

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



ECOMORFOLOGÍA ALIMENTARIA DE ALGUNAS ESPECIES DE PECES ASOCIADAS A FONDOS BLANDOS

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

JIMENA BOHÓRQUEZ-HERRERA

LA PAZ, B.C.S., MARZO DEL 2009



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 13 del mes de Abril del 2009 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"ECOMORFOLOGÍA ALIMENTARIA DE ALGUNAS ESPECIES DE PECES
ASOCIADAS A FONDOS BLANDOS"

Presentada por el alumno:

BOHÓRQUEZ
Apellido paterno

HERRERA
materno

JIMENA
nombre(s)

Con registro:

A	0	7	0	2	0	0
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA

PRESIDENTE

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

SECRETARIO

MC. FELIX NERIMÉLO BARRERA

SEGUNDO VOCAL

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

TERCER VOCAL

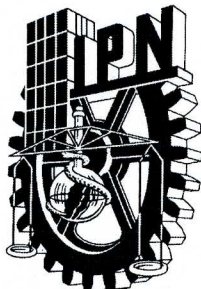
DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 13 del mes Abril del año 2009, el (la) que suscribe BIOL. JIMENA BOHÓRQUEZ HERRERA alumno(a) del

Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A070200 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA y cede los derechos del trabajo titulado:

"ECOMORFOLOGÍA ALIMENTARIA DE ALGUNAS ESPECIES DE PECES

ASOCIADAS A FONDOS BLANDOS"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

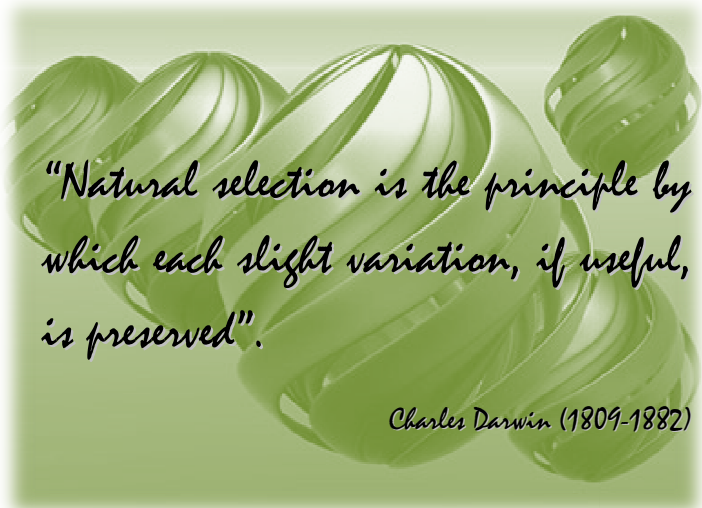
Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: j.bohorquez@gmail.com vescalon@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BIOL. JIMENA BOHÓRQUEZ HERRERA

nombre y firma

ESTE TRABAJO LO DEDICO A AQUELLOS QUE SON
TODO PARA MÍ, A QUIENES DEBO QUIÉN SOY Y
QUIENES SIEMPRE DARÁN CADA PASO JUNTO A MÍ.
A MIS PADRES: BERNARDO Y MYRIAM, Y A MIS
HERMANAS: CAROLINA Y NATALIA, POR
CAMINAR SIEMPRE A MI LADO Y AMARME DE TAN
EXTRAORDINARIA MANERA.



*"Natural selection is the principle by
which each slight variation, if useful,
is preserved".*

Charles Darwin (1809-1882)

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, por su entrega infinita, su extraordinaria sabiduría, su apoyo ilimitado, sus besos y abrazos... no tengo palabras suficientes para agradecer su amor puro y la confianza infinita que tienen en mí.

A mis más hermosas cómplices y amigas; mis hermanas Carolina y Natalia, porque su apoyo, confianza y amor, hacen más fácil alcanzar los sueños y logran que todos los momentos valgan la pena, por sus risas, besos y abrazos.

Al Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona, por la confianza y el apoyo que en todo momento brindó para el desarrollo exitoso de este trabajo. Por involucrarme en esta línea de investigación, por su guía invaluable, por ser un excelente colega y amigo.

Al grupo de Dinámica y Manejo de Ecosistemas Acuáticos del CICIMAR, por creer en mí y acogerme de tan grata manera.

A mi comité evaluador: Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona, Dr. Francisco Arreguín, Dr. José de La Cruz, Dr. Manuel Zetina y el M. en C. Felipe Neri Melo, por sus valiosos aportes en todo el proceso, por que cada una de sus experiencias contribuyó a la realización exitosa de este ejercicio.

Al Dr. Dean Adams de State University of Iowa (Estados Unidos) y al personal del Adams Evolutionary and Theoretical Morphology Lab, M. en C. Chelsea Berns y M. en C. Jim Church; por la maravillosa acogida en su grupo, por sus aportes intelectuales invaluable y por su apoyo y enseñanzas que fueron definitivas para la consecución de este trabajo.

Al M. en C. José Trinidad Nieto, M. en C. Deivis Palacios, M. en C. Arturo Tripp, M. en C. Dana Arizmendi, Biol. Mar. Jessica Navarro y al Ing. Armando Hernández, por su apoyo en los procesos de laboratorio y manejo de datos.

Al Biol. Mar. Marco Medina por su apoyo en la identificación de algunas presas. A la M. en C. Lucía Campos por el apoyo en la identificación de algunas especies de peces.

Al CONACyT por la beca otorgada para la realización de mis estudios de posgrado. Al IPN a través del CICIMAR por la beca PIFI. A los proyectos de investigación que contribuyeron con este ejercicio SIP-IPN 20070370, SEP-CONACyT-J49945-Z, SIP20080484, CONACyT-SEMARNAT 2002-C01-1231, CONACyT-SAGARPA 2003-02-157, CONACyT-SAGARPA S0007-2005-1-12004.

A Ronald David Silva Manjarrés, Andrés Ospina Álvarez y Carlos Julio Polo Silva, por que con cada intervención de ustedes en mi vida me enseñan a ser feliz. A esos grandes amigos y compañeros que encontré en este país, Mao, Shelley, Trini, Deivis, José Manuel, Sarai, Angie,

Daniel² y Rocío; a aquellos que siempre me acompañan desde mi tierra hermosa y otras tierras (Loco, Lucy, Nelson, Oscar B. y Oscar O., Pablo, Leo, Mafe, Javi, Dani, Marce², Kelly, Fabi y muchos más!) y a todos aquellos que no nombro pero que saben bien que quiero mucho; por haberse cruzado en mi camino y hacerme una persona tan afortunada.

A **DIOS** por encima de todo por darme tantos ángeles y bendiciones.

A todos ustedes... **GRACIAS!**

ÍNDICE

GLOSARIO	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	xi
ÍNDICE DE TABLAS	xv
ÍNDICE DE ANEXOS	xvii
RESUMEN	xviii
ABSTRACT	xx
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
3. HIPÓTESIS	9
4. OBJETIVO GENERAL	10
4.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	10
5. ÁREA DE ESTUDIO	11
6. MATERIALES Y MÉTODOS	13
6.1. ANÁLISIS TRÓFICOS	14
6.1.1. GRADO DE DIGESTIÓN Y PORCENTAJE DE LLENADO	14
6.1.2. TAMAÑO DE LA MUESTRA	15
6.1.3. DESCRIPCIÓN DE LA DIETA	16
6.1.4. SIMILITUD TRÓFICA	18
6.2. ANÁLISIS MORFOLÓGICOS	19
6.2.1. DIGITALIZACIÓN DE LAS IMÁGENES Y DEL PROTOCOLO MORFOMÉTRICO	20
6.2.2. MÉTODO DE SUPERPOSICIÓN PROCRUSTES	23
6.2.3. DIFERENCIACIÓN DE FORMAS	28
6.2.4. VISUALIZACIÓN GRÁFICA DE LAS FORMAS	29
6.2. ANÁLISIS DE LA ECOMORFOLOGÍA ALIMENTARIA	29
7. RESULTADOS	31
7.1. ASPECTOS GENERALES	31
7.2. ECOLOGÍA TRÓFICA DE LAS ESPECIES	33
7.2.1. GRADO DE DIGESTIÓN Y PORCENTAJE DE LLENADO	33
7.2.2. DESCRIPCIÓN DE LA DIETA	35

7.2.3. SIMILITUD TRÓFICA	45
7.3. MORFOLOGÍA DE LAS ESPECIES	45
7.3.1. DIFERENCIACIÓN DE FORMAS	47
7.3.2. PLACAS FINAS DE DEFORMACIÓN	49
7.4. ECOMORFOLOGÍA ALIMENTARIA	53
8. DISCUSIÓN	55
9. CONCLUSIONES	73
10. RECOMENDACIONES	77
BIBLIOGRAFÍA	78
ANEXOS	97

GLOSARIO (ϕ)

En este apartado se pretende introducir algunos términos relevantes que se emplean en el presente trabajo. Cada uno presenta sus definiciones con sus respectivas referencias bibliográficas y para evitar confusiones, en algunos casos se presenta también la palabra o frase en la lengua inglesa entre paréntesis y letra cursiva, dado que para muchos de estos, no existe un consenso en su traducción al español. Los terminos a continuación definidos, son señalados en el texto del trabajo utilizando el símbolo “ ϕ ”.

ANÁLISIS PROCRUSTES ORDINARIO (APO): Análisis de las coordenadas de la forma generado por superposición de mínimos cuadrados de las configuraciones de los puntos homólogos para dos objetos.

ANÁLISIS PROCRUSTES GENERALIZADO (APG): Análisis de las coordenadas de la forma generado por superposición de mínimos cuadrados de las configuraciones de los puntos homólogos para más de dos objetos.

CENTROIDE: Concepto que se refiere al centro geométrico de un objeto (lineal, plano ó solido), que no responde a propiedades físicas del material si no solo a la forma, por lo que el centroide nunca cambiará. En caso que el cuerpo tenga un eje de simetría, el centroide generalmente estará ubicado sobre este eje y coincidirá con el centro de gravedad de la forma (Zelditch *et al.* 2004).

COMPETENCIA: En un sentido amplio puede considerarse como la interacción de dos organismos que tratan de obtener un recurso común que puede ser limitante, de manera que cualquier ventaja adicional que consiga uno de ellos, afectará al otro. La competencia generalmente se centra en la obtención del alimento, ya sea por lograr una mayor cantidad del mismo, por utilizarlo de manera más eficiente o por resistir a condiciones adversas que se representan por la falta de alimento. La competencia puede ser por explotación cuando la realización de una actividad por parte de un competidor limita indirectamente el acceso al otro competidor; o puede ser por interferencia, cuando varios organismos inciden sobre un mismo recurso, al mismo tiempo (Margalef, 1980; Odum, 1985)

CONFIGURACIÓN CONSENSO: Corresponde a un grupo de puntos homólogos (coordenadas) que representan la tendencia central de una muestra para el proceso de superposición, la matriz de peso o cualquier otro propósito morfométrico. Generalmente es computada para optimizar alguna medida de ajuste a la muestra completa (Slice *et al.* 1998).

DISEÑO CORPORAL (*FORM*): Siguiendo la propuesta de Castro (1998) y para efectos del presente trabajo, este término será considerado como la configuración externa de cualquier objeto u estructura.

DISTANCIA PROCRUSTES: Es considerada la medida que define la medición en el espacio de forma de Kendall. Corresponde a la raíz cuadrada de la suma de las diferencias al cuadrado entre las posiciones de los puntos homólogos en dos configuraciones optimamente super impuestas (por mínimos cuadrados), al tamaño del centroide.

ECOMORFOLOGÍA: Corresponde al estudio que analiza la relación entre la forma y el papel de las especies en su comunidad (Motta *et al.* 1995 a, b).

ENERGÍA DE TORSIÓN (*BENDING ENERGY*): Es un término prestado metafóricamente de la mecánica de placas finas de metal, para la morfometría. Se considera como la forma cuadrática de una noción metafóricamente razonable de “distancia” en el espacio de ordenación y es minimizada en la construcción de las placas finas de deformación para medir el grado de torsión o hundimiento en el espacio interpolado entre los puntos homólogos. En física este término se refiere a una cantidad real $((g \cdot \text{cm}^2) / \text{seg}^2)$, y su fórmula alterna en morfometría sigue siendo significativa, y considera a la energía de torsión proporcional a la integral de la suma de cuadrados de la segunda derivada del desplazamiento “vertical” (Bookstain, 1991; Slice *et al.* 1998; Slice, 2007).

ESPACIO DE FORMA: Es un espacio en el cual la forma de una figura es representada por un punto sencillo. Con datos colectados en bi-dimensional, este espacio presenta $2p-4$ dimensiones, y en un espacio tri-dimensional consdidera $3p-7$ dimensiones (Slice *et al.* 1998).

ESPACIO DE FORMA DE KENDALL: Es la construcción geométrica fundamental que basa la morfometría geométrica (dada por David Kendall). El espacio de forma de Kendall aporta un juego completo de variables geométricas para análisis de distancias de Procrustes entre grupos arbitrarios de puntos homólogos. Cada punto en este espacio representa la forma de una

configuración de puntos en el espacio euclidiano, después de haberse extraído la información de tamaño, posición y orientación (Slice *et al.* 1998)

FORMA (SHAPE): Para efectos del presente trabajo, se considera como aquellas propiedades geométricas de un objeto que no varían por diferencias en posición, orientación, ni escala (Slice, 2007). Esta palabra se ajusta al término de la palabra inglesa “*shape*”, de la cual no se tiene un término equivalente en el español.

HOMOLOGÍA: Es considerada como un atributo ó característica derivada que comparten dos o más especies, que puede o no haberse modificado y que tiene un ancestro común. En la aplicación de la morfometría geométrica, las variables basadas en homología son las que están asociadas directamente con estructuras particulares que son biológicamente homólogas (Futuyma, 1986; Polly, 2008).

MATRIZ DE PESO: Es una matriz con los valores de las torsiones parciales, con los componentes uniformes, para una muestra de formas; y es computada como la rotación de las coordenadas de forma residuales del Procrustes (Slice *et al.* 1998).

MÉTODO DE PROCRUSTES: Es un término para los métodos de mínimos cuadrados para estimar la varianza en los parámetros de las transformaciones de la similitud Euclidiana. Este método ha tenido muchas transformaciones, siendo el análisis Procrustes ordinario el que actualmente es más utilizado y perfeccionado (Slice *et al.* 1998). El nombre Procrustes o en su traducción al español “estirador” se refiere a un bandido de la mitología griega que daba posada en su casa a viajeros y los acostaba en camas más grandes o más pequeñas que su tamaño, según era el caso; para después matarlos ajustándolos al tamaño de la cama ya fuera alargándolos a martillazos o cortándolos (Sánchez, 2005).

MÍNIMOS CUADRADOS PARCIALES: Es un método estadístico multivariado utilizado para determinar las relaciones entre dos o más grupos de variables medidas en las mismas entidades. En estos se analizan las covarianzas entre los grupos de variables más que optimizar las combinaciones lineales de las variables en varios grupos. Su computo generalmente no incorpora la inversión de las matrices (Slice *et al.* 1998).

MORFOESPACIO (MORPHOSPAC): Los espacios morfométricos son construcciones matemáticas para el arreglo adecuado de los fenotipos, usando una o más variables como criterio de ordenación. Los morfoespacios son utilizados para visualizar de manera

multivariada, similitudes o diferencias del fenotipo, para análisis estadísticos, comparando entre sí los fenotipos, o con variables externas como el ambiente, sexo, edad o geografía, y para generar modelos teóricos fenotípicos (Bookstein, 1991; Dryden y Mardia, 1998; McGhee, 2007, Polly, 2008).

MORFOLOGÍA: En biología, constituye el estudio de las formas de los seres orgánicos y de las modificaciones o transformaciones que experimentan (RAE, 2001).

MORFOLOGÍA FUNCIONAL: Es el estudio que relaciona la forma de las estructuras de los organismos con sus funciones (Alexander, 1988).

MORFOMETRÍA: Es el estudio cuantitativo de las formas de los órganos y de las partes del cuerpo, y examina la tendencia central, variaciones, diferencias y asociaciones de la forma, con factores extrínsecos. Esto lo hace estudiando la variación de la forma y su covariación con otras variables; es decir que su objeto no es la forma en si misma, si no sus asociaciones, causas y efectos (Bookstein, 1991; Castro, 1998; Drayden y Mardia, 1998; RACEFN, 2002; Slice, 2007).

MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA (MG): Técnica morfométrica que analiza la información morfológica basándose en coordenadas correspondientes a puntos homólogos, ubicados sobre las estructuras anatómicas; después de que las diferencias en tamaño, posición y orientación han sido matemáticamente removidas. Esta técnica posee mayores ventajas que las otras metodologías morfométricas, pues a través del análisis se preservan las relaciones geométricas, permitiendo además realizar comparaciones estadísticas de la forma y generar representaciones gráficas de la misma (Rohlf y Slice, 1990; Bookstein, 1991; Rohlf y Marcus, 1993a; Adams y Funk, 1997).

MORFOMETRÍA TRADICIONAL: Técnica morfométrica que considera la aplicación de análisis estadísticos multivariados a variables cuantitativas que generalmente corresponden a medidas lineales (*e.g.* longitud, ancho, altura), aunque también incluye conteos, radios y ángulos. Dado que las distancias lineales están muy correlacionadas con el tamaño de los individuos, esta técnica requiere un elevado esfuerzo matemático para hacer las correcciones de escala y poder analizar por si solas las variables de forma y así elucidar las variaciones en los diseños corporales (Bookstein *et al.* 1985; Adams *et al.* 2004).

PLACA FINA DE DEFORMACIÓN (*THIN PLATE SPLINE*): También conocida como polinomios de placas delgadas ó de torsión, es una herramienta gráfica de visualización de los cambios en la configuración de los puntos homólogos que pueden ser imaginados como deformaciones en un tejido en el cual los puntos homólogos están embebidos. Este tejido, en mecánica se refiere a una placa metálica infinitamente delgada que puede ser estirada o contraída con el fin de minimizar la energía de torsión que se va a relejar biológicamente en las variaciones de forma (Bookstain, 1991; Slice *et al.* 1998; Slice, 2007).

PUNTOS HOMÓLOGOS (*LANDMARKS*): En español hay registrada una variada gama de traducciones a la palabra inglesa “*landmarks*”, dentro de las que podrían destacarse, puntos anatómicos de referencia, hitos morfométricos, marcas, cotas morfométricas, puntos homólogos, entre otros. Para efectos del presente trabajo se utilizará esta última propuesta, con la precaución de que tal como se explica posteriormente, los puntos homólogos de tipo III, no tienen implícito el criterio de homología, pero se agrupan bajo el mismo nombre con el fin de distinguirlo de los semi-puntos deslizantes. Los puntos homólogos son marcas específicas en una forma biológica o imagen de una forma ubicados de acuerdo a una escala (Slice *et al.*, 1998). Estos pueden ser de tres tipos de acuerdo a la clasificación de Bookstein (1991):

TIPO I. También llamados tradicionales o anatómicos; son puntos matemáticos cuya homología de un caso a otro está soportada por evidencia robusta ó significación biológica (*e.g.* parches de histología inusual, patrones de yuxtaposición de un tipo de tejido, intersección de suturas craneanas inserción de aletas).

TIPO II. Son puntos matemáticos cuya homología de un caso a otro está soportada únicamente por evidencia geométrica y no anatómica (*e.g.* cúspide de un diente, centroide o ápice de una estructura).

TIPO III. También son llamados puntos contruídos ó *pseudolandmaks*. Son puntos que caracterizan una región del diseño corporal o la forma general, pues tienen por lo menos una coordenada deficiente (*e.g.* puntos extremos del diámetro máximo del ojo, la zona más profunda de una concavidad). La estructura matemática de los análisis morfométricos, permiten la inclusión de estos puntos, pero la interpretación geométrica o biológica de los mismos debe hacerse con precaución.

RELACIÓN DE ASPECTO (ASPECT RATIO): Se refiere a la proporción entre la anchura y la altura de la aleta caudal de las especies y puede ser correlacionada con su nivel de actividad promedio. Esta formulada de la siguiente manera:

$$A = \frac{h^2}{s}$$

Donde A es la relación de aspecto, h es la altura de la aleta caudal y s se refiere a el área de la superficie de la misma (Froese y Pauly, 2000).

SEMI-PUNTOS DESLIZANTES (SLIDING SEMI-LANDMARKS): Los semi-puntos deslizantes son definidos por estructuras biológicas para describir una curva que borde la forma analizada. Este tipo de marcas fueron desarrolladas después de la categorización de Bookstein de los puntos homólogos, por lo que en realidad su concepto no está incluido en ninguna de las tres categorías (Adams *et al.* 2004; Adams *com. pers.*). Estos puntos son analizados bajo el mismo procedimiento matemático de Procrustes que los puntos homólogos, con la diferencia que pueden cambiar su posición en el espacio sobre las curvas con el fin de minimizar su energía y de esta manera aportan información únicamente en la dirección perpendicular de la curva (Perez *et al.* 2006).

TAMAÑO DEL CENTROIDE: Es una medida de tamaño usada para escalar una configuración de puntos homólogos, de modo que puedan ser graficados en un punto de espacio de forma de Kendall. Se usa en MG por que es poco correlacionado con cada variable de forma cuando los puntos homólogos están distribuidos alrededor de las posiciones medias por error independiente de la misma pequeña varianza hacia cada punto y en cada dirección. Es calculado como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de un grupo de puntos homólogos a su centroide.

TORSIONES PARCIALES (PARTIAL WARPS): Son estructuras auxiliares para la interpretación de los cambios de forma y de la variación de la forma en grupos de puntos homólogos. Las torsiones parciales son consideradas como proyecciones o sombras de las torsiones principales (Slice *et al.* 1998)

TORSIONES PRINCIPALES (PRINCIPAL WARPS): Son funciones eigen de la matriz de energía de torsión interpretada como superficies con torsión (placa fina de deformación) sobre la fotografía de la configuración original de puntos homólogos. Este método expresa las

diferencias entre puntos homólogos como la energía necesaria para deformar una lámina metálica infinitamente delgada (ver energía de torsión) (Castro, 1998; Slice *et al.* 1998).

TORSIONES RELATIVAS (*RELATIVE WARPS*): Las torsiones relativas (TR) corresponden a los ejes de los componentes principales (CP) en un espacio multivariado y se refieren a las variaciones principales ponderadas inversamente de la matriz de la energía de torsión, definida por una configuración de puntos homólogos de referencia. Estos son equivalentes a la rotación de los residuales del análisis Procrustes alrededor de la configuración media. Para las torsiones relativas no uniformes, los coeficientes para la rotación son las torsiones principales, aplicadas primero a las coordenadas *X* de los residuales del análisis Procrustes, y después de las coordenadas *Y* y *Z* (en caso de datos en tres dimensiones) (Slice *et al.* 1998; Rohlf, 2004).

VARIABLES DE FORMA: Se refiere a cualquier medida de la geometría de una forma biológica o de la imagen de una forma, que no varía bajo condiciones similares como traslación, rotación o cambios geométricos de escala (Slice *et al.* 1998).

SOFTWARES:

TPSDIG2: Software que permite digitalizar puntos y contornos desde archivos de imágenes, escáneres o videos. El archivo de salida es formato ASCII, por lo que puede ser convertido a otros formatos que puedan ser reconocidos por otros softwares. Versión 2.12 © producida y actualizada por Rohlf (2008 a).

