallace R.K. Jr. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 110: 72–76.
- Wetherbee B.M. & E. Cortés. 2004. Food consumption and feeding habits. 225–246, En: Carrier, J.C., J.A. Musick & M.E. Heithaus (Eds). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton.
- Wheeler, K., C.C. Stark & R.W. Heard. 2002. A preliminary study of the summer feeding habits of juvenile Florida pompano (*Trachinotus carolinus*) for open and protected beaches of the northeastern Gulf of Mexico. 660-673, En: *Proceedings of the 53rd Annual Conference of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*.
- Wiens, J.A., J.F. Addicott, T.J. Case, & J.M. Diamond. 1986. Overview: the importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. 145-153, En: J.M. Diamond & T.J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York.
- Winant, C. D. & G. Gutiérrez. 2003. Tidal Dynamics and Residual Circulation in a Well-Mixed Inverse Estuary. *Journal of Physical Oceanography*, 33(7): 1365.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 50: 296–302.
- Yoklavich, M.M., G.M. Caillet, J. Barry, D.A. Ambrose & B.S. Antrim. 1991. Temporal and spatial patterns in abundance and diversity of fish assemblages in Elkhorn Slough, California. *Estuaries*, 14: 465-480.
- Zaret, T.M. & A.S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52: 336-342.