TPSRELW: Software que facilita el análisis de la variación de la forma con base en los datos de los puntos homólogos. El programa está diseñado para desarrollar el equivalente a un análisis de componentes principales (ACP) de la variación de los especímenes en una misma muestra. La variación de las coordenadas *x*, *y* que reconoce el programa son expresadas en términos de “variaciones relativas” (*relative warps*). Siglas del nombre dadas por su traducción del inglés: *Relative Warp Analysis*. Versión 1.46 © producida y actualizada por Rohlf (2008 b).

TPSSPLIN: Software que permite comparar pares de especímenes visualizando las cuadrículas de transformación (*s.l.* D’arcy Thompson), basándose en las placas finas de deformación. Siglas del nombre dadas por su traducción del inglés: *Thin-Plate Spline*. Versión 1.20 © producida y actualizada por Rohlf (2004).

TPSUTIL: Software con varias utilidades dentro de las que se pueden destacar: crear un archivo TPS a partir de archivos de imágenes; mezclar el orden de las imágenes de un archivo TPS para minimizar el sesgo en el momento de la digitalización de las ubicaciones de los puntos homólogos, y restaurar este orden, previo a los análisis estadísticos; combinar varios archivos TPS; convertir archivos en formato TPS y NTS a formato NTS, M o CSV. Así mismo también incluye editores gráficos que permiten dibujar los puntos homólogos deslizantes y los archivos de las conexiones entre puntos, convertir contornos y puntos sobre curvas en puntos homólogos, entre otras funciones. Versión 1.41 © producida y actualizada por Rohlf (2008 c).

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio en la plataforma continental de Nayarit (Pacífico mexicano). Las zonas sombreadas corresponden a los lugares donde se realizaron las capturas y los números, a algunas zonas de referencia: 1. Boca de Teacapan; 2. Isla Maria Isabelita; 3. Bahía de Matanchén; 4. Ensenada Chacala; 5. Ensenada El Toro; 6. Bahía Banderas.	11
Figura 2. Método de visualización gráfica para el análisis de la dieta. D: Presas dominantes, R: Presas raras, G: Dieta generalista, E: Dieta especialista.	17
Figura 3. Esquema de <i>Lutjanus guttatus</i> mostrando la posición de los 13 puntos homólogos (borde negro) y los 16 semi-puntos deslizantes (borde rojo).	22
Figura 4. Esquema del proceso de traslación en el análisis Procrustes.	24
Figura 5. Esquema del proceso de escalamiento en el análisis Procrustes.	25
Figura 6. Esquema del proceso de rotación en el análisis Procrustes.	25
Figura 7. Diagrama que muestra la forma en que opera el criterio de mínima energía de torsión para el procedimiento de ajuste, en donde los semi-puntos se deslizan a lo largo de una línea tangente (a) y se proyectan sobre la línea después del paso de relajación (b)	26
Figura 8. Prospección de las especies a analizar con base a los criterios del número de estómagos vacíos y llenos.	31
Figura 9. Cronología alimentaria. 1) Figuras del bloque izquierdo representan el porcentaje de llenado de los estómagos, 2) figuras del bloque derecho representan el grado de digestión del contenido estomacal. A. <i>C. robalito</i> , B. <i>S. peruviana</i> , C. <i>L. guttatus</i> , D. <i>O. chaldeus</i> , E. <i>P. opercularis</i> , F. <i>P. panamensis</i> y G. <i>P. grandisquamis</i> .	34
Figura 10. Gráficas en tres dimensiones que relacionan los tres índices de alimentación (numérico, peso y frecuencia de aparición) para cada una de las especies; a. <i>Centropomus robalito</i> , b. <i>Selene peruviana</i> , c. <i>Lutjanus guttatus</i> , d. <i>Orthopristis chaldeus</i> , e. <i>Pomadasys panamensis</i> , f. <i>Polydactylus opercularis</i> , g. <i>Pseudupeneus grandisquamis</i> . Los otros ítems señalados por un círculo, se refiere a las presas raras cuyo detalle se presenta en los anexos 3, 4 y 5.	36

Figura 11. Análisis de coordenadas principales para la matriz trófica basada en la información gravimétrica (izquierda) y numérica (derecha) de las presas.	38
Figura 12. Ajuste del modelo polinomial a la información proveniente del ACoP para la matriz trófica gravimétrica (izquierda) y numérica (derecha).	39
Figura 13. Análisis de agrupaciones de similitud trófica entre las especies con base en el índice de frecuencia de aparición.	41
Figura 14. Composición de presas para <i>Pomadasys panamensis</i> en grandes grupos (izquierda) y con los ítems presa detallados de los crustáceos (derecha) de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.	42
Figura 15. Composición de presas para <i>Pseudupeneus grandisquamis</i> en grandes grupos (izquierda) y con los ítems presa detallados de los crustáceos (derecha) de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.	42
Figura 16. Composición de presas para <i>Centropomus robalito</i> en grandes grupos (izquierda) y con los ítems presa detallados de los crustáceos (derecha) de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.	42
Figura 17. Composición de presas para <i>Polydactylus opercularis</i> en grandes grupos (izquierda) y con los ítems presa detallados de los crustáceos (derecha) y teleósteos (izquierda), de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.	43
Figura 18. Composición de presas para <i>Lutjanus guttatus</i> en grandes grupos (centro) y con los ítems presa detallados de los crustáceos (derecha) y teleósteos (izquierda), de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.	43
Figura 19. Composición de presas para <i>Selene peruviana</i> en grandes grupos (izquierda) y con los ítems presa detallados de los teleósteos (derecha), de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.	44
Figura 20. Composición de presas para <i>Orthopristis chalceus</i> en grandes grupos (centro) y con los ítems presa detallados de los equinodermos (izquierda) y teleósteos (derecha), de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.	44
Figura 21. Gremios alimentarios encontrados para las siete especies de peces analizadas teniendo como base la frecuencia de aparición de las mismas.	45
Figura 22. Análisis de componentes principales de la información morfométrica de las siete especies de estudio, con sus respectivas placas finas de deformación.	48

Figura 23. Torsiones relativas máximas positivas y negativas de los dos principales ejes de variación de la forma. Centro: configuración consenso; izquierda y derecha: torsiones relativas máximas negativa y positiva del primer eje de variación; superior e inferior: torsiones relativas máximas positiva y negativa del segundo eje de variación. **49**

Figura 24. Placas finas de deformación con sus vectores de variación con respecto a la configuración consenso. **51**

Figura 25. Regresión lineal que muestra la asociación entre las variables morfológicas y las variables tróficas (con base en la matriz gravimétrica) de las siete especies analizadas. Las variables corresponden a las distancias euclidianas entre cada pareja de especies. **54**

Figura 26. Regresión lineal que muestra la asociación entre las variables morfológicas y las variables tróficas (con base en la matriz numérica) de las siete especies analizadas. Las variables corresponden a las distancias euclidianas entre cada pareja de especies. **54**

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características de los cuatro grados de digestión utilizados para catalogar las presas.	15
Tabla 2. Descripción de los 16 puntos homólogos y 13 semi-puntos deslizantes digitalizados en las imágenes de los peces analizados.	23
Tabla 3. Captura por Unidad de Esfuerzo total (CPUE) de las especies en estudio.	32
Tabla 4. Resultados de la prueba de Mantel para las comparaciones entre las matrices de distancia de la información trófica resultante de los análisis de coordenadas principales y los valores de los modelos polinomiales ajustados.	39
Tabla 5. Resultados del análisis de varianza multivariado no paramétrico general, basada en la matriz trófica gravimétrica.	40
Tabla 6. Resultados del análisis de varianza multivariado no paramétrico general, basada en la matriz trófica numérica.	40
Tabla 7. Información resultante del análisis de varianza multivariado no paramétrico para cada combinación de especies basada en la matriz gravimétrica. La parte superior de la diagonal corresponde a los valores de F, mientras que la inferior son los niveles de significancia de cada una de las comparaciones. Los valores en negritas corresponden a aquellos que no presentan diferencias estadísticamente significativas.	40
Tabla 8. Información resultante del análisis de varianza multivariado no paramétrico para cada combinación de especies basada en la matriz numérica. La parte superior de la diagonal corresponde a los valores de F, mientras que la inferior son los niveles de significancia de cada una de las comparaciones. Los valores en negritas corresponden a aquellos que no presentan diferencias estadísticamente significativas.	41
Tabla 9. Número de fotografías analizadas para cada una de las especies estudiadas.	46
Tabla 10. Resultados de la prueba de Mantel y la regresión lineal para la comparación de matrices de coordenadas de la forma, incluyendo y excluyendo a <i>S. peruviana</i> .	46

Tabla 11. Resultados del análisis de varianza multivariado basado en la información morfométrica de las especies. 47

Tabla 12. Matriz de distancia euclidiana significativa basada en la información morfométrica, entre cada par de especies. Los valores sombreados corresponden a aquellas especies sin diferencias significativas entre sí. 47

Tabla 13. Resultados de la prueba de Mantel y la regresión lineal para la relación de matrices de la información morfométrica y trófica (con base en la matriz numérica). 53

Tabla 14. Resultados de la prueba de Mantel y la regresión lineal para la relación de matrices de la información morfométrica y trófica (con base en la matriz gravimétrica). 53

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Especificaciones técnicas de las redes de arrastre de la embarcación tipo Florida empleada en el presente estudio.	97
Anexo 2. Clasificación taxonómica de las siete especies analizadas en el presente estudio siguiendo la clasificación propuesta por Nelson (2006).	98
Anexo 3. Curvas de diversidad media acumulada (<i>bits(individuo)</i>) y el respectivo coeficiente de variación (C.V.), para las siete especies con la dieta caracterizada.	99
Anexo 4. Mapas de distribución y abundancia relativa de las capturas de las siete especies analizadas en el presente estudio.	103
Anexo 5. Valores del porcentaje de la frecuencia de aparición (%FA) de las presas en la dieta de las especies estudiadas	107
Anexo 6. Valores del porcentaje gravimétrico (%P) de las presas en la dieta de las especies estudiadas.	106
Anexo 7. Valores del porcentaje numérico (%N) de las presas en la dieta de las especies estudiadas.	107

RESUMEN

La ecomorfología es la disciplina que estudia la interacción entre la diversidad morfológica y la ecológica, explicando los mecanismos por los cuales las variaciones morfológicas entre individuos resultan en diferencias funcionales y de desempeño. En este trabajo se analiza la ecomorfología alimentaria de algunas especies de peces asociadas a los fondos blandos de la plataforma continental de Nayarit, capturados incidentalmente en la pesca de arrastre camaronero durante la temporada 2006-2007. Los análisis se desarrollaron con siete especies que tenían una adecuada identificación taxonómica, la dieta completamente caracterizada y que fueron comparables bajo el mismo protocolo morfométrico (*Selene peruviana*, *Lutjanus guttatus*, *Orthopristis chalceus*, *Pomadasys panamensis*, *Centropomus robalito*, *Pseudupeneus grandisquamis* y *Polydactylus opercularis*). Se analizó el espectro trófico mediante los índices numérico, gravimétrico y de frecuencia de aparición, y mediante la aplicación de algunas herramientas estadísticas y técnicas de ordenación; de esta manera fue posible identificar varios grupos de especies que compartían espectros tróficos similares dentro de los cuales pueden contarse a individuos ictiófagos, carcinófagos-ictiófagos, carcinófagos y omnívoros. La morfología de las especies fue analizada mediante el empleo de la técnica de morfometría geométrica la cual permite extraer la información de la forma del pez, manteniendo las relaciones geométricas de la misma, y facilita la interpretación de los resultados mediante la observación de las variaciones de manera gráfica. Para esto también se utilizaron algunas herramientas estadísticas y técnicas de ordenación, obteniendo que las especies analizadas pertenecientes a las familias Lutjanidae y Haemulidae no tienen diferencias significativas en su forma, y que las variaciones en las otras especies están dadas principalmente por la longitud y altura del cuerpo, la altura del pedúnculo caudal y el punto de inserción anterior de la aleta anal. La ecomorfología alimentaria de las especies mostró como los morfotipos más cercanos a la torsión relativa máxima negativa $[(-)TR_1]$, se asocian a presas con mayor capacidad de nado (Engraulidae), mientras que aquellos parecidos a la torsión relativa máxima positiva $[(+)TR_1]$ se asocian a presas cuyo escape se desarrolla de manera rápida (crustáceos). La ecomorfología alimentaria estudiada en estas especies, indica que tanto el ambiente, como la disponibilidad de recursos, permiten a estos individuos hacer uso de las variaciones morfológicas que han adquirido durante su historia evolutiva.

ABSTRACT

Ecomorphology is a discipline that studies the interactions between morphological and ecological diversity, and explains how individual morphological variation will lead to functional and performance differences. In this study, we analyze the trophic ecomorphology of some fishes species captured as by-catch in the shrimp trawl fishery associated with the soft bottoms of the Nayarit continental shelf during the 2006-2007 fishing season. We used seven species that had taxonomical identification, the diet characterized and were comparable using the same morphometric protocol (*Selene peruviana*, *Lutjanus guttatus*, *Orthopristis chalceus*, *Pomadasys panamensis*, *Centropomus robalito*, *Pseudupeneus grandisquamis* and *Polydactylus opercularis*). The trophic spectrum was analyzed by the numerical, gravimetric and occurrence frequency indices, as well as statistical tools and ordination techniques; identifying some species groups that share similar trophic spectrums: ichthyophagous, carcino-ichthyophagous, carcinophagous and omnivorous. These species's morphology was analyzed using a geometric morphometric technique which allows extraction of shape information, keeping the geometric relations of the fishes shape, and enhances the results with graphical visualization and interpretation of the morphological variation. Other statistical and ordination techniques were also used, showing that Lutjanidae and Haemulidae species did not present significant differences in their shape, while patterns of variation in other species were seen in body length and height, caudal peduncle height and the anal fin anterior insertion point. The trophic ecomorphology of these species showed that the morpho-types that were closer to the maximum negative relative warp $[(-)TR_1]$, are associated with prey that have high speed swimming ability (Engraulidae), whereas those more similar to the maximum positive relative warp $[(+)TR_1]$ are associated with fast escape prey (crustacean). The trophic ecomorphology studied for this species, indicates that weather and availability of resources allows these individuals to use the morphological variations that they have acquired during their evolutionary history.

1. INTRODUCCIÓN

Compilaciones científicas actuales reportan cerca de 30,000 especies de peces, equivalentes a más del 50 % de los vertebrados existentes en el planeta. Esta riqueza de especies deriva en una gran diversidad de formas y en la cantidad de hábitats y conductas biológicas que determinan directamente el desempeño de los organismos, sobre el funcionamiento de los ecosistemas. Este desempeño, que es definido como la habilidad de los organismos y sus estructuras para llevar a cabo una función específica (Koehl, 1996), es el vínculo crucial entre el fenotipo de las especies y su éxito ecológico.

El fenotipo (la forma) de un organismo puede explicarse por la interacción de tres factores, el primero es la herencia filogenética o evolutiva, el segundo son sus mecanismos estructurales ya sean de desarrollo o morfogenéticos, y la tercera es la morfología funcional (Sälgeback, 2006). Esta última, permite relacionar la forma de las estructuras de los organismos con sus funciones, de modo que pueda interpretarse cómo la selección natural ha favorecido diseños particulares que funcionan mejor que los alternos (Alexander, 1988). A partir de ella, nace la morfología ecológica ó ecomorfología, la cual considera la relación entre la forma y el papel de las especies en su comunidad (Motta *et al.* 1995 a, b); pretendiendo entender cómo la variación morfológica existente entre individuos, poblaciones, especies y taxa mayores, deriva en una variación correspondiente que se representa en la ecología (Leisler y Winkle, 1985). De esta manera, este tipo de herramientas mecanísticas (morfología funcional y ecomorfología) ayudan a entender como las funciones dependen de las formas biológicas y permiten interpretar de una manera más completa los patrones de uso de los recursos (*e.g.* espacio, alimento, pareja, *etc.*) (Koehl, 1996).

La trofodinámica representa uno de los principales aspectos del funcionamiento de los ecosistemas (Pauly *et al.* 1998, 2000), por lo que entender los factores que determinan la dinámica trófica de los peces y su relación con la morfología, contribuye a la comprensión del papel ecológico que desempeñan estos individuos en los sistemas en que se encuentran. Dada la enorme variedad de tipos de presas disponibles para los peces, el funcionamiento en la alimentación (definido por la forma y el desempeño de los mismos) establece límites discretos

en lo que puede ingerir, definiendo además lugares preferentes de alimentación. Es por esto que un acoplamiento causal entre la morfología funcional de los mecanismos de alimentación de los peces con respecto a las presas de las que se alimentan, es determinado tanto por las relaciones entre el fenotipo y el desempeño alimenticio, así como por el papel de este último al formar patrones de uso de las presas (Mittelbach *et al.* 1999; Motta *et al.* 1995b). Entendiendo entonces, que la diversidad en los mecanismos de alimentación tiene un efecto sobre otros componentes en la ecología de los peces, se considera que los patrones de los recursos-explotables y disponibles, pueden desempeñar un papel causal en la distribución y abundancia de los peces (Wainwright, 1996, Costa y Cataudella, 2007).

La morfología ecológica que pretende entender la relación entre la morfología y la anatomía funcional, con la ecología de las especies, es considerada como uno de los campos más fértiles de la ictiología. La ecomorfología alimentaria específicamente, se basa en el supuesto que la morfología estructural de las especies, determina como mínimo una parte de la ecología alimentaria, por lo que se supone una correlación entre las características morfológicas de las especies y las presas que consumen (Zárate-Hernández *et al.* 2007). Los estudios tróficos por su parte, buscan conocer cuáles y cuantos organismos forman parte de la dieta de un pez definiendo así, sus hábitos de alimentación; donde y cuando se alimentan, con el fin de determinar hábitats y épocas de alimentación y los mecanismos por medio de los cuales cada individuo adquiere su alimento, siendo justamente el tema que la ecomorfología trata de explicar.

La comparación de las formas anatómicas de los organismos ha sido un elemento central de la biología, puesto que históricamente, la clasificación taxonómica y el entendimiento de la diversidad biológica, se han basado en la descripción de los fenotipos (Bumpus, 1898, Adams *et al.* 2004). Por otra parte, en las últimas décadas se ha incrementado el interés por estudiar la ecología trófica de especies coexistentes y se ha observado que los peces diversifican su dieta hacia diferentes tipos y/o tallas de organismos (Hyslop, 1980; Golani y Galil, 1991). Es así cómo se ha evidenciado que los rasgos morfológicos de las especies, como el diseño corporal, los tipos de aletas y las dimensiones de las mismas, permiten inferir sus nichos tróficos y se convierten en buenos indicadores de las preferencias del hábitat y el comportamiento

locomotor de los mismos (Zárate-Hernández *et al.* 2007). De esta manera y teniendo en cuenta que la ecomorfología emplea la relación entre la forma, el desempeño y la ecología de los organismos para caracterizar su función en el medio (Steneck y Dethier, 1994); la segregación trófica de las especies se ha relacionado con la morfología y la habilidad de las especies para capturar cierto tipo de presas (Labropoulou *et al.* 1997).

De esta manera, este trabajo pretende describir la relación que existe entre la morfología y los hábitos alimentarios de algunas especies de peces óseos asociados a los fondos blandos de la plataforma continental de Nayarit, con la finalidad de comprender la diversidad funcional de este grupo de especies dentro del ecosistema e incrementar nuestra capacidad para hacer extrapolación a otros sistemas para los cuales poseemos información limitada.

2. ANTECEDENTES

La ecología trófica de los peces es un tema cuyos inicios se remontan al siglo antepasado con análisis muy básicos de composición de alimento, de los cuales derivó la introducción del concepto de redes tróficas (*e.g.* Forbes, 1878; Blegvad, 1916; Joubin y Roule, 1916; Petersen, 1918). Algunas décadas más tarde los estudios se enfocaron a las especies pesqueras, desarrollándose los primeros modelos de depredador-presa, así como algunos progresos teóricos en relación a la biología pesquera (*e.g.* Hardy, 1924; Volterra, 1928; Russel, 1931; Legendre, 1934; Graham, 1935; Bouxin y Legendre, 1936). Posteriormente nuevas perspectivas que tienen en cuenta el gasto energético en la selectividad alimentaria fueron introducidas, y con ellas conceptos relevantes como la teoría del forrajeo óptimo y la eficiencia trófica (*e.g.* Bakov, 1935; Hess y Swarz, 1941; Lindeman, 1942) (Gasalla y Soares, 2001).

Hacia la década de 1950, los problemas ambientales provocaron que la ecología tomará mayor importancia dando paso al trabajo formal de estudios de ecología trófica de peces, mediante el análisis de modelos de dinámica de sistemas explotados como la pesca (*e.g.* Beverton y Holt, 1957; Ricker, 1958). Las propuestas de grandes pensadores en la historia de la ecología (*e.g.* Margalef, 1956, 1968; Odum y Odum, 1955; Hutchinson, 1959; Hairston *et al.* 1960) produjeron el desarrollo de numerosos estudios sobre las relaciones depredador-presa (*e.g.* Yasuda, 1960; Andersen y Knudsen, 1965; Holden, 1965; Jensen, 1966; Lishev y Urzars, 1967; Gulland, 1968; von Bertalanffy, 1968); desencadenando un alto volumen de aportes y publicaciones de temas relacionados con la ecología trófica, entre los cuales se analizaron redes tróficas, revisiones de métodos e índices, mecanismos de repartición de recursos, grupos funcionales, unidades, posiciones y estatus tróficos y modelación de cadenas tróficas (*e.g.* Gallopin, 1972; MacArthur, 1972; Odum y Heald, 1972; Smith y Tyler, 1972; Carr y Adams, 1973; Schoener, 1974; Colwell y Fuentes, 1975; Haspenheide, 1975; Hobson y Chess, 1976; Pielou, 1977; Yañez-Arancibia y Nugent, 1977; Cohen, 1978; Yañez-Arancibia, 1978; Clepper, 1979; Edwards y Bowman, 1979). En razón a lo anterior, la ciencia ecológica y pesquera dio un énfasis multiespecífico al entendimiento de los ecosistemas, determinando que la repartición de los recursos alimenticios en los peces es esencial para la coexistencia de

las especies (*e.g.* Livingston, 1986; Smith *et al.* 1984; Bouchon-Navarro, 1986; Harmelin-Vivien *et al.* 1989).

Con respecto a la disciplina que estudia la forma de los organismos (morfología), puede notarse que ha sido empleada históricamente para la descripción taxonómica de las especies y para el entendimiento de la diversidad biológica. El análisis cuantitativo morfométrico tal como lo plantea Adams *et al.* (2004), tuvo sus inicios el siglo antepasado con el estudio de Bumpus (1898) quién trabajo mediciones sencillas entre uno o más rasgos de los organismos. La evolución de esta línea de investigación se basó en el subsecuente desarrollo de métodos estadísticos (*e.g.* Pearson, 1895; Fisher, 1935; Pearson, 1901; Hotelling, 1933), que produjeron la aparición de la morfometría tradicional o multivariada, la cual se basa en la toma de distancias lineales, además de algunas cualidades merísticas. Sin embargo, ciertas limitaciones de esta técnica incentivaron el desarrollo subsiguiente de la morfometría geométrica (MG)^º (Rohlf y Marcus, 1993a), la cual es una técnica que no solo analiza la forma sin tener en cuenta la información de posición, escala y orientación; si no que además mantiene las relaciones geométricas de los objetos analizados y permite generar representaciones gráficas de los análisis (Rohlf y Slice, 1990; Bookstein, 1991; Rohlf y Marcus, 1993a; Adams y Funk, 1997). Por medio de esta última metodología se han incrementado apreciablemente los trabajos que analizan la morfología de las estructuras, representados principalmente los que emplean marcas homólogas; sin embargo, el desarrollo reciente de semi-marcas homólogas deslizantes, ha permitido que las áreas curvas de las estructuras, también puedan ser registradas de manera robusta al analizar la forma de las estructuras u objetos (Monteiro *et al.* 2004).

Algunos autores consideran que la relación entre la morfología de los organismos con su medio ambiente empezó a ser mencionada en los escritos de Aristóteles, a quien muchos consideran el padre de la zoología; así como en el libro hindú “*Sursuta-Samita*” en donde se describió la relación entre la forma del cuerpo y el hábitat de algunos peces de agua dulce (Lindsey, 1978). Sin embargo, los fundamentos teóricos de la ecomorfología fueron descritos por Darwin (2006) en su libro “El origen de las especies”, dentro del cual vale la pena recalcar

^º *vid.* glosario.

una de sus célebres frases: “*Natural selection is the principle by which each slight variation, if useful, is preserved*” (“*La selección natural es el principio por el cual, cada pequeña variación, si es útil es preservada*”). Después de casi un siglo, se publicó el concepto de “*Lebensform*” (en su lengua alemana original), que significa “*la forma de la vida*”; el cual considera que las similitudes en las construcciones morfológicas son atribuidas a las restricciones impuestas por ambientes similares, incluso en grupos taxonómicos distintos (Motta *et al.* 1995b). Sólo fue hasta los inicios de la década de 1950, que Van der Klaauw, definió la morfología ecológica como la relación entre la estructura de un organismo y su medio ambiente, mientras que en la década siguiente Bock y von Wahlert (1965) propusieron algunas guías para estudiar las adaptaciones, diferenciando además los conceptos de función y rol biológico (Goldschmid y Kotrschal, 1989; Bock, 1990, Motta *et al.* 1995b).

La ecomorfología moderna se ha beneficiado significativamente por las aproximaciones cuantitativas y experimentales que en las últimas décadas se han desarrollado; así mismo, se ha enriquecido paulatinamente de otras disciplinas como la biología evolutiva, el comportamiento animal, la fisiología animal y la biomecánica. Motta *et al.* (1995b) consideran que los estudios ecomorfológicos modernos fueron encabezados por dos grandes grupos de investigación, el primero integrado por los países que en sus orígenes conformaron la Unión Soviética, además de Checoslovaquia, Polonia y los Países Bajos; mientras que el segundo está encabezado por Estados Unidos (Motta *et al.* 1995b). La estrategia de investigación del primer grupo que es deductiva por naturaleza, ha sido denominada por algunos autores como ultramecanística; siendo la base de esta aproximación la modelación de los óptimos para la generación de hipótesis. Los modelos consideran que la ganancia energética óptima se da cuando los sistemas anatómicos y funcionales se desempeñan con las mayores eficiencias posibles. Estados Unidos por su parte ha enfocado sus esfuerzos en una aproximación inductiva y comparativa, en la cual muchos caracteres morfológicos y ecológicos se analizan con la finalidad de inferir patrones relevantes de correlación. Ambas estrategias han tenido grandes aportes, pero en los dos casos hay consideraciones que deben tenerse en cuenta para la determinación de conclusiones finales (Motta *et al.* 1995b).

Es así como se refleja el interés de vincular la forma y la función en las especies, dentro de las cuales, los peces tienen una elevada diversidad morfológica y ecológica por lo que son considerados un grupo de estudio muy atractivo para resolver cuestiones ecomorfológicas. En razón a esto, numerosos trabajos han enfocado sus esfuerzos en relacionar su forma con sus funciones en la ecología por medio de análisis robustos de la morfología de los individuos (*e.g.* Gosline, 1971; Gatz, 1979, 1981; Webb, 1984; Wainwright y Richard, 1995), dentro de los cuales se han considerado aspectos como la ecología alimentaria, los estilos de nado y el uso del hábitat (*e.g.* Keast y Webb, 1966; Gatz, 1979, 1981; Page y Swofford, 1984; Motta *et al.* 1995a; Adite y Winemiller, 1997; Costa y Cataudella, 2007). A su vez estos análisis han resultado de gran utilidad en la determinación genética de estructuras y sus respectivas funciones en cada organismo, así como han permitido hacer inferencias de los diseños corporales teniendo en cuenta aspectos abióticos como la luz o la oscuridad, e incluso han incursionado en las ciencias pesqueras para la identificación de stocks pesqueros (*e.g.* Cadrin, 2000; Albertson *et al.* 2003; Pulcini *et al.* 2008).

Específicamente, la relación entre la morfología y la función alimentaria de estos individuos ha sido bien descrita por múltiples estudios que revelan relaciones positivas y muy significativas entre la alimentación de las especies y sus formas (*e.g.* Caldecutt y Adams, 1998; Grubich, J. 2003; Dean *et al.* 2007; Frederich *et al.* 2008; Konow *et al.* 2008); sin embargo, otros estudios muestran poca o nula relación entre las variables morfológicas y la alimentación de algunas especies de peces, justificando que por lo general predomina la influencia histórica o filogenética de las especies, más que la funcionalidad de la alimentación, principalmente cuando el análisis envuelve comparaciones entre distintas familias (*e.g.* Labropoulou y Markakis, 1998; Bellwood *et al.* 2006). Collar y Wainwright (2006) consideran que esta falta de relación es generada por que muchas funciones tienen complejas bases morfológicas con asociaciones débiles, por lo que para detectar las relaciones entre la morfología y su funcionalidad, es necesario considerar la mayor cantidad de variables, puesto que formas alternativas múltiples pueden producir la misma propiedad mecánica.

La ecomorfolología es una disciplina que ha sido poco desarrollada en México, restringiéndose los pocos estudios a la relación entre la morfología de las especies y su alimentación. Ninguno

de los registros encontrados evidencia procedimientos matemáticos para estimar esta relación puesto que la información trófica es derivada de literatura. Los procedimientos de los análisis morfológicos por su parte en algunos casos son netamente descriptivos (*e.g.* Zarate *et al.* 2007), mientras que otros si emplean métodos de mayor robustez como la MG para determinar la forma de las especies (*e.g.* Rodríguez, 2007).

3. HIPÓTESIS

Las características morfológicas y de comportamiento de un organismo definen su nicho ecológico potencial y son expresadas en relación a los recursos disponibles en el ambiente; por lo que puede notarse una correlación entre la morfología, las funciones, desempeños y comportamientos de las especies, definidos por su historia evolutiva. La alimentación es uno de los procesos más relevantes en la historia de vida de las especies y la morfología de los organismos determina en gran medida los recursos alimenticios que pueden explotar. De esta manera, en este ejercicio se espera que la forma del cuerpo de los peces asociados a fondos blandos, en términos de su configuración geométrica se correlacione con el tipo de alimento consumido.

4. OBJETIVO

Describir la ecomorfología alimentaria de un grupo de especies de peces, asociadas a los fondos blandos de la plataforma continental de Nayarit (Pacífico mexicano), mediante la identificación de los caracteres morfológicos del cuerpo de los individuos que son indicadores de la ecología trófica de los mismos.

4.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analizar la composición de la dieta de cada especie.
- Determinar las semejanzas o diferencias en la dieta de las especies en estudio.
- Describir la morfología de cada especie.
- Comparar las distintas formas de las especies y establecer los caracteres morfológicos que determinan sus semejanzas o diferencias.
- Relacionar las variables morfológicas de las especies con sus regímenes alimentarios.

5. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio corresponde a la plataforma continental del estado de Nayarit, en el océano Pacífico mexicano (figura 1). Esta zona se caracteriza por tener un clima cálido sub-húmedo con lluvias en verano y oscilaciones térmicas anuales menores de 10°C, con promedios mensuales de temperatura de 21°C y de precipitación de 1157 mm (Amezcuca, 1990; INEGI, 2009).

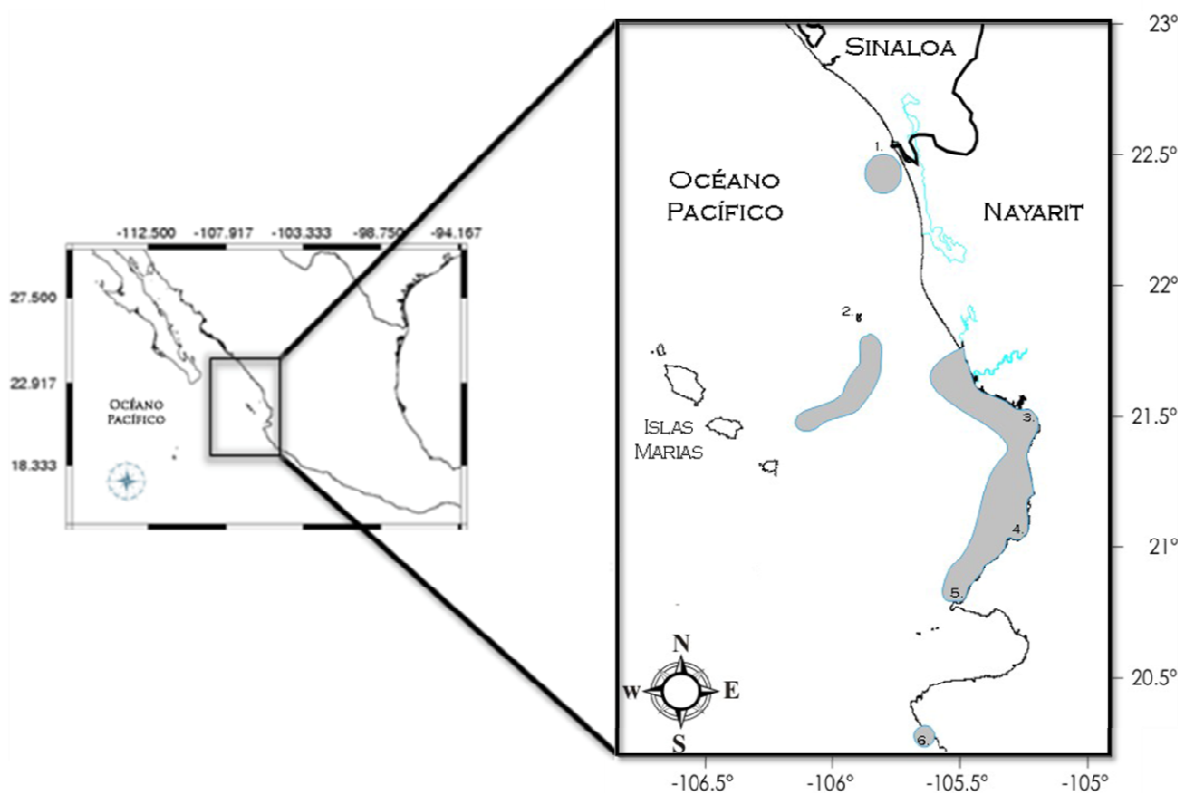


Figura 1. Área de estudio en la plataforma continental de Nayarit (Pacífico mexicano). Las zonas sombreadas corresponden a los lugares donde se realizaron las capturas. 1. Boca de Teacapan; 2. Isla Maria Isabelita; 3. Bahía de Matanchén; 4. Ensenada Chacala; 5. Ensenada El Toro; 6. Bahía Banderas (Elaborado por medio de NGDC, 2008 y Golden Software Inc. 2002)

La zona marina se caracteriza por una amplia plataforma continental de pendiente leve y fondos suaves cuyo origen es terrígeno y litoral. La zona está fuertemente influenciada por importantes sistemas lagunares y estuarinos (*e.g.* Huizache-Caimanero, Laguna Grande, Tecapan-Agua Brava, Mexcaltitán), canales de mareas, marismas, pantanos; así como de ocho grandes ríos que vierten sus aguas en la costa e influyen en los procesos del litoral con el

aporte de elevados niveles de sedimentos, materia orgánica y nutrientes (Amezcuca, 1990). Los sedimentos de la porción interna de la plataforma son arenas neríticas del presente ciclo sedimentario, mientras que la porción central interna de la plataforma está conformada por arcillas limosas y arcillas provenientes de las descargas de los ríos. La porción externa por su parte, presenta arenas transgresivas basales del Holoceno (Curray y Moore, 1963).

Esta zona tiene una intensa actividad pesquera constante principalmente representada por el sector de pesca camarónera, la cual encuentra en los fondos blandos una zona propicia para la explotación del recurso camarón.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras biológicas provienen de una serie de cruceros realizados en los fondos blandos asociados a las zonas de pesca comercial de camarón de Nayarit (figura 1) como parte de las estrategias de muestreo de proyectos de investigación del Programa de Dinámica y Manejo de Ecosistemas Acuáticos en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (*vid. Agradecimientos*). Los arrastres se realizaron durante la temporada de pesca camaronera desde septiembre del 2005 a marzo del 2006, a bordo de una embarcación camaronera tipo Florida, propiedad de la Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera de la Universidad Autónoma de Nayarit, con 21.94 m de eslora, 6.4 m de manga, puntal de 3.6 m y una capacidad de motor de 450 hp (anexo 1). Las áreas donde se llevaron a cabo las capturas puntualizadas en la figura 1 se realizaron entre dos a 36 kilómetros fuera de la costa a profundidades que oscilan entre los 10 a los 76 m.

Después de haber descargado las redes sobre la cubierta, se procedió a separar el camarón de la fauna acompañante, y de esta última se apartó la fauna íctica que fue mezclada con la ayuda de palas para después tomar una muestra aleatoria en un recipiente de 20 litros. Los organismos en la muestra se identificaron por medio de claves dicotómicas especializadas en el área de estudio (Fischer *et al.* 1995, Robertson y Allen, 2008) siguiendo a este proceso la cuenta, el pesaje y la medición de los mismos. Aquellas identificaciones dudosas o de las que no se tuvieron certeza en campo, se llevaron al laboratorio de Docencia 2 del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) y al laboratorio de ictiología del Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste (CIBNOR), en donde fueron identificados por medio de literatura más actualizada o específica (McPhail, 1961; Bortone, 1974, 1977; Hong, 1977; López, 1981; Araya, 1984; Walker y Radford, 1992; Bussing, 1993; Labish, 2001; Labish *et al.* 2001; Van der Heiden y Plascencia, 2005; Robertson y Allen, 2008).

Posteriormente a las especies más abundantes en cada muestreo se les tomó una fotografía del lado izquierdo teniendo como referencia una escala métrica, con una cámara digital Nikon D200. A continuación se evisceraron los individuos, se extrajeron los estómagos y se congelaron para su análisis posterior en el laboratorio de Docencia 2 del CICIMAR; en donde

el contenido estomacal fue extraído, contado, pesado e identificado al nivel taxonómico más bajo posible con la ayuda de claves taxonómicas para cada tipo de presa y para la zona (Clothier, 1950; Boden *et al.* 1955; Barnard, 1969; Keen, 1971; Brusca, 1980; Ramírez-Guillén, 1983; Salgado Barragán y Hendrickx, 1986; Salazar-Vallejo *et al.* 1988; Fischer *et al.* 1995; Monroy-Velazquez, 1996; Hendrickx, 1997; Brusca *et al.* 2001; Wallace y Taylor, 2003; Braga *et al.* 2005; Robertson y Allen, 2008).

Con el fin de revisar la información correspondiente a las áreas de captura y abundancias de las especies en estudio, se generaron mapas con los sitios de captura y abundancias en biomasa para cada una de ellas empleando el programa *Surfer* (Golden Software Inc., 2002). El cálculo de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) en términos de biomasa se estimó con base en los kilogramos por kilómetro cuadrado (kg/km^2), habiéndose calculado el área barrida por la red teniendo en cuenta tanto el tamaño de la relinga superior de la red con un 55% de eficiencia de trabajo, como la distancia recorrida durante el arrastre que fue consignada mediante un sistema de posicionamiento global (GPS) MAP76 y su información analizada con el programa *MapSource* (Garmin Ltd. 2006). Vale la pena resaltar que la información de CPUE proporcionada se refiere a la biomasa medida de la muestra extraída en cubierta y no a la totalidad de la captura desembarcada.

6.1. ANÁLISIS TRÓFICOS

6.1.1. GRADO DE DIGESTIÓN Y PORCENTAJE DE LLENADO

Las presas identificables tomadas de los estómagos fueron clasificadas en cuatro estados de digestión, siendo el primero las presas poco digeridas y el cuarto, las presas muy degradadas por el proceso de digestión (tabla 1). Por otra parte, cuando los estómagos presentaban alimento se estimó el porcentaje de llenado observando el porcentaje de espacio que las presas ocupaban en la totalidad de espacio en el estómago en el momento de disecarlo, catalogando cada estómago en cuatro categorías: **1:** 1% – 25%; **2:** 26% – 50%; **3:** 51% – 75%; **4:** 76% – 100%. Cada observación fue comparada con la de un observador independiente para hacer las validaciones consistentes. La información resultante fue analizada teniendo en cuenta las horas a las cuales se llevaron a cabo los arrastres (desde las 2:00 hasta las 24:00 horas), con el fin de

establecer posibles patrones diarios de alimentación de las especies en el área de estudio. Los datos derivados de este análisis fueron considerados como aproximaciones puesto que el diseño muestral del presente estudio no es el adecuado para establecer con plena certeza estos patrones.

Tabla 1. Características de los cuatro grados de digestión utilizados para catalogar las presas (Tomado y modificado de Galván *et al.* 1989).

GRADO DE DIGESTIÓN	CARACTERÍSTICAS
1	Individuos que presentan todas las características morfológicas completas permitiendo una fácil identificación.
2	Individuos con relativo nivel de degradación; sin piel, sin ojos, músculos al descubierto pero que aún conservan la estructura física.
3	Individuos muy digeridos sin cabeza, sin aletas, sin patas o partido en varias partes.
4	Restos del cuerpo de las presas aisladas, generalmente estructuras duras como otolitos, vertebras, picos de calamar y restos de conchas; pero también otras estructuras como ojos de crustáceos y telsons.

6.1.2. TAMAÑO DE LA MUESTRA

Después del análisis de los estómagos se determinaron las especies que tenían una descripción adecuada de la dieta. De esta manera a las especies que presentaron más de 30 estómagos con alimento, se les construyeron curvas de acumulación de presas teniendo en cuenta los criterios establecidos por Ferry y Cailliet (1996), quienes modifican una técnica para determinar si el número de estómagos colectados representan adecuadamente la dieta de una especie, antes de hacer comparaciones. Esta técnica grafica el número acumulado de tipos presa nuevos, contra el número acumulado de estómagos analizados; estando descrita por la siguiente función matemática:

$$S_n f(n)$$

Donde S es el número de tipos presas encontrados en los estómagos analizados y n es el número de muestras analizadas.

La curva de acumulación de presas se basa en el criterio de que al incrementar el tamaño de la muestra, la variación (o riqueza de especies presa) tiende a disminuir, por lo que la curva va alcanzando una asíntota y los únicos ítems alimentarios que se introducen posteriormente, serán las presas raras; de modo que cuando la curva alcanza la asíntota es señal de que el tamaño de muestra fue el adecuado para describir la dieta. Sin embargo, los mismos autores reconocen que la técnica puede tener un sesgo implícito y proponen los procesos de aleatorización como una herramienta para reducir este error (Ferry y Cailliet, 1996).

Por esta razón y con el fin de dar robustez estadística a este ejercicio; para las especies que alcanzaron la asíntota con el método anterior, se desarrollo un procedimiento para obtener una curva promedio de diversidad acumulada. Esto se realizó de acuerdo al índice de Shannon-Wiener (*vid.* fórmula a continuación) con una rutina de 500 permutaciones en el programa *Matlab* (MathWorks, 2008) (*op. cit.* Cruz-Escalona, Víctor y Turrent, Cuauhtémoc¹) obteniendo valores promedio de diversidad acumulada con sus respectivas desviaciones estándar y coeficientes de variación. Debido a que este método suaviza la curva y dificulta la identificación del estómago al cual se alcanzó la asíntota; se determinó que el número de estómagos necesarios para caracterizar de manera suficiente el 95 % de la dieta de cada depredador se lograba cuando se alcanzara un coeficiente de variación del 0.05.

$$H' = -\sum (p_i * \log_2 p_i)$$

Donde H' es la diversidad definida por Shannon-Wiener y p_i es la proporción de la presa i sobre el total de las presas en cada estómago.

6.1.3. DESCRIPCIÓN DE LA DIETA

Procedimientos matemáticos adicionales fueron llevados a cabo con las presas ya identificadas, contadas y pesadas para interpretar los resultados. Se dividió el número de estómagos en el que estuvo presente la presa i por el número de estómagos con contenido estomacal para obtener la frecuencia de aparición de la presa i (%FA). La frecuencia numérica

¹ Rutina elaborada por Cruz-Escalona, Víctor (Departamento de Pesquerías y Biología Marina) y Turrent, Cuauhtémoc (Departamento de Oceanología); Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), La Paz, B.C.S.; marzo, 2002.

de la presa i (%N) fue definida como el número de individuos de la presa i encontrados en los estómagos, dividido por el número total de presas de todos los estómagos con contenido. La frecuencia en peso de la presa i (%P) se calculó dividiendo el peso de todos los individuos de la presa i por el peso total de todas las presas en los estómagos con contenido.

Para la representación gráfica y el posterior análisis de estos índices se construyeron diagramas de estrategias alimentarias siguiendo la propuesta de Cortés (1997), graficando el contenido estomacal en términos de %N, %P y % FA en una gráfica tri-dimensional (Cortés, 1997). De esta manera, cualquier presa que tenga los tres índices cercanos al 100% será considerado como el taxón dominante, y en el caso contrario serán los ítems raros en la dieta. Este método también permite diferenciar si los depredadores son generalistas o especialistas, así como si la dieta es homogénea o heterogénea (figura 2). Además, se prefirió esta estrategia para describir la composición dietaria por ser insesgada y precisa, a diferencia de FA, P y N cuando son utilizados individualmente.

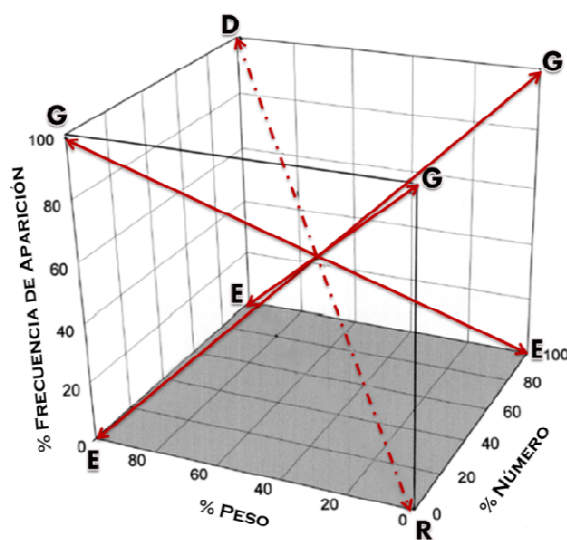


Figura 2. Método de visualización gráfica para el análisis de la dieta. **D:** Presas dominantes, **R:** Presas raras, **G:** Dieta generalista, **E:** Dieta especialista (Tomado y editado de Cortés, 1997).

Dado que no todas las identificaciones de las presas se pudieron llevar a niveles taxonómicos bajos por sus elevados grados de digestión; para el análisis de la dieta no se mezclaron los taxa en grandes grupos, porque esto puede resultar en una pérdida de información.

Análisis de Coordenadas Principales

Con el fin de analizar la dieta de las especies de manera conjunta y obtener más información de las interacciones ecológicas de las especies en estudio, se realizaron análisis de coordenadas principales (ACoP) en el programa *R* (R Development Core Team, 2008), teniendo como base las matrices con datos de porcentaje en peso (%P) y porcentaje en número (%N). Este método de ordenación permite posicionar los objetos en el espacio reduciendo las dimensiones pero preservando sus relaciones de distancia tanto como sea posible y es equivalente al análisis de componentes principales, sólo que se basa en una función de similitud o distancia. Fue utilizado en razón a la elevada proporción de ceros en la matriz de datos, producto de que no todas las categorías de presas fueron encontradas en los contenidos estomacales de cada individuo (Legendre y Legendre, 1998).

Análisis de Varianza

Para determinar si existían diferencias significativas en la dieta de las especies de peces analizadas se llevo a cabo un análisis de varianza, el cual es una herramienta estadística poderosa que se basa en la partición algebraica de la suma de cuadrados y permite determinar si hay diferencias significativas entre las medias de las variables a analizar (Gotelli y Ellison, 2004). El análisis de las variables tróficas basadas en las matrices gravimétricas (%P) y numéricas (%N), se realizó mediante un análisis de varianza multivariado (MANOVA) no paramétrico, en razón a la elevada proporción de ceros en las matrices de información trófica en el programa *R* (R Development Core Team, 2008) y la significancia de las comparaciones pareadas fue analizada por medio de un ajuste de tipo Bonferroni (Bland y Altman, 1995), el cual se calcula con la probabilidad de obtener cualquier resultado significativo equivalente al 95% (0.05), entre el número de combinaciones posibles (Manly, 2005).

6.1.4. SIMILITUD TRÓFICA

La información trófica derivada de la matriz de frecuencia de aparición (%FA) fue utilizada para calcular la similitud trófica entre las distintas especies de peces, mediante el complemento del índice de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957) que utiliza la fórmula expuesta a continuación. Para analizar esta información se desarrollo un diagrama de agrupación, empleando el programa *Primer 5* (Primer-E, 2008):

$$B = \frac{\sum_{i=1}^n |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum_{i=1}^n (X_{ij} + X_{ik})} \quad \text{Similaridad} = 1.0 - B$$

Donde **B** es la medida de disimilitud de Bray Curtis, X_{ij} , X_{ik} es el número de individuos de las especies *i* en cada muestra (*j*, *k*) y **n** es el número de especies en las muestras.

6.2. ANÁLISIS MORFOLÓGICOS

Basados en los análisis previamente descritos, se determinaron tres criterios para seleccionar las especies que fueron analizadas morfológicamente y subsecuentemente ecomorfológicamente. Es importante resaltar que los tres criterios se complementan, sin tener un orden específico:

1. Certeza en la identificación taxonómica: Fue necesario que todos los individuos a analizar estuviesen adecuadamente identificados taxonómicamente al nivel de especie; dado que la robustez de la técnica morfométrica puede discriminar especies y dar respuestas erradas a la pregunta original de este estudio (ecomorfología alimentaria).
2. Dieta caracterizada: Todas las especies escogidas tuvieron la dieta caracterizada de acuerdo a los criterios expuestos previamente (*vid.* Inciso 5.1.2.)
3. Protocolo morfométrico: Todos los individuos a analizar deben ser comparables bajo el mismo protocolo morfométrico que se describe más adelante, por lo que peces batoideos y otras especies cuyas estructuras morfológicas no fueron equivalentes a las usadas para la caracterización morfológica (*e.g.* *Trichurus nitens*), se removieron del análisis.

La morfología de los individuos fue analizada mediante la técnica de morfometría geométrica (MG) [¶] (Bookstein, 1991, Rohlf y Marcus, 1993a) que constituye el desarrollo metodológico más reciente para el estudio de la variación de la forma. Esta técnica analiza la información morfológica de los individuos mediante puntos homólogos[¶] sobre estructuras anatómicas que describen apropiadamente el diseño corporal de cada espécimen; los cuales se traducen en coordenadas sobre planos de dos o tres dimensiones (Van der Molen *et al.* 2007). La fortaleza

de la MG se centra en que remueve las diferencias en tamaño, posición y orientación de cada objeto de modo que la información resultante se refiere únicamente a su configuración geométrica (Rohlf y Slice, 1990).

Esta técnica posee mayores ventajas que las aproximaciones alternativas (morfometría tradicional^o), pues evita reducir la forma a una serie de medidas lineales o angulares en las cuales se pierde información relacionada con las relaciones geométricas del conjunto. Por el contrario, la MG analiza las formas biológicas conservando en todo momento su estructura física, preservando las relaciones geométricas y permitiendo analizar la morfología y sus variaciones desde una perspectiva global; así como posibilita realizar comparaciones estadísticas de la forma y generar representaciones gráficas de la misma, facultando la visualización de la dirección, localización y magnitud del cambio morfológico (Adams y Funk, 1997; Castro, 1998; Van der Molen *et al.* 2007).

6.2.1. DIGITALIZACIÓN DE LAS IMÁGENES Y DEL PROTOCOLO MORFOMÉTRICO

Con el programa *tpsUtil* (Rohlf, 2008 c) se escogieron y agruparon en un archivo 277 imágenes de peces correspondiendo cada una, a un individuo. A pesar de que no se registro ni sexo ni estado de madurez de los mismos, solo se escogieron individuos juveniles y adultos que no mostraran evidentes diferencias ontogénicas en la morfología de las especies. Con el fin de registrar adecuadamente la información del diseño corporal^o de los peces se llevó a cabo un proceso de selección de los puntos a tener en cuenta en cada imagen. Esto debido a que el mapeo de estos puntos, del cual derivan las variables morfométrica a analizar, es el encargado de dar una fotografía del fenotipo del individuo en el morfoespacio^o; por lo que un adecuado mapeo del fenotipo derivará en claras interpretaciones de forma (Polly, 2008). Para este fin, existen distintas opciones de mapeo, de las cuales en el presente trabajo se emplean dos.

Las primeras son las variables basadas en los criterios de homología^o que están asociadas directamente a estructuras particulares que corresponden en su función biológica, por lo que los *puntos homólogos*^o marcados sobre el fenotipo son aplicados en subestructuras, atributos o características que comparten los individuos y que tienen un origen ancestral común. Estas son

requeridas si se pretende medir la variación de subestructuras particulares que cumplen este criterio, de modo que se mantiene la correspondencia una a una de las variables morfométricas y los caracteres homólogos en un análisis filogenético o en caso dado, para validar el uso de estas variables como datos para la reconstrucción filogenética de las especies (Bookstein, 1991; Adams *et al.* 2004; Polly, 2008).

Desde un punto de vista biológico, el uso de puntos homólogos, no siempre es suficiente, dado que muchos diseños corporales están compuestos por superficies, curvas o bordes, en donde es complicado delimitar marcas. Para tomar en cuenta estas áreas e incrementar el número de puntos en las mismas fueron empleadas las variables libres de homología, las cuales son aplicadas al fenotipo usando un algoritmo matemático “homólogo” en su orientación con respecto a los otros puntos y que pueden recaer o no sobre una misma subestructura. La ventaja de estas variables es que permite tomar en cuenta estructuras que se han ganado o perdido en procesos evolutivos, por lo que contornos, curvas, bordes o superficies pueden ser analizados de manera óptima, permitiendo la caracterización adecuada de la forma. Algunos autores consideran que estas variables constituyen la mayor promesa novedosa para modelar los procesos evolutivos (Adams *et al.* 2004; Slice, 2007; Polly, 2008). Existen actualmente muchas de estas variables entre las que pueden nombrarse los análisis de contornos, las superficies en tres dimensiones (3D), los descriptores de Fourier, las deformaciones angulares, o los semi-puntos deslizantes^o; siendo estos últimos los que se emplean en el presente estudio.

El método de semi-puntos deslizantes^o, extiende el procedimiento estándar Procrustes^o (*vid.* Inciso 5.2.2.), por lo que además de trasladar, escalar y rotar los puntos optimamente, los semi-puntos se deslizan a lo largo del borde curvo hasta que coinciden tanto como sea posible, a la posición de los puntos correspondientes a lo largo de la configuración consenso^o (Green, 1996; Bookstein, 1997; Adams *et al.* 2004; Perez *et al.* 2006). Esto es posible dado que las curvas o contornos deben ser homólogos de un sujeto a otro, pero los puntos individuales no necesariamente lo son.

Diferentes puntos de vista sobre el uso y la aplicación de las variables libres de homología pueden encontrarse en la literatura (Bookstein *et al.* 1982; Erlich *et al.* 1983; Bookstein, 1991;

Zelditch et al. 1995; MacLeod, 1999), por lo que Polly (2008) propuso tener en cuenta tres aspectos para emplear variables homólogas y libres de homología: el primero es que la caracterización “libre de homología” tal como el autor la describe, es homología basada en lo que es aplicado a estructuras biológicamente homólogas, en una orientación comparable biológicamente. La segunda es que sin importar cual caracterización se emplee, las distancias morfométricas relativas entre los fenotipos (tomados como un todo), están altamente correlacionadas pues ambas aproximaciones se miden en el mismo fenotipo. La tercera es que tanto las caracterizaciones basadas en homología, como las libres de homología, pueden complementarse una a la otra, pues los puntos homólogos, pueden ser utilizados para restringir curvas libres de homología. La real diferencia entre estas aproximaciones es una cuestión de cómo las variables son mapeadas en subestructuras y cuales interpretaciones son posibles de dar, teniendo en cuenta este mapeo (Polly, 2008).

Teniendo en cuenta lo anterior se estableció el protocolo morfométrico con 29 marcas de las cuales las 16 primeras correspondieron a puntos homólogos y las 13 restantes a semi-puntos deslizantes (tabla 2, figura 3). El proceso de digitalización de estos puntos se llevó a cabo usando el programa *tpsDig2* (Rohlf, 2008 a).

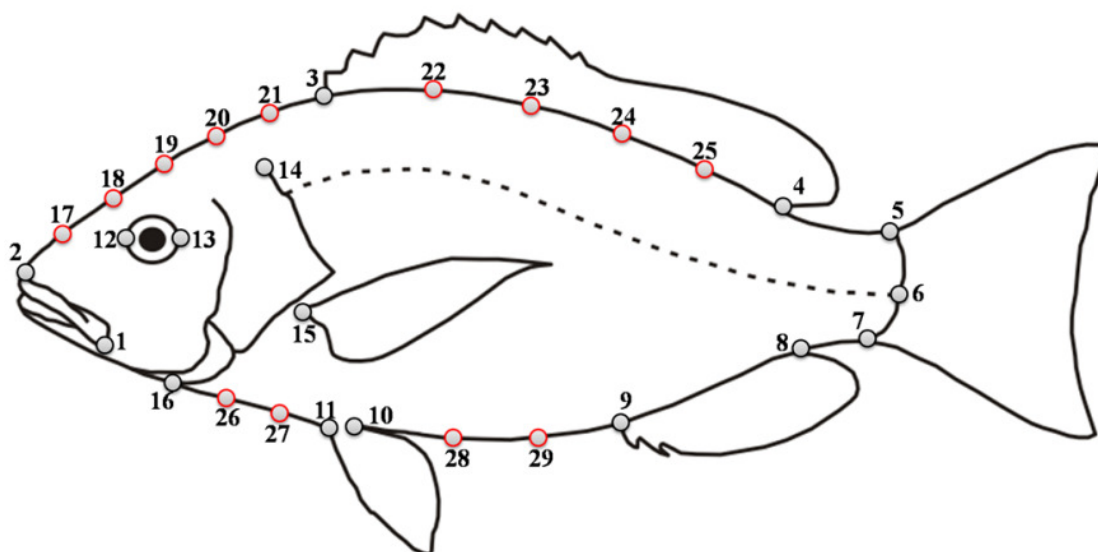


Figura 3. Esquema de *Lutjanus guttatus* mostrando la posición de los 16 puntos homólogos (borde negro) y los 13 semi-puntos deslizantes (borde rojo).

Tabla 2. Descripción de los 16 puntos homólogos y 13 semi-puntos deslizantes digitalizados en las imágenes de los peces analizados.

	#	Descripción	Tipo
Puntos homólogos	1	Borde anterior de la mandíbula superior	I
	2	Borde anterior del rostro	II
	3	Punto de inserción anterior de la aleta dorsal	I
	4	Punto de inserción posterior de la aleta dorsal	I
	5	Punto de inserción superior de la aleta caudal sobre el pedúnculo caudal	I
	6	Final de la línea lateral	I
	7	Punto de inserción inferior de la aleta caudal sobre el pedúnculo caudal	I
	8	Punto de inserción posterior de la aleta anal	I
	9	Punto de inserción anterior de la aleta anal	I
	10	Punto de inserción posterior de la aleta pélvica	I
	11	Punto de inserción anterior de la aleta pélvica	I
	12	Borde anterior del ojo (teniendo en cuenta el diámetro máximo)	III
	13	Borde posterior del ojo (teniendo en cuenta el diámetro máximo)	III
	14	Inicio superior del opérculo	I
	15	Punto de inserción superior de la aleta pectoral	I
	16	Borde posterior de la membrana branquiostega en la línea media ventral	I
Semi-puntos deslizantes	17	Sobre la línea de contorno del cuerpo entre los puntos dos (2) y tres (3)	
	18		
	19		
	20		
	21	Sobre la línea de contorno del cuerpo entre los puntos tres (3) y cuatro (4)	
	22		
	23		
	24		
	25	Sobre la línea de contorno del cuerpo entre los puntos 16 y 11	
	26		
	27	Sobre la línea de contorno del cuerpo entre los puntos 10 y nueve (9)	
	28		
	29		

6.2.2. MÉTODO DE SUPERPOSICIÓN PROCRUSTES.

El mapeo de los puntos realizado previamente y que es traducido a coordenadas en un plano de dos dimensiones, requirió de un proceso de normalización de las variables, con el fin de poder hacer comparaciones adecuadas entre las muestras. Para esto se aplicó un método de

superposición de puntos propuesto por Rohlf y Slice (1990), que constituye una extensión del método de Gower (1975); denominado Análisis Procrustes Generalizado^o (APG) cuyo procedimiento se basa en el Análisis Procrustes Ordinario^o (APO), sólo que el APG está adecuado para comparar más de dos muestras. Esta técnica hace ajustes rotacionales superponiendo una configuración de puntos sobre otra, optimizando alguna medida de bondad de ajuste, para lo cual emplea el criterio de mínimos cuadrados por medio del cual se trasladan, escalan y rotan los especímenes para minimizar la sumatoria de las desviaciones cuadráticas, de las distancias entre los puntos. La finalidad del mismo es remover la información referente a la posición, el tamaño y la orientación de los individuos, con el propósito de que la única variable a analizar sea la forma^o (Rohlf y Slice, 1990; Castro, 1998; Van der Molen *et al.* 2007). El APG fue desarrollado con el programa *tpsRelw* (Rohlf, 2008 b) y consta de los siguientes pasos:

Traslación:

El primer efecto que se remueve es la translación, mediante el desplazamiento del centroide^o del objeto al origen del plano de coordenadas; mientras que la rotación alrededor de los ejes de coordenadas se mantiene constante. En este procedimiento las posiciones relativas de los puntos siguen siendo las mismas, aunque las coordenadas de cada uno varían (Rohlf y Slice, 1990; Van der Molen *et al.* 2007) (figura 4).

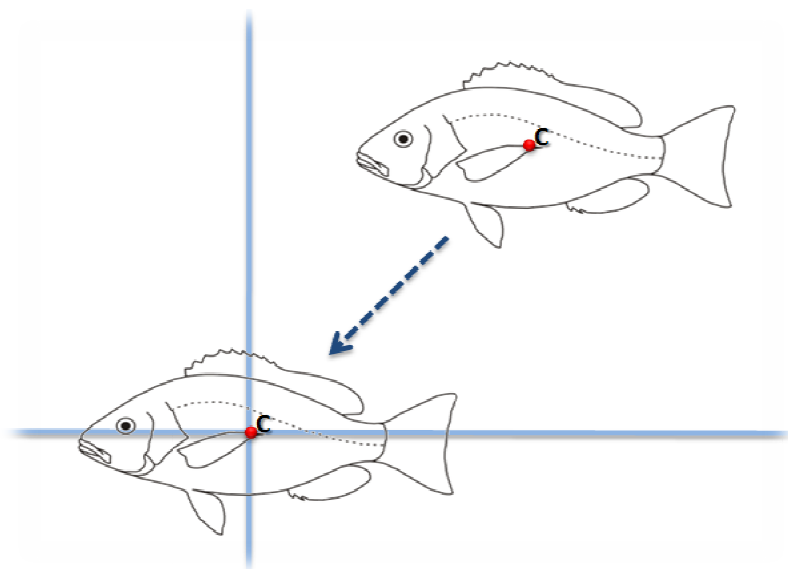


Figura 4. Esquema del proceso de translación en el análisis Procrustes.

Escala:

El efecto que da el tamaño de los individuos es removido escalando los puntos que ya han sido trasladados al origen de coordenadas, a un tamaño del centroide^ϕ igual a uno (1). Esta es la medida de tamaño utilizada en MG por estar poco correlacionada con las variables (puntos) a analizar, y puede ser analizada por separado si así se prefiriera (Rohlf y Slice, 1990; Van der Molen *et al.* 2007) (figura 5).

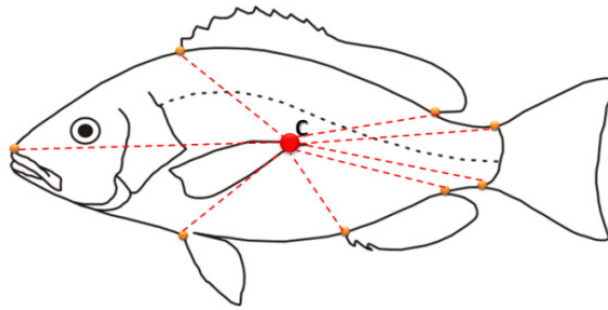


Figura 5. Esquema del proceso de escalamiento en el análisis Procrustes.

Rotación:

La rotación, que se refiere al movimiento de un objeto alrededor de un eje, es un efecto que se remueve alineando los puntos bajo el criterio de mínimos cuadrados; de modo que la raíz cuadrada de la suma de las diferencias al cuadrado entre los puntos correspondientes, sea lo más baja posible. En este proceso al igual que en la traslación; la localización relativa de los puntos son constantes, pero las coordenadas de cada uno varían (Rohlf y Slice, 1990; Van der Molen *et al.* 2007) (figura 6).

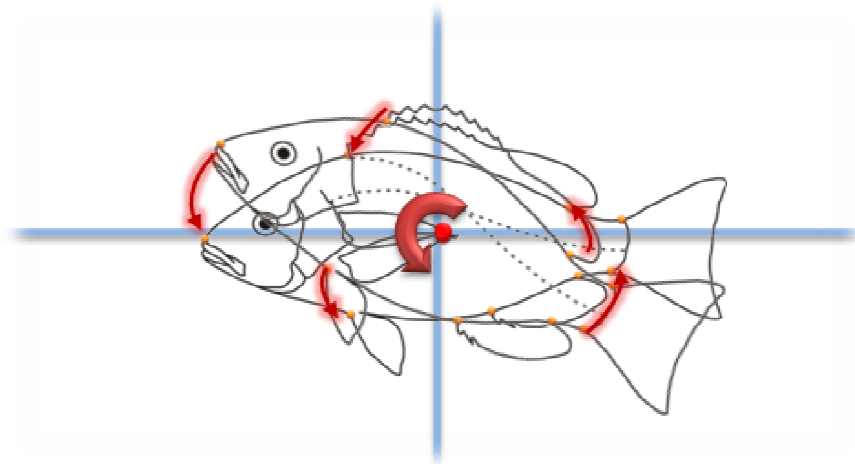


Figura 6. Esquema del proceso de rotación en el análisis Procrustes.

Como previamente se explicó, los semi-puntos deslizantes integran un proceso adicional a la traslación, escala y rotación de los puntos, que se enfoca en deslizarlos por un borde curvo hasta que coincidan sus posiciones tanto como sea posible, con las posiciones del espécimen de referencia (Green, 1996; Bookstein, 1997; Adams *et al.* 2004). Para el deslizamiento de estos puntos hay varios criterios dentro de los cuales sobresalen el que usa la mínima energía de torsión (Bookstein, 1997; Bookstein *et al.* 1999, 2002) y la proyección perpendicular correspondiente a la mínima distancia Procrustes (Sampson *et al.* 1996; Bookstein *et al.* 2002; Perez *et al.* 2006).

Para el presente trabajo se emplea el primer criterio, en el cual las posiciones de los semi-puntos en el contorno de cada espécimen, pueden deslizarse a lo largo de la dirección local paralela al mismo contorno, con el fin de minimizar la energía de torsión necesaria para producir el cambio relativo en la curva, con respecto a la forma del espécimen de referencia (figura 7). El requerimiento de que los semi-puntos de la forma promedio puedan deformarse suavemente para adaptarse a la forma de un espécimen en particular, de manera que se minimice la energía de torsión; es equivalente a la suposición conservativa de que el contorno de un espécimen particular es el resultado de la posible deformación suave, del contorno correspondiente en la forma de referencia (Bookstein, 1996; Adams *et al.* 2004; Perez *et al.* 2006).

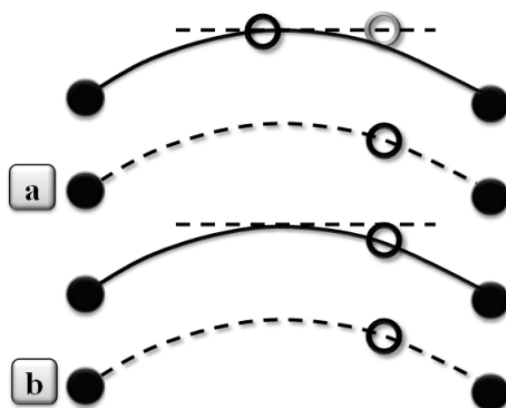


Figura 7. Diagrama que muestra la forma en que opera el criterio de mínima energía de torsión para el procedimiento de ajuste, en donde los semi-puntos se deslizan a lo largo de una línea tangente (a) y se proyectan sobre la línea después del paso de relajación (b) (Tomado de Perez *et al.* 2006)

Después de que los procesos de Procrustes fueron realizados tanto para los puntos homólogos, como para los semi-puntos deslizantes; la información esta lista y todos los datos pueden ser tratados de la misma manera en análisis estadísticos subsecuentes (Adams *et al.* 2004).

Prueba de Mantel

Dado que la forma del cuerpo de *S. peruviana* es muy distinta a las especies comúnmente encontradas en hábitats bentónicos, los análisis de la forma fueron realizados incluyendo y excluyendo a esta especie, con el fin de observar si su inclusión representaba algún tipo error o parcialidad en los resultados. Para ambos resultados se construyeron matrices de distancia euclidiana, que fueron comparadas con la prueba de Mantel en el programa R (R Development Core Team, 2008).

La prueba de Mantel permite estimar la asociación entre dos matrices independientes de disimilitud, que describen la misma serie de entidades, con el fin de probar si la asociación es más fuerte que lo que podría darse por simple azar. El estadístico Z de Mantel corresponde a la suma de los productos de los elementos bajo la diagonal que se corresponden en las dos matrices, siendo computado de la siguiente manera:

$$Z = \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n x_{ij} y_{ij}$$

Y es normalizado de la siguiente manera:

$$r = \frac{1}{(n-1)} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{(x_{ij} - \bar{x})}{s_x} * \frac{(y_{ij} - \bar{y})}{s_y}$$

Donde x_{ij} y y_{ij} son los elementos de las dos matrices de disimilitud X y Y , respectivamente; s_x y s_y son las desviaciones estándar de X y Y (Sokal y Rohlf, 1995; Urban, 2003).

Esta estandarización dada en la última ecuación, permite considerar variables de diferentes medidas de unidades; re escalando el rango estadístico a un intervalo desde la unidad negativa hasta la unidad positiva (-1 a 1), siendo los casos de un coeficiente negativo escasos, mientras que la mayor correlación está evidenciada cuando los valores se acercan más a la unidad positiva (Urban, 2003).

6.2.3. DIFERENCIACIÓN DE FORMAS.

Análisis de Componentes Principales:

Para poder analizar la información de la forma de las especies ya normalizada por el análisis de Procrustes; se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el fin de observar las diferencias o semejanzas en la forma del cuerpo de las especies con el programa *R* (R Development Core Team, 2008). El ACP es una de las técnicas multivariadas más sencillas, cuyo objetivo es sintetizar la información reduciendo la dimensionalidad de las variables, de modo que se pierda la menor cantidad de información posible y puedan describirse adecuadamente la variación de los datos (Manly, 2005).

MANOVA:

Para observar si las diferencias observadas en el ACP fueron significativas, se desarrollo un análisis de varianza multivariado (MANOVA) entre cada una de las especies analizadas con el programa *R* (R Development Core Team, 2008).

Con el fin de determinar a que especies corresponden estas diferencias, se realizaron comparaciones pareadas usando las distancias euclidianas entre los promedios de los mínimos cuadrados para cada pareja de especies. Estos valores fueron determinados siguiendo el procedimiento propuesto por Collyer y Adams (2007), el cual usa un procedimiento de permutaciones al azar con los residuales del modelo lineal, cuya ventaja es que permite encontrar las diferencias morfológicas entre las especies de una manera consistente, sin olvidar la covariación de los rasgos múltiples (*e.g.* por suponer independencia y analizar de forma incorrecta cada variable de forma independiente) (Adams y Collyer, 2007; Collyer y Adams, 2007).

Dado que los procedimientos de permutaciones incrementan la probabilidad de caer en un error tipo I (encontrar un resultado significativo cuando en realidad, las dos muestras que son comparadas vienen de poblaciones con los mismos promedios); se empleó un ajuste de tipo Bonferroni (Bland y Altman, 1995) para determinar la significancia de las comparaciones pareadas que explican las diferencias en la forma de las especies. Este ajuste se calcula con la

probabilidad de obtener cualquier resultado significativo equivalente al 95% (0.05), entre el número de combinaciones posibles (Manly, 2005).

6.2.4. VISUALIZACIÓN GRÁFICA DE LAS FORMAS.

Por último, los resultados se representaron de manera gráfica, por medio de placas finas de deformación^o realizadas en el programa *tpsSpln* (Rohlf, 2004); las cuales expresan los cambios en la configuración de los puntos homólogos, pudiendo ser imaginados como deformaciones sobre un tejido en el cual los puntos homólogos están embebidos. Esta placa fina de deformación^o representa el mapeo en una placa metálica infinitamente delgada, en la cual se relacionan las series de puntos homólogos y permite visualizar las formas facilitando la interpretación de las mismas (Bookstein, 1991; Slice *et al.* 1998). Esta herramienta de visualización se basa en una función de interpolación de la variación de los puntos homólogos, mapeando una serie de las ubicaciones de estos puntos, exactamente sobre otra (Slice, 2007).

5.3. ANÁLISIS DE LA ECOMORFOLOGÍA ALIMENTARIA

La ecomorfología alimentaria propone que la morfología estructural de las especies determina una porción importante de la ecología alimentaria de las mismas. Esta correlación entre las variables morfológicas y su espectro alimentario, definirá entonces las posibilidades de alimentación para cada especie de pez.

La posibilidad de probar de manera exitosa y robusta el supuesto de la ecomorfología, depende principalmente de la calidad de los resultados que previamente han sido analizados por separado en los análisis tróficos y morfológicos. El procedimiento posterior consiste en realizar análisis que permitan hacer una correlación entre estas dos características que dependen una de la otra, a pesar de ser de naturaleza diferente.

Para esto, se desarrollo una prueba de Mantel (cuya formulación ya se explicó previamente), el cual permitió la medición de la asociación entre dos matrices de disimilitud independientes. Las matrices se construyeron en ambos casos con la distancia euclidiana, estando la primera

hecha con base en las variables morfológicas resultantes del proceso de Procrustes; mientras que la segunda se elaboró basándose en la información trófica de las matrices numérica y gravimétrica, para cada una de las especies. Tal como se expuso previamente, el estadístico r permite determinar el nivel de relación que tienen las dos matrices analizadas.

Adicionalmente, para observar gráficamente la manera en que la relación entre estas variables está dada, se llevó a cabo una regresión lineal basándose en las matrices de distancias calculadas para las variables morfológicas y tróficas. Por medio de esta, se estimó la relación de una variable respecto a la otra, mediante la expresión de una de ellas en términos de una función lineal.

$$Y = a + bX$$

Donde Y es la variable dependiente, X es la variable independiente, a es el punto de intersección con el eje Y, y b es la pendiente de la recta (Sokal y Rohlf, 1995). Estos análisis se llevaron a cabo en los programas *R* (R Development Core Team, 2008) y *Curve Expert* (Hyams, 2001).

7. RESULTADOS

7.1. ASPECTOS GENERALES

Para el ecosistema de fondos blandos de la plataforma continental de Nayarit, la ictiofauna reportada durante la temporada de pesca camaronera 2005 – 2006, abarcó 134 especies agrupadas en dos clases (Chondrichthyes y Actinopterygii), 18 órdenes, 53 familias y 104 géneros, siguiendo los criterios propuestos por Nelson (2006). De estas, solamente se tomaron muestras de contenidos estomacales a 39 por ser las más abundantes, que correspondieron a 1549 estómagos analizados. Teniendo en cuenta los criterios explicados previamente, para efectos del presente trabajo pueden considerarse únicamente 31 taxa que corresponden a 1295 estómagos, porque sus formas permiten utilizar el mismo protocolo morfométrico sobre ellas (figura 8) (*vid.* Inciso 5.2., criterio 3).

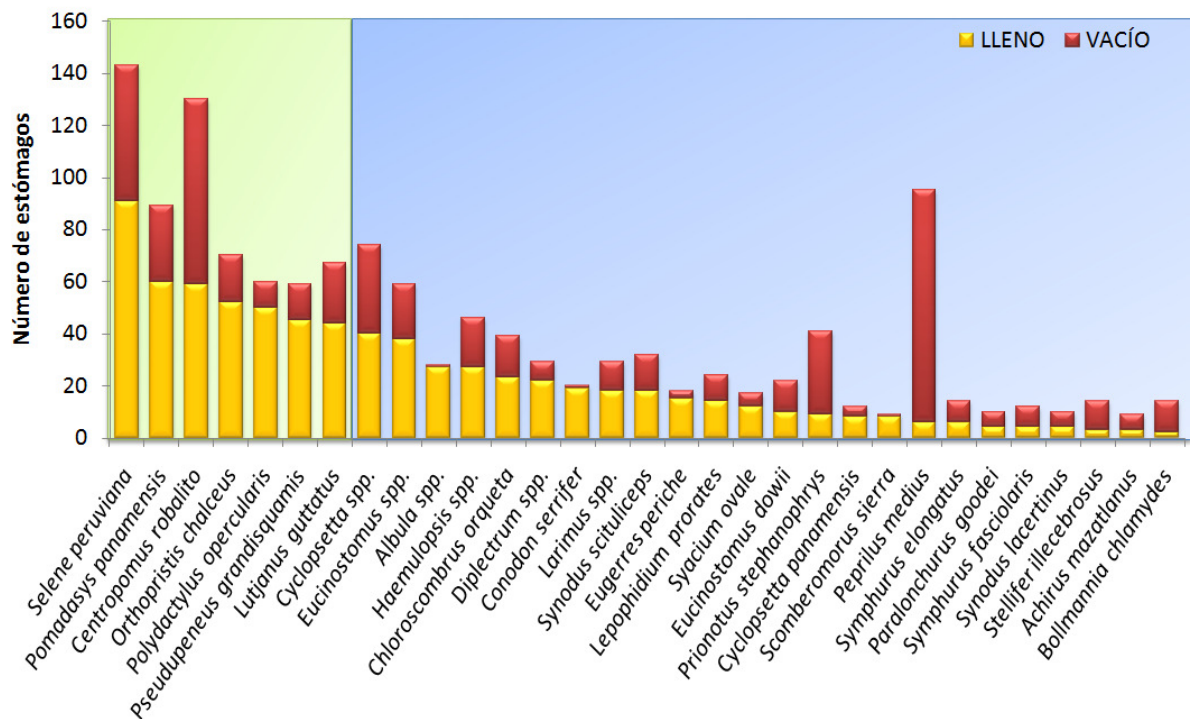


Figura 8. Prospección de las especies a analizar con base a los criterios del número de estómagos vacíos y llenos.

Para el análisis posterior las especies fueron seleccionadas teniendo en cuenta que se contara con la identificación taxonómica a nivel de especie y con la dieta completamente caracterizada

(*vid.* Inciso 5.2., criterio 1 y 2). De las 31 taxa de peces consideradas, únicamente siete especies del suborden Percoidei (anexo 2) cumplieron con estos requisitos, cuyas curvas de diversidad media acumulada se destacan en el anexo 3.

Durante la época de muestreo *Selene peruviana* fue la especie con mayor captura por unidad de esfuerzo (CPUE) (461.90 kg/km²), contrario a *Polydactylus opercularis* cuyas capturas fueron las menores (13.79 kg/km²) (tabla 3). Los mapas de abundancia y distribución de las especies (figuras 10 y 11) muestran que la mayoría de capturas se confinan a las zonas costeras, con excepción de las especies *Centropomus robalito*, *S. peruviana*, *Pomadasys panamensis* y *Pseudupeneus grandisquamis*, las cuales también fueron encontradas en mar abierto, aunque en menores proporciones.

Tabla 3. Captura por Unidad de Esfuerzo total (CPUE) de las especies en estudio.

ESPECIE	CPUE TOTAL (KG/KM ²)
<i>Centropomus robalito</i>	71.10
<i>Selene peruviana</i>	461.90
<i>Lutjanus guttatus</i>	379.52
<i>Orthopristis chalceus</i>	81.39
<i>Pomadasys panamensis</i>	250.00
<i>Polydactylus opercularis</i>	13.79
<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	132.03

La mayor concentración de capturas se da hacia la zona media del litoral de Nayarit, (desde bahía de Matanchén hasta la ensenada El Toro [figura 1]) en donde se encontraron restringidas o con mayor proporción las capturas de algunas de las especies como *L. guttatus*, *O. chalceus*, *P. opercularis* y *P. grandisquamis*. Todas las especies fueron encontradas en pocas abundancias en la boca de Teacapan, con excepción del ratón amarillo (*P. opercularis*); mientras que al sur del litoral en la zona de bahía Banderas, no se encontró ninguna de las siete especies en estudio (anexo 4).

7.2. ECOLOGÍA TRÓFICA DE LAS ESPECIES

7.2.1. GRADO DE DIGESTIÓN Y PORCENTAJE DE LLENADO

Para los estómagos analizados de las siete especies, se cuenta con un ciclo de casi 24 horas, con información de capturas desde las 2:00 hasta las 24:00 horas. Los resultados del porcentaje de llenado y el grado de digestión, muestran una amplia variación en la alimentación de las especies, en las cuales pueden diferenciarse algunas cuya alimentación se da principalmente en horas de oscuridad, otras que se caracterizan por alimentarse durante el día, y algunas que se alimentan indistintamente (figura 9).

La cronobiología de las especies analizadas muestran una preferencia a la alimentación en horas de luz. *P. grandisquamis* es la especie cuya alimentación empieza más temprano en la mañana teniendo su pico máximo de alimentación horas antes del amanecer con sus mayores grados de digestión hacia el medio día y la tarde (figura 9g). *L. guttatus* por su parte muestra la mayor proporción de alimentación reciente, en las primeras horas con luz del día y en menor proporción hacia la tarde, con altos grados de digestión en la tarde y noche (figura 9c). A pesar de que *S. peruviana*, tiene uno de sus momentos de alimentación en la mañana, la mayor proporción de esta, se da después del medio día, momento en el cual también se da la presencia de grados de digestión más avanzados en las presas (figura 9b).

La alimentación restringida a las horas de la tarde fue caracterizada por *P. panamensis*, con los mayores grados de digestión en la mañana (figura 9f); mientras que *P. opercularis* tiene sus mayores reportes de alimentación hacia el atardecer y en la noche, con presencia de las presas más digeridas en las primeras horas de la mañana y en las últimas de la tarde (figura 9e). A pesar de tener unos pocos registros de altas proporciones de alimentación hacia algunas horas de la mañana, *C. robalito* es la única especie cuya alimentación se da preferencialmente en las horas de la noche, presentando los mayores grados de digestión en la mañana y tarde (figura 9a). Por último, *O. chaldeus* es una especie que no aparenta tener una preferencia especial por un momento del día para la alimentación, presentando elevados porcentajes de llenado y grados de digestión en horas de la mañana, tarde y noche (figura 9d).

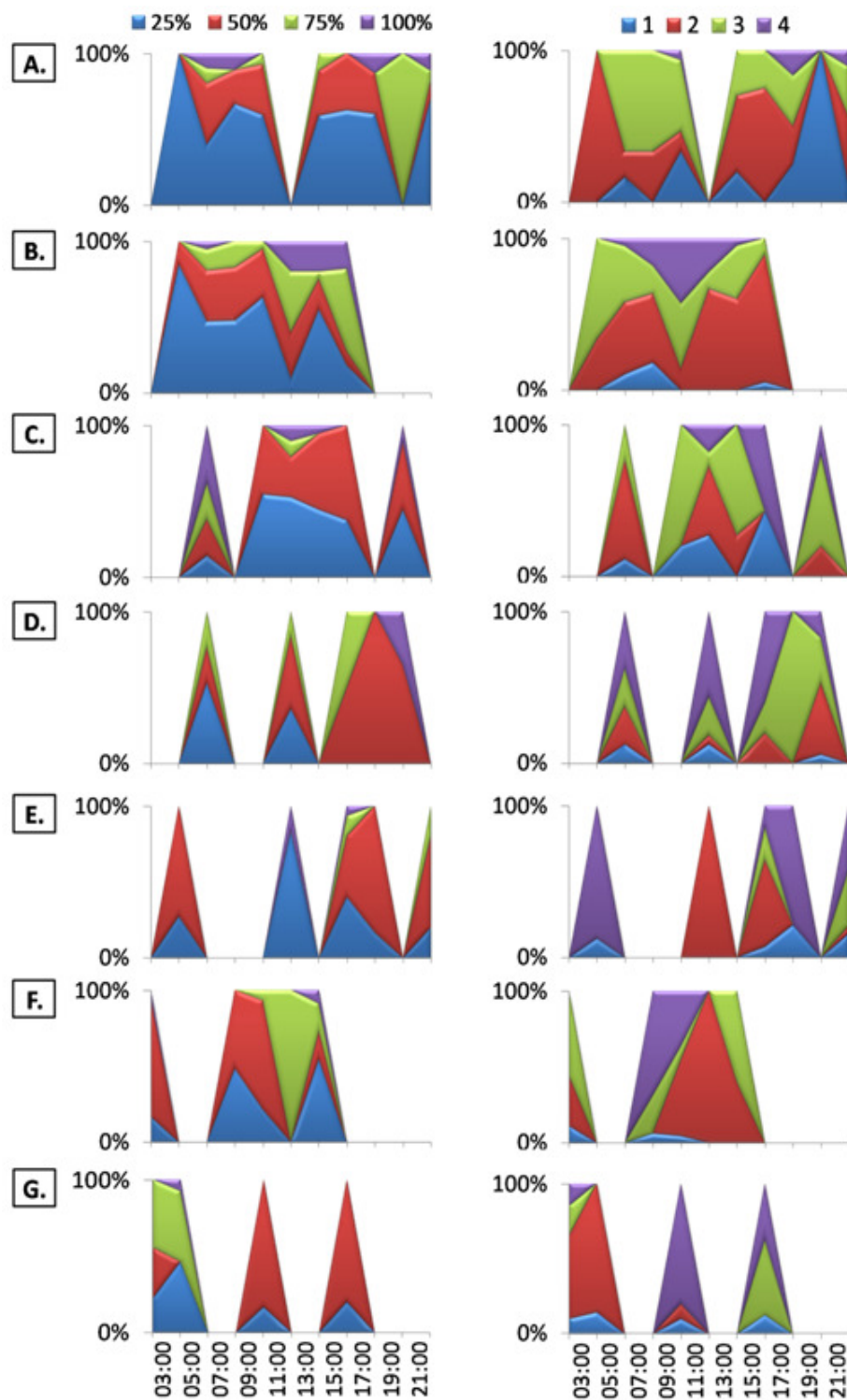


Figura 9. Cronología alimentaria. 1) Figuras del bloque izquierdo representan el porcentaje de llenado de los estómagos, 2) figuras del bloque derecho representan el grado de digestión del contenido estomacal.

A. C. robalito, B. S. peruviana, C. L. guttatus, D. O. chalceus, E. P. opercularis, F. P. panamensis y G. P. grandisquamis.

7.2.2. DESCRIPCIÓN DE LA DIETA

Para la descripción de la dieta se construyeron diagramas en tres dimensiones que muestran las relaciones entre los índices numérico, gravimétrico y de frecuencia de aparición (anexos 5, 6 y 7). Teniendo en cuenta el criterio propuesto por Cortés (1997), todas las especies analizadas corresponden a depredadores generalistas, por que presentan varios tipos de presas con elevadas frecuencias de aparición, incluyendo a *Selene peruviana* cuya dieta no es tan heterogénea como la de las otras especies (figura 10b). Los engraulidos constituyeron las presas dominantes en la dieta de dos especies de las cuales el papelillo (*S. peruviana*) también consume una elevada cantidad de teleósteos y crustáceos no identificados (figura 10b). El pargo lunarejo (*L. guttatus*) por su parte, además de la familia engraulidae (*Engraulis mordax*), considera una alta representación de otros teleósteos y braquiuros de la familia Xanthidae, cuya principal aportación está hecha en peso, mientras que los crustáceos no identificados son numéricamente importantes (figura 10c). La rasposa (*O. chalceus*) es la especie con mayor heterogeneidad en la dieta teniendo organismos de 5 grupos taxonómicos distintos (equinodermos, braquiuros, poliquetos, teleósteos y moluscos), dentro de los cuales los ofiuros (equinodermos) son los organismos con mayor aporte en biomasa, mientras que los bivalvos (moluscos) son importantes por su abundancia (figura 10d).

Los crustáceos no identificados dominan la dieta de la mayoría de las especies; de estas, el ratón amarillo (*P. opercularis*), contiene en este grupo a los camarones y el género *Processa* spp. con mayor importancia numérica, a diferencia de los teleósteos, que incluye a los engraulidos cuya importancia está dada por el peso de las presas (figura 10f). Los crustáceos no identificados también dominan la dieta del chivito (*P. grandisquamis*), resaltando los camarones de las familias Processidae y Ogyrididae, así como los peneidos y eufáusidos dentro de los que si fueron identificables (figuras 10g); muy similar a lo que ocurre con el burro blanco (*P. panamensis*) en donde los eufáusidos tienen una considerable importancia numérica en la dieta mientras que los estomatópodos (*Squilla biformis* y *S. mantoidea*) resaltan en términos gravimétricos (figura 10e). El constantino (*C. robalito*) por su parte muestra en su dieta una alta dominancia de camarones de los cuales resaltan la familia Solenoceridae (*Solenocera mutator*) y la especie *Farfantopenaeus californiensis* (figura 10a).

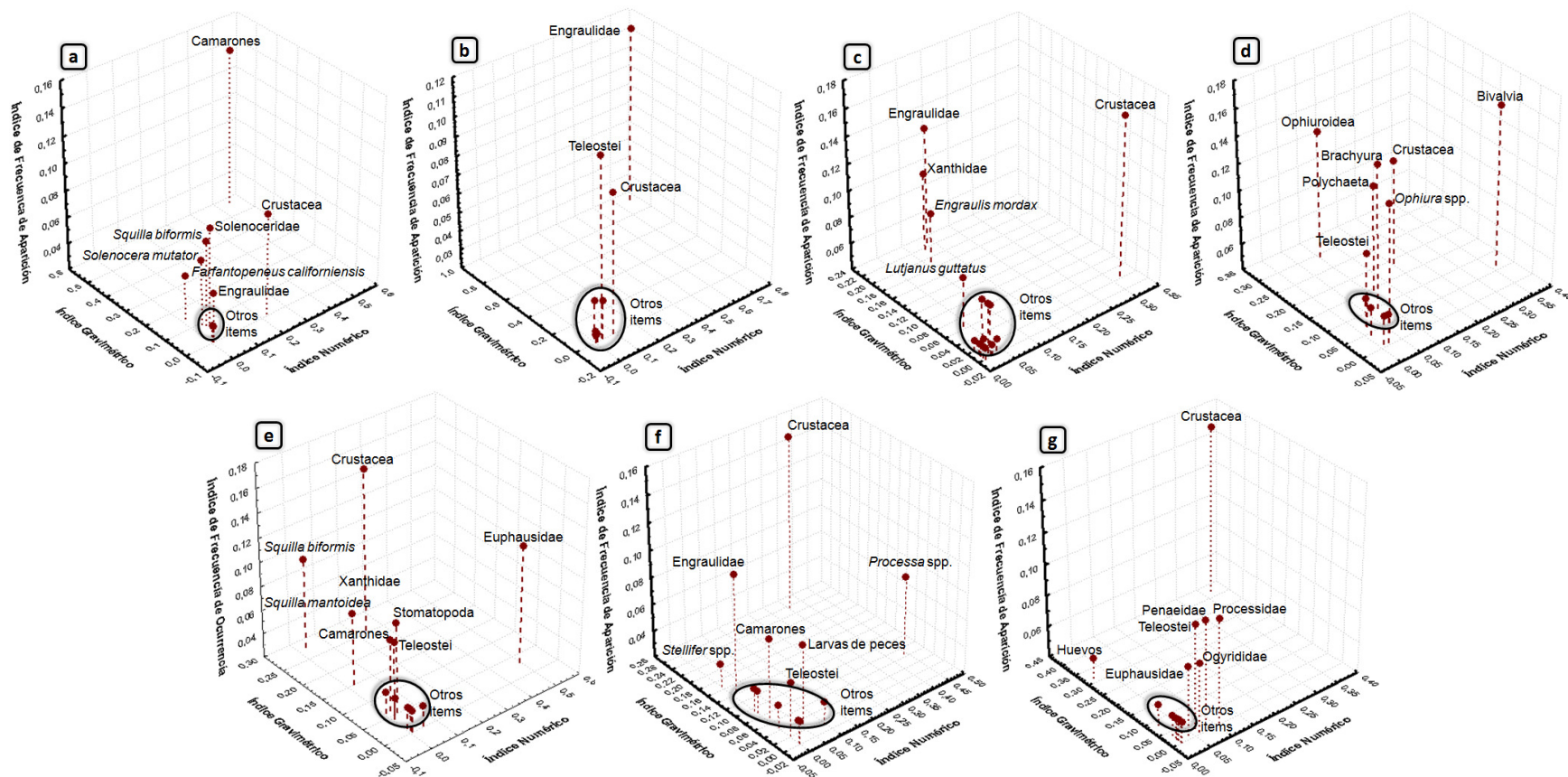


Figura 10. Gráficas en tres dimensiones que relacionan los tres índices de alimentación (numérico, peso y frecuencia de aparición) para cada una de las especies; **a.** *Centropomus robalito*, **b.** *Selene peruviana*, **c.** *Lutjanus guttatus*, **d.** *Orthopristis chalceus*, **e.** *Pomadasy panamensis*, **f.** *Polydactylus opercularis*, **g.** *Pseudupeneus grandisquamis*. Los otros ítems señalados por un círculo, se refiere a las presas raras cuyo detalle se presenta en los anexos 3, 4 y 5.

Análisis de Coordenadas Principales

Los gradientes ambientales generalmente soportan una sucesión de especies, las cuales regularmente son controladas por factores ambientales y sus abundancias presentan distribuciones unimodales entre los gradientes. Sin embargo el efecto de los gradientes en las relaciones de distancia entre sitios, calculado con base a datos de abundancia, no necesariamente es lineal. Los métodos de ordenación tratan de explicar estos fenómenos no lineales en el espacio Euclidiano en gráficas de dos dimensiones, las cuales se terminan representando por curvas en forma de “arco” o “herradura” (Legendre y Legendre, 1998; Podani y Miklós, 2002). Los análisis de coordenadas principales para las matrices de peso y número (figura 11), muestran en sus gráficas este efecto. Tal como lo explican algunos autores, la naturaleza matemática de su construcción, se basa cuando hay un cambio progresivo a lo largo de un gradiente ambiental (Legendre y Legendre, 1998; Podani y Miklós, 2002).

Este efecto de “arco” o “herradura” muestra una clara interpretación biológica, la cual está definida principalmente por el segundo eje, por medio del cual es posible distinguir como en los dos ACoP, los individuos cuya alimentación se basa principalmente en la familia Engraulidae, se ubican en la cola superior (positiva); mientras que las dietas dominadas por varios tipos de crustáceos (principalmente camarones), se encuentran en la cola inferior (negativa). Las diferencias en las especies que componen las colas, están dadas de acuerdo a la importancia ya sea gravimétrica o numérica de las presas nombradas dentro de sus dietas.

El análisis de la ACoP basado en la matriz gravimétrica (figura 11 izquierda) muestra como la cola superior está representada principalmente por *L. guttatus* y *S. peruviana*, mientras que *C. robalito* se localiza principalmente en la cola inferior. El organismo correspondiente al pargo lunarejo que se ubica al extremo de la cola inferior del segundo eje, mostró en su contenido estomacal braquiuros. Por otra parte, las dos principales coordenadas de este análisis basado en la matriz numérica (figura 11 derecha) muestra la misma tendencia ya descrita y a pesar que un individuo de *P. opercularis* consumió una elevada cantidad de engraulidos, la cola

superior está dominada principalmente por el papelillo, mientras que la inferior considera tanto a las rasposas, los ratones amarillos y los constantinos.

Los valores más altos en número y peso están representados por los extremos de las colas (mayores valores en el primer eje), mientras que en la zona media de la curva se encuentran aquellas especies cuya alimentación no está dominada por uno de estos dos grupos ya mencionados (camarones y engraulidos), sino por una combinación de los mismos, o en su defecto por individuos que contienen otro tipo de presas dentro de su espectro alimentario.

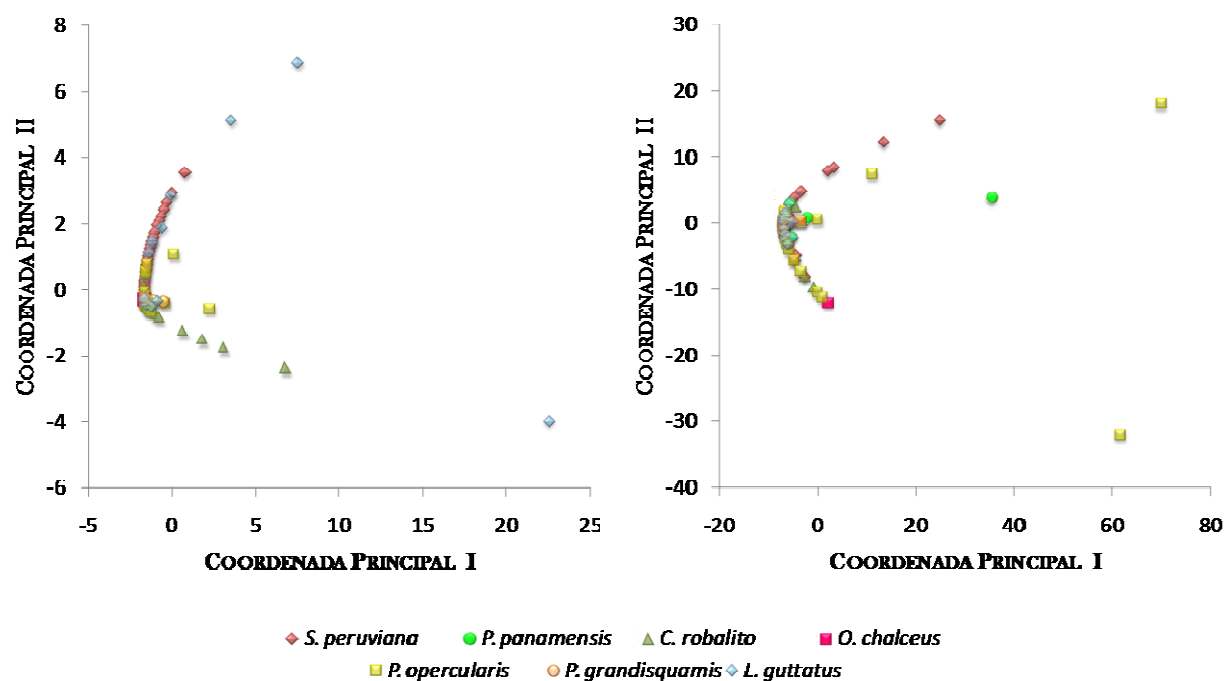


Figura 11. Análisis de coordenadas principales para la matriz trófica basada en la información gravimétrica (izquierda) y numérica (derecha) de las presas.

A pesar de que algunos autores se interesan por desdoblar o enderezar este arco para reconstruir los gradientes originales que subyacen en los datos observados; las soluciones matemáticas para esto, aún no han dado resultados satisfactorios (Legendre y Legendre, 1998). Con el fin de estimar si los datos originales podrían tener implícito un error por el arco, se propuso ajustar los valores a un modelo polinomial eliminando así este efecto (figura 12), y posteriormente comparar la información estimada por el modelo, con la original. De esta manera se calcularon matrices de distancia euclidiana tanto para los datos originales como para los valores ajustados del modelo, y estas fueron comparadas por medio de una prueba de

Mantel basada en el método de Pearson (con 1000 permutaciones), obteniendo un valor del estadístico r cercano a uno (1) en ambos casos (tabla 4). Esto indica que existe una correlación significativa entre las comparaciones tanto en los datos originales como en los obtenidos con el modelo, por lo que la información original proveniente del ACoP, puede analizarse sin que requiera otro procedimiento adicional. Por lo anterior y teniendo en cuenta que las gráficas resultantes de los ACoP tienen interpretación biológica; el análisis trófico y sus análisis subsiguientes se hicieron sin realizar otro tipo de transformaciones.

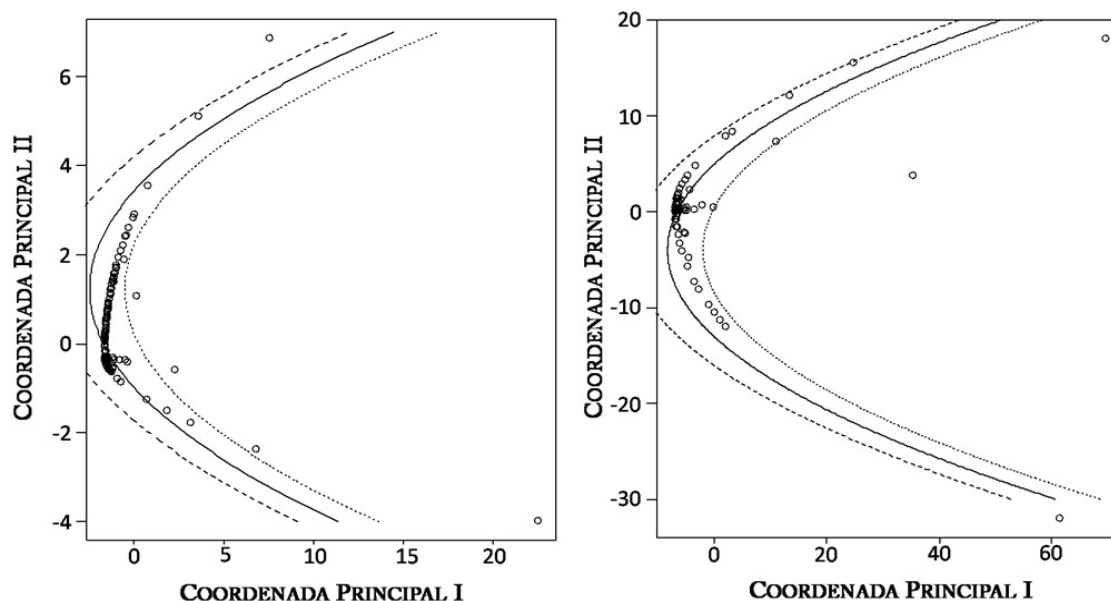


Figura 12. Ajuste del modelo polinomial a la información proveniente del ACoP para la matriz trófica gravimétrica (izquierda) y numérica (derecha).

Tabla 4. Resultados de la prueba de Mantel para las comparaciones entre las matrices de distancia de la información trófica resultante de los análisis de coordenadas principales y los valores de los modelos polinomiales ajustados.

Comparación	Estadístico r de Mantel	Significancia
Gravimétrica -vs- Modelo	0.8055	<0.001
Númerica -vs- Modelo	0.8104	<0.001

Análisis de Varianza

Mediante la aplicación de la MANOVA no paramétrica, fue posible determinar que al menos la dieta de una de las especies difiere significativamente ($p < 0.001$) del resto, tanto en la matriz gravimétrica (F: 9.3641) (tabla 5), como en la matriz numérica (F: 6.3167) (tabla 6).

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza multivariado no paramétrico general, basado en la matriz trófica gravimétrica.

	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de Cuadrados	F-Modelo	R ²	Pr (>F)
Especies	6.00	105.50	17.58	9.36	0.16	< 0.001 ***
Residuales	285.00	535.15	1.88		0.84	
Total	291.00	640.65			1.00	

Tabla 6. Resultados análisis de varianza multivariado no paramétrico general, basado en la matriz trófica numérica.

	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de Cuadrados	F-Modelo	R ²	Pr (>F)
Especies	6.00	1274.55	212.43	6.32	0.11	< 0.001 ***
Residuales	293.00	9853.29	33.63		0.89	
Total	299.00	11127.84			1.00	

Para determinar cual o cuales especies fueron las responsables de estas diferencias, se llevo a cabo el mismo procedimiento para cada una de las combinaciones de las especies encontrando que tanto a nivel numérico como gravimétrico, no hay diferencias significativas entre las dietas de *S. peruviana* y *L. guttatus*; así como del pargo con *P. opercularis* y *P. grandisquamis*; ni de esta última especie con *O. chalceus* y *P. panamensis*. *C. robalito* por su parte, muestra una dieta similar a *P. grandisquamis* en términos numéricos, pero gravimétricamente se asemeja más a la dieta de *O. chalceus* (tablas 7 y 8).

Tabla 7. Información resultante del análisis de varianza multivariado no paramétrico para cada combinación de especies basada en la matriz gravimétrica. La parte superior de la diagonal corresponde a los valores de F, mientras que la inferior son los niveles de significancia de cada una de las comparaciones. Los valores sombreados corresponden a aquellos que no presentan diferencias estadísticamente significativas (Bonferroni = 0.0024)

	<i>C. robalito</i>	<i>L. guttatus</i>	<i>O. chalceus</i>	<i>P. grandisquamis</i>	<i>P. opercularis</i>	<i>P. panamensis</i>	<i>S. peruviana</i>
<i>C. robalito</i>		6.6287	7.3491	8.1524	6.7266	11.6243	38.2160
<i>L. guttatus</i>	< 0.001		2.2300	2.6563	3.0349	3.7009	2.2049
<i>O. chalceus</i>	0.0070	0.0410		1.3919	2.0836	4.8035	23.4152
<i>P. grandisquamis</i>	0.0020	0.0060	0.0501		1.6306	1.5265	25.7239
<i>P. opercularis</i>	< 0.001	0.0030	0.1391	0.1391		3.1205	24.0827
<i>P. panamensis</i>	0.0010	< 0.001	0.0080	0.1121	< 0.001		38.6605
<i>S. peruviana</i>	< 0.001	0.0881	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	

Tabla 8. Información resultante del análisis de varianza multivariado no paramétrico para cada combinación de especies basada en la matriz numérica. La parte superior de la diagonal corresponde a los valores de F, mientras que la inferior son los niveles de significancia de cada una de las comparaciones. Los valores sombreados corresponden a aquellos que no presentan diferencias estadísticamente significativas (Bonferroni = 0.0024).

	<i>C. robalito</i>	<i>L. guttatus</i>	<i>O. chalceus</i>	<i>P. grandisquamis</i>	<i>P. opercularis</i>	<i>P. panamensis</i>	<i>S. peruviana</i>
<i>C. robalito</i>		5.5944	7.1344	2.5277	5.2911	4.6681	18.5190
<i>L. guttatus</i>	0.0010		3.0411	1.7996	3.2178	1.7109	7.0790
<i>O. chalceus</i>	< 0.001	0.0010		3.3500	2.6360	2.3337	8.2022
<i>P. grandisquamis</i>	0.0771	0.0691	0.0010		2.7667	1.5119	9.3209
<i>P. opercularis</i>	0.0010	0.0090	0.0340	0.0220		4.4661	11.0190
<i>P. panamensis</i>	< 0.001	0.0931	0.0721	0.1842	< 0.001		10.3940
<i>S. peruviana</i>	< 0.001	0.0040	0.0010	0.0060	< 0.001	0.0010	

7.2.3. SIMILITUD TRÓFICA

El análisis de agrupación desarrollado teniendo en cuenta la frecuencia de aparición, y con un punto de corte del 85% de similitud en la dieta de las especies, permite observar cuatro grupos conformados de la siguiente manera: **1.** *O. chalceus*, **2.** *S. peruviana*, **3.** *P. opercularis* y *L. guttatus*, y **4.** *C. robalito*, *P. panamensis* y *P. grandisquamis* (figura 13).

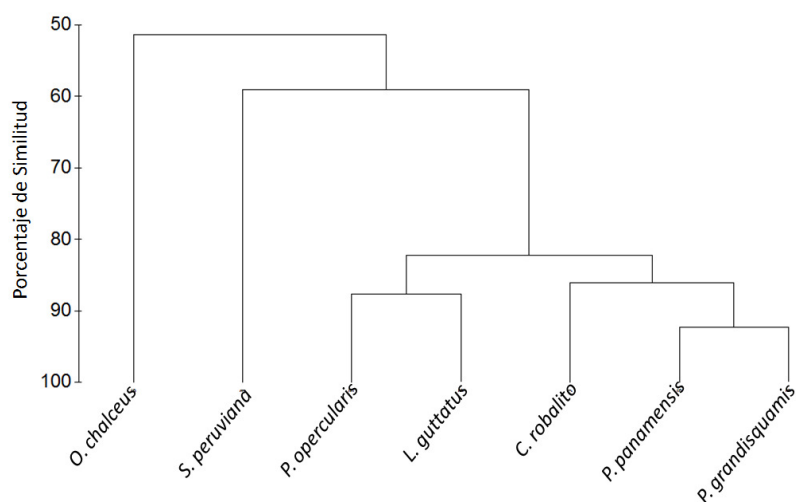


Figura 13. Análisis de agrupaciones de similitud trófica entre las especies con base en el índice de frecuencia de aparición.

El grupo de mayor similitud trófica está conformado por *P. panamensis* y *P. grandisquamis* (92.29 %), lo cual responde a que sus dietas están en ambos casos dominadas por crustáceos y en menor proporción por peces y moluscos. Para *P. panamensis* dentro del grupo de crustáceos, los estomatópodos son los que tienen mayor importancia caracterizados

principalmente por las especies *Squilla mantoidea* y *S. biformis* (figura 14), mientras que para *P. grandisquamis* son los camarones con individuos de las familias Euphausiidae, Penaeidae, Sicyonidae y Processidae (figura 15).

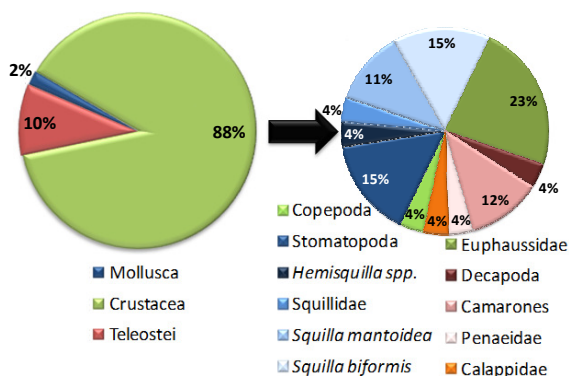


Figura 14. Composición de presas para *Pomadasys panamensis* en grandes grupos (izquierda) y con los ítems presa detallados de los crustáceos (derecha) de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.

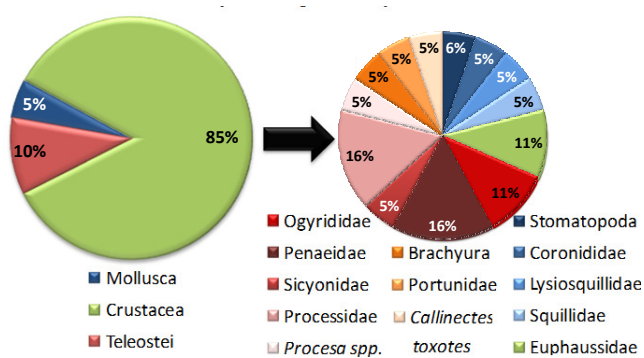


Figura 15. Composición de presas para *Pseudupeneus grandisquamis* en grandes grupos (izquierda) y con los ítems presa detallados de los crustáceos (derecha) de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.

C. robalito presenta una dieta muy similar a estas dos especies, con la diferencia que no se identificaron moluscos en su espectro alimentario; los crustáceos de mayor importancia son los camarones de los cuales se resalta la importancia de las especies *Farfantopenaeus californiensis*, *Farfantopenaeus* spp. y *Solenocera mutator* (figura 16).

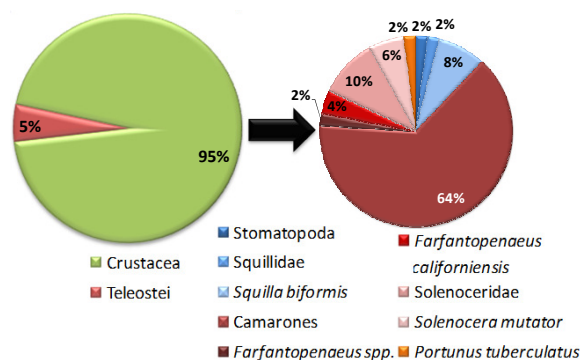


Figura 16. Composición de presas para *Centropomus robalito* en grandes grupos (izquierda) y con los ítems presa detallados de los crustáceos (derecha) de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.

La siguiente agrupación con un 87.70 % de similitud trófica es de *P. opercularis* y *L. guttatus*, debido a que, a pesar que los crustáceos continúan siendo las presas de mayor importancia en ambos casos, los teleósteos también alcanzan valores muy importantes en el espectro trófico de estas especies. En la dieta de *P. opercularis*, los camarones son los crustáceos de más importancia destacándose los individuos del género *Processa*; y en menor proporción *Xiphopenaeus riveti* e individuos de las familias Ogyridae y Solenoceridae, así como estomatópodos de la familia Squillidae (figura 17). Por otra parte, los crustáceos en la dieta de *L. guttatus* están representados en proporciones similares por estomatópodos (familia Squillidae), Braquiuros (familias Portunidae y Xanthidae) y camarones no identificados (figura 18).

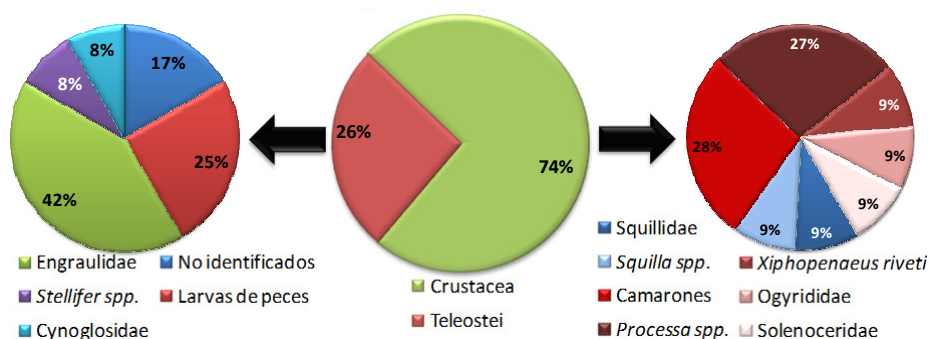


Figura 17. Composición de presas para *Polydactylus opercularis* en grandes grupos (izquierda) y con los ítems presa detallados de los crustáceos (derecha) y teleósteos (izquierda), de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.

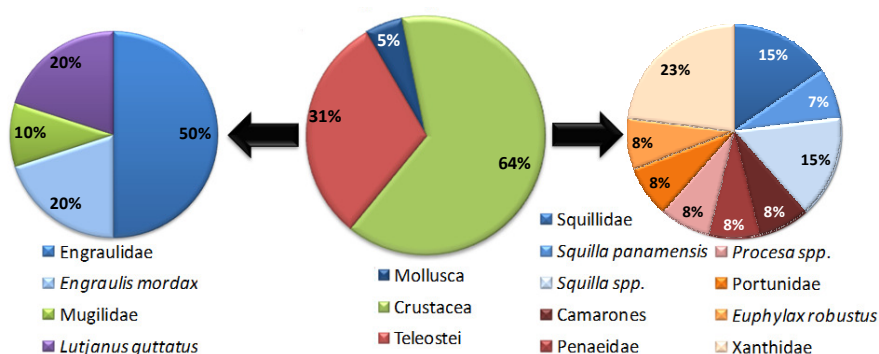


Figura 18. Composición de presas para *Lutjanus guttatus* en grandes grupos (centro) y con los ítems presa detallados de los crustáceos (derecha) y teleósteos (izquierda), de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.

Los teleósteos en la dieta de ambas especies estuvieron constituidos principalmente por la familia Engraulidae, aunque *P. opercularis* también tuvo presas de las familias Sciaenidae y

Cynoglosidae; mientras que *L. guttatus* se alimentó también de individuos de la familia Mugilidae, además de exponer un comportamiento de canibalismo (figuras 18).

S. peruviana no se agrupa con el resto de las especies por que los teleósteos, pertenecientes a la familia Engraulidae son el grupo más importante en la dieta, dejando a los crustáceos con una baja representación (figura 19). Por último, la razón por la que *O. chaldeus* tampoco presenta ninguna agrupación con las otras especies es que presenta la mayor amplitud de dieta incluyendo en su alimentación cinco grandes grupos taxonómicos: poliquetos, teleósteos, moluscos, equinodermos y crustáceos, siendo estos dos últimos los de mayores valores de frecuencia de aparición. Los ofiuros son los de mayor representación dentro de los equinodermos y los braquiuros dentro de los crustáceos (figura 20).

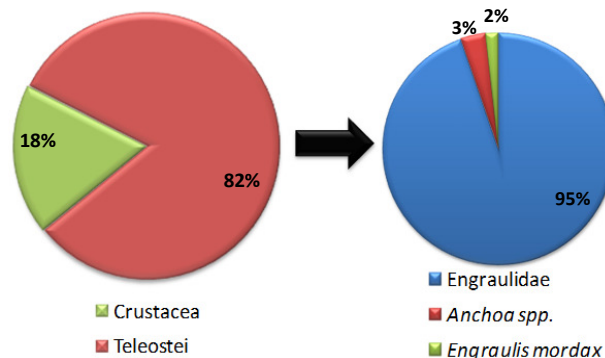


Figura 19. Composición de presas para *Selene peruviana* en grandes grupos (izquierda) y con los ítems presa detallados de los teleósteos (derecha), de acuerdo al índice de frecuencia de aparición

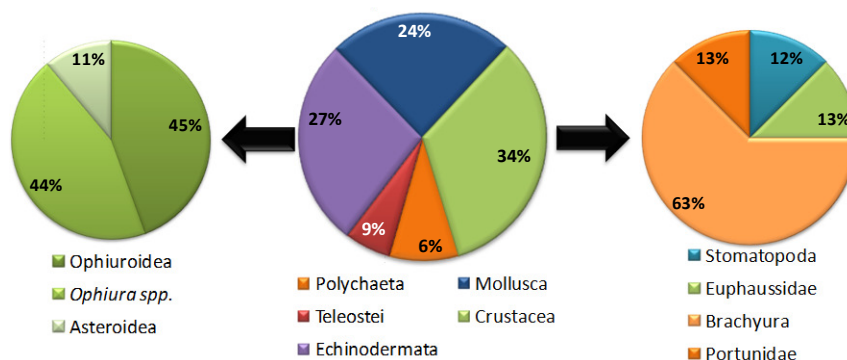


Figura 20. Composición de presas para *Orthopristis chaldeus* en grandes grupos (centro) y con los ítems presa detallados de los equinodermos (izquierda) y teleósteos (derecha), de acuerdo al índice de frecuencia de aparición.

Con base en la similitud de dietas de las siete especies ya descritas, y con un punto de corte en el análisis de agrupamiento de 85 % pueden identificarse cuatro gremios alimentarios compuestos de la siguiente manera: omnívoros (*O. chalcus*), carcinófagos (*P. panamensis*, *C. robalito*, *P. grandisquamis*), carcinófagos – ictiófagos (*L. guttatus*, *P. opercularis*) e ictiófagos (*S. peruviana*) (figura 21).

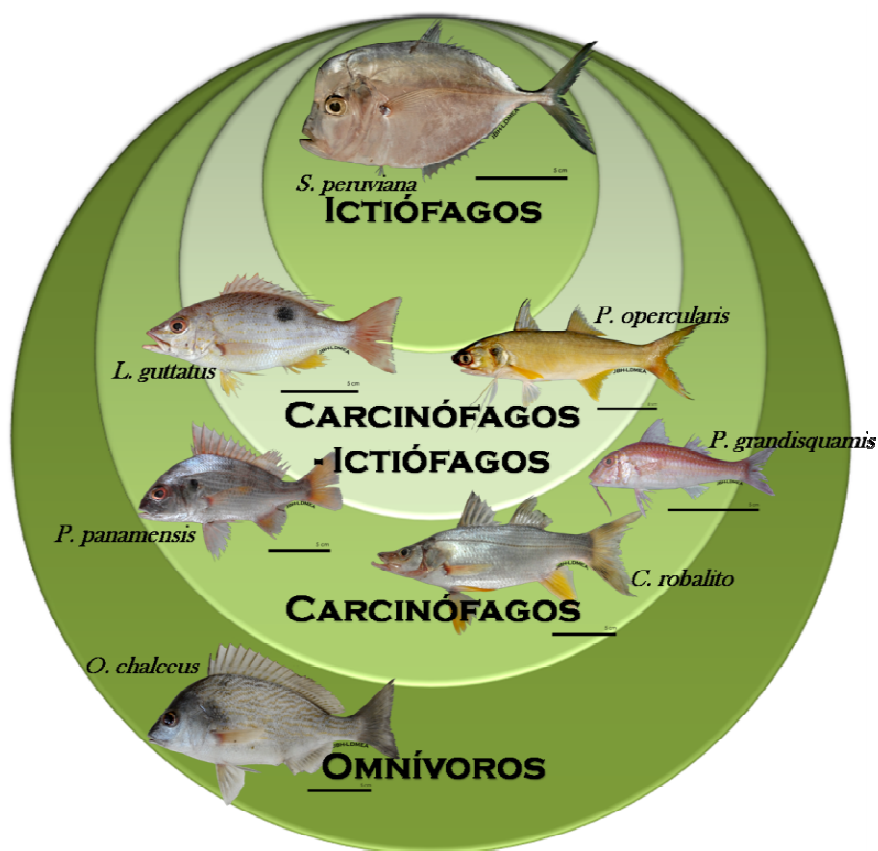


Figura 21. Gremios alimentarios encontrados para las siete especies de peces analizadas teniendo como base la frecuencia de aparición de las presas.

7.3. MORFOLOGÍA DE LAS ESPECIES

En un total de 276 fotografías se ubicaron 4416 puntos homólogos fijos y 3588 semi puntos deslizantes con el fin de capturar de manera apropiada la información morfológica de las siete especies del presente estudio (tabla 9).

Tabla 9. Número de fotografías analizadas para cada una de las especies estudiadas.

Especie	Número de fotografías
<i>Centropomus robalito</i>	42
<i>Lutjanus guttatus</i>	36
<i>Orthopristis chalceus</i>	41
<i>Pomadasys panamensis</i>	46
<i>Polydactylus opercularis</i>	37
<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	40
<i>Selene peruviana</i>	34
Total	276

En razón a que *S. peruviana* tiene una forma muy distinta a las especies típicamente asociadas a fondos blandos, se realizó un procedimiento adicional para comprobar que la inclusión de esta especie no causara ningún sesgo al análisis de las formas^o de las otras seis especies. Para esto se realizó en dos ocasiones el cálculo de las formas mediante el método de superposición Procrustes y subsecuentemente el análisis de componentes principales (ACP), incluyendo y excluyendo al papelillo. Posteriormente fueron comparadas las dos matrices de coordenadas resultantes para las seis especies mediante una prueba de Mantel, basada en las matrices de distancia euclidiana de cada una; y con el fin de poder observar esta relación se desarrollo adicionalmente una regresión lineal entre ambos conjuntos de datos. Los resultados muestran que no hay diferencias estadísticamente significativas entre las dos matrices de distancias con un nivel de significancia menor a 0.1, y que la relación entre las dos matrices de datos es muy alta, alcanzando una pendiente muy cercana a uno en la regresión lineal (tabla 10).

Tabla 10. Resultados de la prueba de Mantel y la regresión lineal para la comparación de matrices de coordenadas de la forma, incluyendo y excluyendo a *S. peruviana*.

Estadístico <i>r</i> de Mantel	0.9998	Significancia	<0.1
Coeficientes de la regresión lineal			
Intercepto	-0.0008	Pendiente	1.0149

7.3.1. DIFERENCIACIÓN DE FORMAS

El análisis de varianza multivariado (MANOVA) basado en la matriz de coordenadas de las siete especies, permitió comprobar como al menos una de ellas presenta diferencias significativas en la forma del cuerpo (tabla 11), lo cual además puede verse de manera gráfica en el análisis de componentes principales cuyos dos principales ejes de variación explican en conjunto 73.75 % de la variación total de la forma de las especies (CP I: 63.36 % y CP II: 10.40 %) (figura 22). De acuerdo al ajuste de Bonferroni ($\alpha = 0.00238$) y basados en la matriz de distancias significativas entre cada pareja de especies (tabla 12), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las formas del cuerpo de *L. guttatus*, *O. chalceus* y *P. panamensis*; mientras que la forma del cuerpo de las otras especies si mostraron diferencias evidentes entre sí.

Tabla 11. Resultados del análisis de varianza multivariado basado en la información morfométrica de las especies.

	Grados de libertad (GL)	Coeficiente de Prueba deWilks	F aproximado	GL del numerador	GL del denominador	Pr(>F)
Especies	6	7.704 e -11	267.42	252	1370.9	< 2.2 e -16 ***
Residuales	270					

Tabla 12. Matriz de distancias euclidianas entre cada par de especies, basada en la información morfométrica. Los valores sombreados corresponden a aquellas especies sin diferencias significativas entre sí.

	<i>C. robalito</i>	<i>L. guttatus</i>	<i>O. chalceus</i>	<i>P. grandisquamis</i>	<i>P. opercularis</i>	<i>P. panamensis</i>	<i>S. peruviana</i>
<i>C. robalito</i>	1	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001
<i>L. guttatus</i>	0,0001	1	0,0077	0,0001	0,0001	0,0113	0,0001
<i>O. chalceus</i>	0,0001	0,0077	1	0,0001	0,0001	0,0025	0,0001
<i>P. grandisquamis</i>	0,0001	0,0001	0,0001	1	0,0001	0,0001	0,0001
<i>P. opercularis</i>	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	1	0,0001	0,0001
<i>P. panamensis</i>	0,0001	0,0113	0,0025	0,0001	0,0001	1	0,0001
<i>S. peruviana</i>	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	1

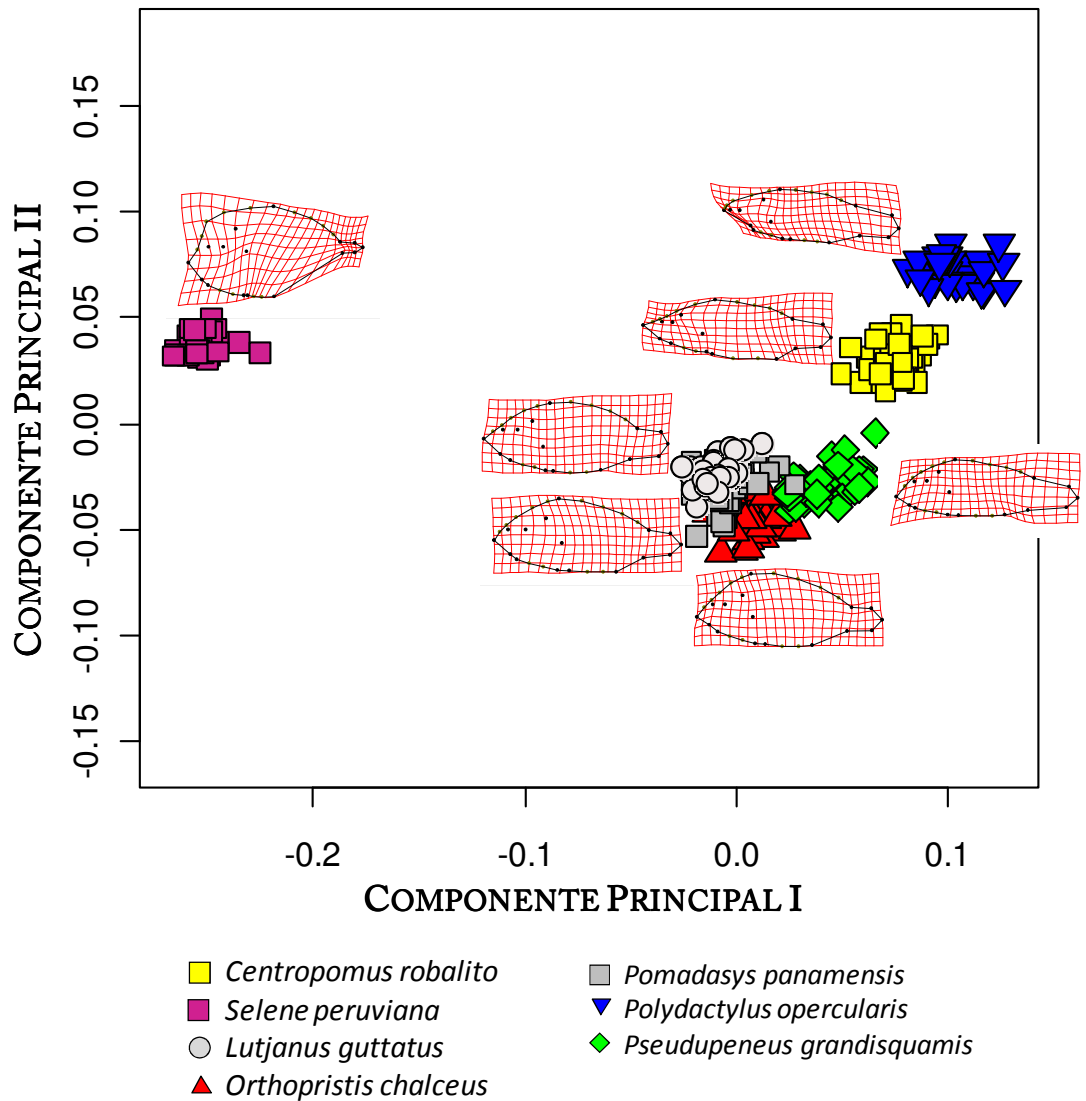


Figura 22. Análisis de componentes principales de la información morfométrica de las siete especies de estudio, con sus respectivas placas finas de deformación.

A pesar de que el pargo, la rasposa y el burro blanco no presentaron diferencias significativas, el ACP permite observar que a pesar de que existe una superposición en las formas, hay una tendencia a diferenciarse morfológicamente entre ellas. El chivito también alcanza a tener esta superposición de formas; sin embargo su forma promedio se aleja más de este grupo. En este análisis de ordenación también es posible apreciar un gradiente marcado, definido por los dos primeros ejes de variación, que va desde *P. opercularis* hasta *O. chalceus*, estando *S. peruviana* un poco separada del mismo (figura 22).

7.3.2. PLACAS FINAS DE DEFORMACIÓN.

La forma en que el gradiente previamente mencionado actúa, puede observarse en las torsiones relativas máximas positivas [(+) TR] y negativas [(-) TR] de cada eje de variación con respecto a la configuración consenso. De acuerdo a esto es posible observar como el gradiente del primer eje de variación está definido por varias características como la elongación y altura del cuerpo, la altura del pedúnculo caudal, y el punto de inserción anterior de la aleta anal. Los valores negativos de este eje se caracterizan por un pedúnculo caudal delgado, un cuerpo alto y poco elongado y la aleta anal muy larga. Por su parte el segundo eje está definido principalmente por la forma del rostro el cual en su máxima torsión positiva tiende a ser cóncavo dorsalmente y convexo ventralmente, aunque también muestra diferencias en la longitud de la aleta anal, así como la posición de la aleta pectoral, el ojo y el opérculo que también varían anterior o posteriormente, según la forma de la cabeza (figura 23).

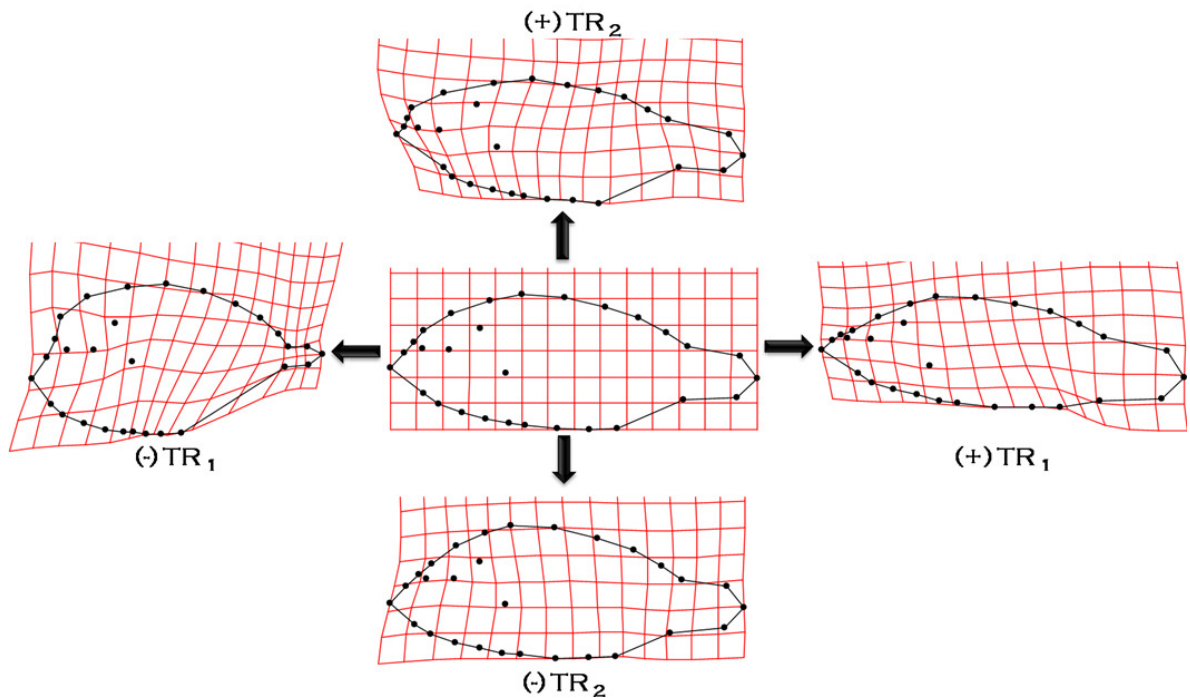


Figura 23. Torsiones relativas máximas positivas y negativas de los dos principales ejes de variación de la forma. Centro: configuración consenso; izquierda y derecha: primer eje de variación; superior e inferior: segundo eje de variación.

Por medio de las placas finas de deformación (figura 24) es posible apreciar que las diferencias en la forma lateral de *S. peruviana* se dan por que esta especie presenta una región frontal achatada y alta, así como exhibe un cuerpo poco elongado y alto, que eleva el contorno dorsal de la forma y baja la línea media ventral de la misma, además de que el contorno ventral del pedúnculo caudal está muy por encima de la configuración consenso. Su forma también está caracterizada por la longitud de la aleta anal, que se ubica en una pendiente pronunciada.

Antagónicamente *P. opercularis* y *P. grandisquamis* exhiben una línea ventral del pedúnculo caudal mucho más baja que la configuración consenso, haciendo de esta una estructura muy robusta (figura 24). Estas dos especies junto con *C. robalito*, también presentaron diferencias significativas en la forma del cuerpo, que responden principalmente a que la altura del mismo es mucho menor que la forma promedio. Tanto el ratón amarillo como el constantino, presentaron diferencias en la parte ventral de su cabeza, la cual refleja en realidad la información de la posición y longitud de la boca (figura 3). La variación en la forma de esta área se dirige posteriormente para el ratón amarillo, y anteriormente para el robalito.

L. guttatus es la especie cuya forma representó menores variaciones con respecto a la configuración consenso, sin presentar diferencias significativas en forma con *P. panamensis* y *O. chalceus*, de las cuales, la rasposa es la que mayor diferencias da principalmente por el contorno dorsal del cuerpo el cual se eleva hacia el punto de inserción anterior de la aleta dorsal y se baja en el final de la misma, con respecto a la configuración consenso (figura 24).

S. peruviana y *P. opercularis* son las especies que presentan una mayor variación en la posición de los ojos, puesto que el papelillo los tiene más atrás, mientras que en el ratón amarillo se ubican más adelante. El punto superior del opérculo por su parte tiene una posición más anterior que la promedio en *C. robalito*, quedando muy cercana a los ojos; siendo la aleta pectoral el carácter muestreado que menor variación tiene en todas las especies (figura 24).

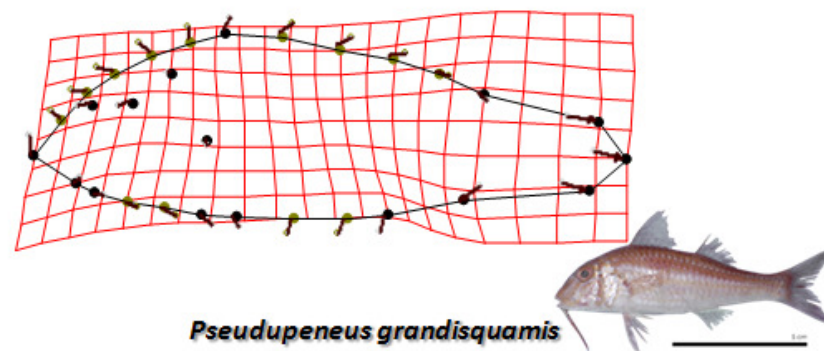
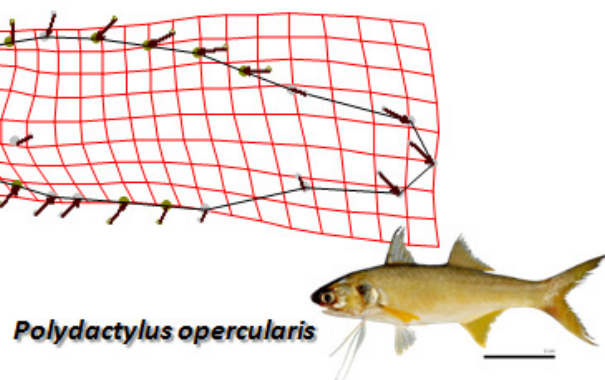
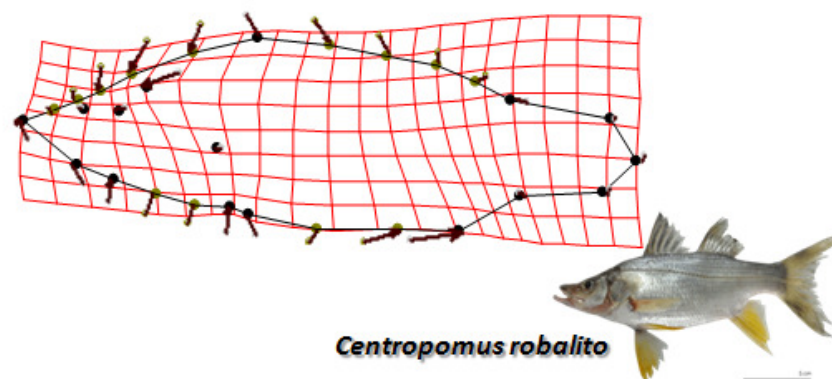
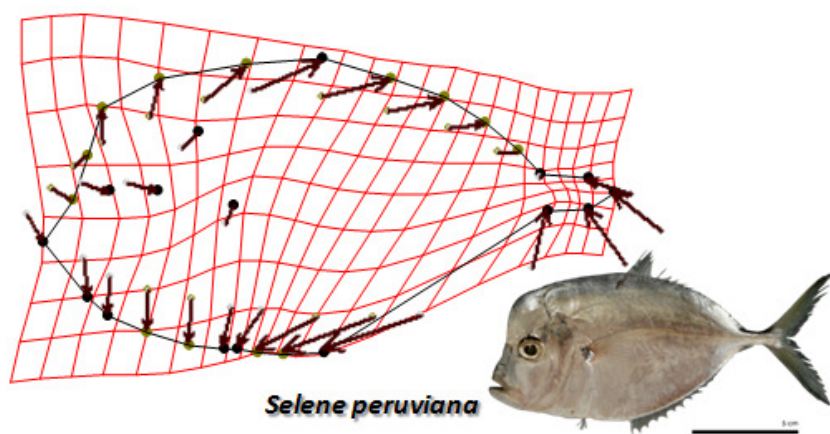


Figura 24. Placas finas de deformación con sus vectores de variación con respecto a la configuración consenso.

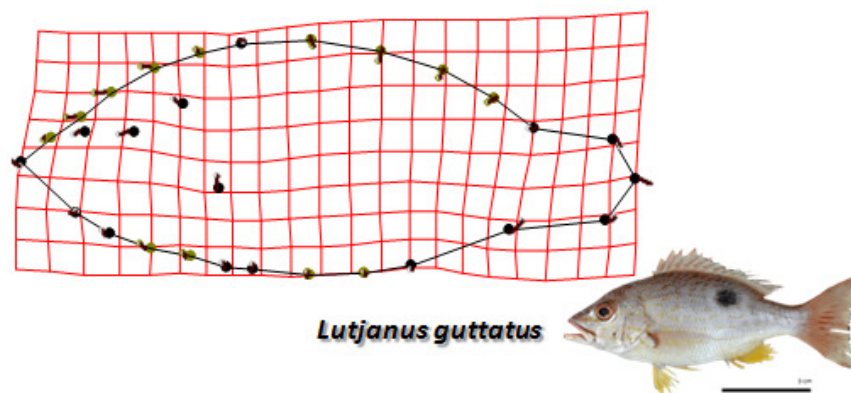
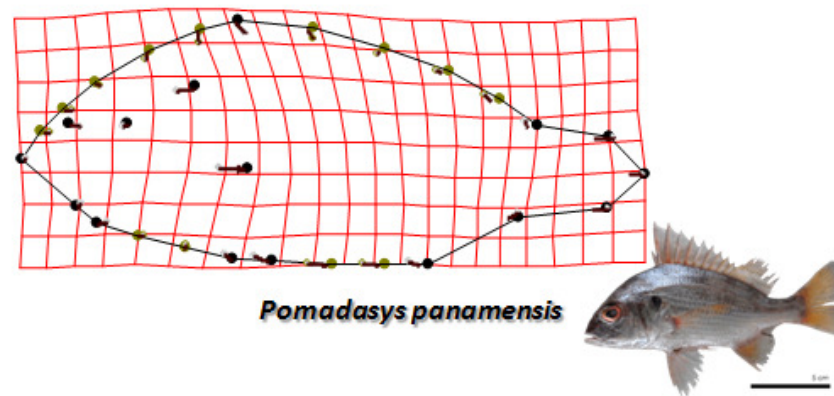
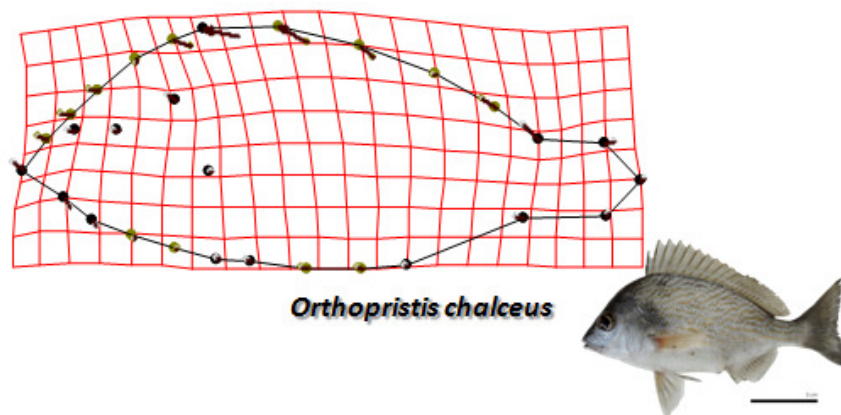


Figura 24 (continuación). Placas finas de deformación con sus vectores de variación con respecto a la configuración consenso.

7.4. ECOMORFOLOGÍA ALIMENTARIA

Después de haber caracterizado robustamente tanto el espectro trófico de las especies, como la forma de cada una de ellas, se analizó la posible relación de estos dos aspectos. Las relaciones entre la morfología de las especies analizadas y su ecología trófica fueron determinadas con base en la información gravimétrica de las presas, pues de esta depende el aporte energético que el depredador requiere para mantener su estructura física. Este procedimiento también se llevó a cabo con base en la matriz numérica que provee información sobre la disponibilidad de presas en el medio. Para ambas matrices la prueba de Mantel muestra un estadístico muy alto, revelando que hay una evidente asociación entre las variables morfológicas y las variables tróficas, siendo esta relación ligeramente mayor con la información trófica numérica, en comparación con la gravimétrica (tablas 13 y 14). Estos análisis indican de manera cuantitativa la influencia de la variación de las características que determinan la habilidad de los peces para alimentarse de tipos de presas específicos. Los resultados de este procedimiento se pueden observar también de manera gráfica por medio de una regresión lineal, en donde se demuestra la asociación entre las variables morfológicas con las tróficas (figuras 25 y 26).

Tabla 13. Resultados de la prueba de Mantel y la regresión lineal para la relación de matrices de la información morfométrica y trófica (con base en la matriz numérica).

Estadístico r de Mantel	0.9381	Significancia	0.004
Coeficientes de la regresión lineal			
Intercepto	0.0421	Pendiente	0.0009

Tabla 14. Resultados de la prueba de Mantel y la regresión lineal para la relación de matrices de la información morfométrica y trófica (con base en la matriz gravimétrica).

Estadístico r de Mantel	0.8234	Significancia	0.033
Coeficientes de la regresión lineal			
Intercepto	0.063	Pendiente	0.0026

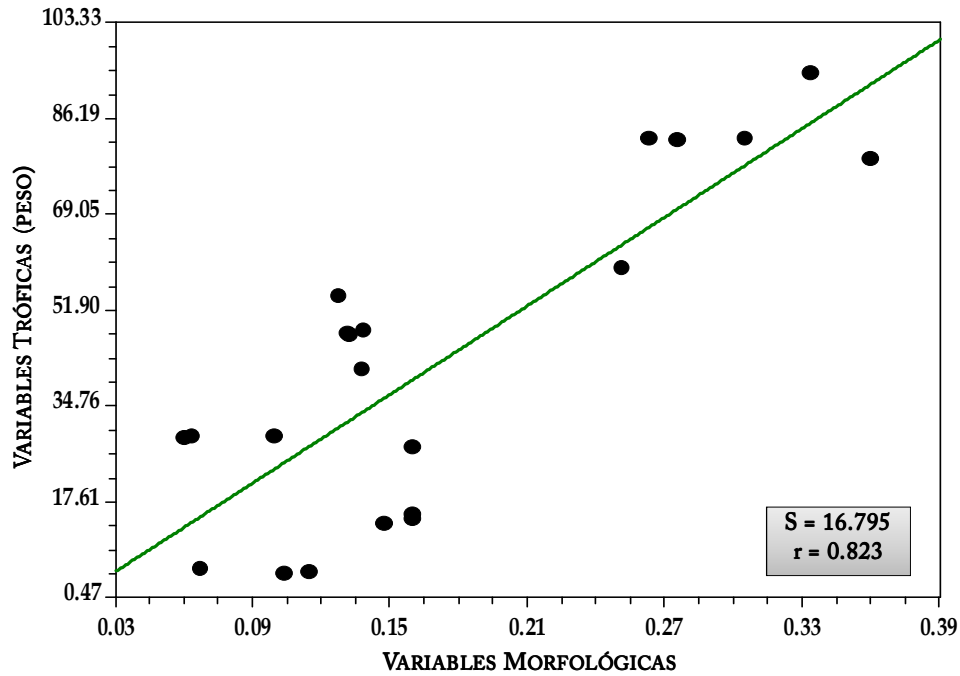


Figura 25. Regresión lineal que muestra la asociación entre las variables morfológicas y las variables tróficas (con base en la matriz gravimétrica) de las siete especies analizadas. Las variables corresponden a las distancias euclidianas entre cada pareja de especies.

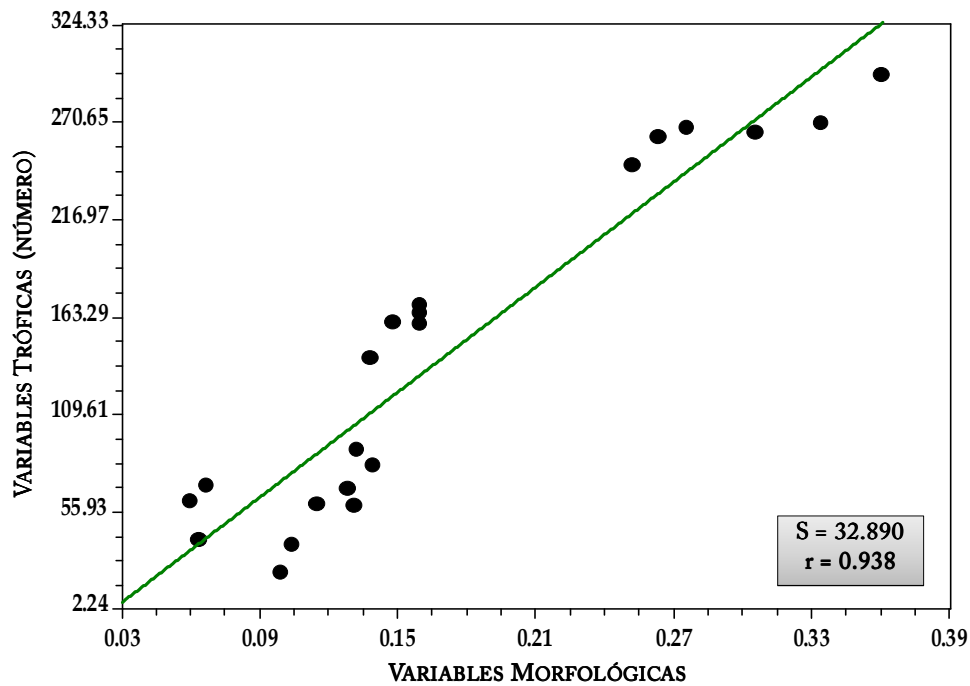


Figura 26. Regresión lineal que muestra la asociación entre las variables morfológicas y las variables tróficas (con base en la matriz numérica) de las siete especies analizadas. Las variables corresponden a las distancias euclidianas entre cada pareja de especies.

8. DISCUSIÓN

Los fondos blandos son sustratos inestables con baja complejidad topográfica, compuestos de partículas sedimentarias como arenas, arcillas, limos y cienos. Este ecosistema ofrece alimento y protección a una amplia variedad de organismos invertebrados y vertebrados adaptados morfológica y fisiológicamente a habitar este ambiente, permitiendo interacciones entre organismos con dinámicas biológicas poblacionales distintas, que le proporcionan una alta complejidad. Estos organismos tienen un elevado efecto en las redes tróficas pelágicas, pues al transferir las sustancias ingeridas a niveles tróficos superiores, constituyen un vínculo entre los ecosistemas bentónico y pelágico; además de ser fundamentales en los procesos de reciclaje de nutrientes en la columna de agua. Por esta razón, las especies presentes en este hábitat, permiten inferir sobre la calidad del ambiente marino mediante los parámetros estructurales de las comunidades bentónicas (riqueza, diversidad, densidad, distribución, etc.), y son considerados indicadores de perturbaciones antrópicas y naturales (Guzmán y Ardila, 2008).

El ecosistema de fondos blandos de la plataforma continental de Nayarit, mostró una riqueza de especies de peces conformada por 134 taxa; sin embargo, como ya se explicó previamente solo se trabajó con siete especies de seis familias pertenecientes al suborden Percoidei, por haber sido identificadas hasta el nivel taxonómico de especie, presentar una dieta completamente caracterizada y poder ser comparables bajo el mismo protocolo morfométrico (anexo 2).

Las elevadas abundancias de *Selene peruviana* en los muestreos provocan incertidumbre en razón a que su forma del cuerpo está más asociada a la zona pelágica que a la bentónica, de modo que la razón por la que esta especie se encuentra tan frecuentemente en los fondos blandos no se conoce con completa claridad. Por esto, podría considerarse que su representación en los muestreos pudo estar dada por su captura en el momento en el que el arte de pesca estaba emergiendo y no ser propiamente una especie asociada a los fondos blandos, o ya sea, que muchos de los arrastres se hicieron en aguas muy costeras que no alcanzaban grandes profundidades, por lo que pudieron haberse capturado individuos de capas de agua

superiores dada la altura de la red (anexo 1). Sin embargo, Smith-Vaniz (1995) hace énfasis en que a pesar de ser una especie pelágica en sus primeros estadios de vida, al crecer forma agregaciones cerca al fondo; lo cual es una opción muy factible teniendo en cuenta que fue la especie predominante en este estudio en términos de abundancia (tabla 3).

Los mapas de distribución de las especies (anexo 4) muestran la mayor concentración de capturas en la zona costera y hacia la parte media del litoral de Nayarit; sin embargo, a pesar de que por medio de la información recopilada en el presente trabajo, es posible inferir zonas y preferencias de hábitat; es importante resaltar que la distribución de las especies acá descrita, está completamente restringida a las áreas en las que opera la flota camaronera y la intensidad de los muestreos en las mismas. Además las especies de este estudio hacen parte de la fauna acompañante del camarón por lo que el muestreo del presente trabajo no fue diseñado para proporcionar de manera exacta este tipo de información.

La ictiofauna asociada a los fondos blandos también aporta indirectamente una importante fuente de información sobre la dinámica de los ecosistemas, puesto que es una de las principales vías de flujo de energía del bentos hacia la comunidad de peces demersales; por lo que una estimación adecuada de estos flujos es la base para el manejo racional de los recursos naturales (Guzmán y Ardila, 2008). La depredación es un proceso muy amplio que a través del tiempo ha mostrado una enorme variedad de estrategias en los animales (Bonsall y Hassell, 2008). De cada una de estas estrategias depende en gran parte el éxito ecológico que cada individuo tiene en el ambiente, ya que el alimento provee la energía y los nutrientes necesarios para cumplir su ciclo de vida, pues afecta de manera directa aspectos como el crecimiento, la reproducción y el desarrollo, manutención y protección de la estructura física propia (De Carvalho y Hashimoto, 2006).

Las interacciones entre los depredadores y las presas hacen de los análisis tróficos una herramienta eficaz para entender las relaciones entre las especies de un ecosistema. Estas interacciones a su vez definen la dinámica poblacional a distintas escalas espaciales que oscilan desde niveles regionales hasta de metapoblaciones, pues la abundancia de diferentes competidores puede estar definida por la presencia o ausencia de distintos depredadores, o incluso por enemigos naturales como los parásitos o por efectos de cambios en las condiciones climáticas. Las abundancias entre los depredadores y las presas tienden a fluctuar de manera oscilatoria, de modo que cuando la población de los depredadores es baja, el tamaño poblacional de las presas será grande; así mismo, si las presas incrementan, los depredadores seguirán esta tendencia produciendo un efecto inverso posterior, perjudicando la población de presas y disminuyendo su número. Cuando las presas se vuelven escasas, el tamaño poblacional de los depredadores se reduce, promoviendo de esta manera que el ciclo inicie nuevamente (Bonsall y Hassell, 2008).

“La cantidad de alimento para cada especie establece naturalmente el límite extremo al que puede llegar en su crecimiento; pero con mucha frecuencia el alimento que pueda obtener no determina el número medio de una especie, si no el que sirva o no de presa a otros animales.”
(Darwin, 2005)

Los ciclos circadianos de luz y temperatura han sido considerados por muchos autores como los principales sincronizadores de los ritmos biológicos en la naturaleza (López-Olmeda *et al*, 2006). Los diferentes patrones de alimentación de cada una de las especies contienen información muy valiosa en el momento de entender la ecología trófica de las especies, pues los procesos de competencia no solo están definidos por los recursos compartidos, si no por conductas de alimentación en el mismo tiempo y espacio por parte de los depredadores.

En un sentido amplio la competencia puede considerarse como la interacción de dos organismos que tratan de obtener un recurso común que puede ser limitante, de manera que cualquier ventaja adicional que consiga uno de ellos, afectará al otro. Esta interacción entre las especies generalmente se centra en la obtención del alimento, ya sea por lograr una mayor cantidad del mismo, por utilizarlo de manera más eficiente o por resistir a condiciones

adversas que se representan por la falta de alimento. Los procesos de competencia pueden ser por explotación (cuando la realización de una actividad por parte de un competidor limita indirectamente el acceso al otro competidor) o por interferencia (cuando varios organismos inciden sobre un mismo recurso, al mismo tiempo) (Margalef, 1980; Odum, 1985). Siguiendo este concepto, es importante resaltar que aunque la restricción de alimento puede inducir procesos competitivos, los recursos no necesariamente deben estar limitados para que exista este proceso.

Los patrones diarios de alimentación que se describen en el presente trabajo, deben ser tomados con precaución dado que pueden presentar variaciones que respondan a las condiciones tanto de la zona, como de la estación del año; de modo que cambios en el fotoperiodo, así como en la temperatura del agua, que se relaciona con la disponibilidad de alimento, podrían derivar en modificaciones de estos patrones (Azzaydi *et al.* 2007). De esta manera y teniendo en cuenta los resultados de las abundancias de las especies (tabla 3), la distribución en las capturas de las especies (anexo 4), el grado de digestión y porcentaje de llenado (figura 9), la descripción de la dieta (figuras 10 y 11) y los análisis de varianza multivariados (MANOVA) no paramétricos (tablas 7 y 8), pueden inferirse estos patrones de competencia en espacio y tiempo.

La semejanza reportada en la dieta del papelillo y el pargo lunarejo no solo está dada por las altas proporciones de engraulidos en su alimentación en términos gravimétricos, sino también porque se alimentan en momentos del día similares (mañana y tarde), aunque en proporciones distintas; pues *L. guttatus* lo hace principalmente en horas de la mañana, mientras que *S. peruviana* se alimenta preferentemente en la tarde (figura 9b, c). Los engraulidos, que constituyen la razón de la competencia entre estas dos especies, está siendo mejor utilizado por el papelillo, puesto que no solo tiene una alta importancia en peso, sino también en número y frecuencia de aparición; adicionalmente *S. peruviana* mostró una abundancia mayor que el pargo lunarejo y sus características morfológicas están mejor adaptadas para alimentarse de teleósteos, como se explica de manera detallada, más adelante (tabla 3, figura 10b, 11 y 22). Por lo anterior se considera que a pesar de compartir momentos del día

similares para alimentarse (mañana y tarde), es probable que *L. guttatus* prefiera desarrollar en mayor proporción su actividad alimenticia en la mañana, con el fin de reducir la energía requerida al competir con *S. peruviana* en la captura de alimento, aún cuando el recurso no sea una limitante. El pargo además complementa su alimentación, con elevadas proporciones de crustáceos, de manera similar a las dietas de *P. grandisquamis* y *P. opercularis*, con quienes no comparte los mismos horarios de alimentación (figura 9c, e, g).

La dieta de *P. grandisquamis* tampoco mostró diferencias significativas con la alimentación de *P. panamensis* y *O. chalceus*, pues las tres especies tienen abundantes proporciones de camarones en su dieta, aunque algunos otros tipos de ítems alimenticios también pueden encontrarse. Sin embargo los momentos principales de alimentación registrados tanto para el chivito, como para el burro blanco, revelan que se alimentan en distintos momentos del día (figura 9f, g); caso contrario a la rasposa, la cual parece alimentarse a cualquier hora sin ninguna distinción (figura 9d).

La alimentación de *O. chalceus* y *C. robalito* mostraron semejanzas en términos gravimétricos y dado que la rasposa se alimenta durante todo el día, podría darse un proceso de competencia directa sobre el constantino al momento de capturar las presas; sin embargo, la competencia entre estas especies no puede ser probada dado que no hay información si el recurso es una limitante, además de que las especies tienen abundancias muy similares (figura 9a, tabla 3). A diferencia de esto, *C. robalito* y *P. grandisquamis* a pesar de su semejanza en la dieta numéricamente, no parecen estar alimentando a horas similares (figura 9a, g).

La mayoría de las especies analizadas muestran una tendencia a alimentarse en horas de luz, aprovechándola para detectar las presas por medio de la visión; sin embargo algunas especies como *P. grandisquamis* tienen estructuras adicionales modificadas para detectar las presas como los barbillones que están dotados de papilas gustativas, empleándolos para palpar y escarbar el fondo permitiéndoles mayor autonomía al momento de cazar sus presas (Schneider, 1995 a).

Los índices calculados dan información de los hábitos alimentarios de cada una de las especies, pues la frecuencia de aparición refleja la periodicidad de cada ítem alimentario en la dieta general de la especie, el índice numérico da información de la abundancia de las presas, mientras que el gravimétrico es una medida que refleja el valor nutricional de la dieta (Cortes, 1997), pues a pesar de que el aporte energético es distinto para cada presa, sus valores están relacionados con la biomasa de las mismas (kilocalorías/gramo). Específicamente al analizar la dieta de cada especie basados en los índices calculados, *P. panamensis* demuestra que los eufáusidos son organismos con alta disponibilidad en la zona, sin embargo a pesar de ser importantes dentro de la alimentación de esta especie, energéticamente aportan poco por su peso bajo. A diferencia de ellos, los estomatópodos tienen menor abundancia en la dieta, pero gravimétricamente tienen mayor importancia por la energía que aportan a su depredador (figura 10e). Este espectro alimentario difiere en gran medida, del descrito por López-Peralta y Arcila (2002) en la costa Pacífica colombiana para la misma especie, quienes le atribuyen el mayor porcentaje de la dieta al necton dentro de los cuales resaltan la familia Engraulidae y en menor proporción ítems alimentarios de las familias Trichiuridae y Lutjanidae. Los crustáceos bentónicos también fueron descritos por estos autores, de los cuales se resaltan los ostrácodos, camarones y en menor proporción los estomatópodos.

Es evidente que la diferenciación de dietas este dada por las distancias geográficas entre las dos áreas de muestreo (Pacífico colombiano y mexicano); sin embargo puede verse que la diversidad de presas en ambas regiones es similar, por lo que la distinción en la alimentación no está dada por limitación en acceso a las presas, sino a otros factores. Dado que López-Peralta y Arcila (2002) desarrollaron su estudio durante un fuerte evento El Niño ocurrido en 1997, es probable que las poblaciones de crustáceos hubiesen sido más susceptibles a cambios drásticos ambientales, que pudieran haber provocado la disminución en las poblaciones, haciendo que la competencia de los depredadores sobre este recurso se incrementa, induciendo entonces a que las especies se especialicen en otro tipo de presas con mayor disponibilidad o menor competencia en el momento (como los engraulidos). Bajo esta suposición se asumiría que los crustáceos sufren un efecto mucho mayor que los engraulidos, para los cuales ya está bien documentado una repercusión elevada que aminora de manera significativa sus poblaciones (Meerhoff, 2008). Sin embargo los efectos del evento El Niño sobre las

comunidades bentónicas aún es desconocido, aunque algunos autores consideran que las alteraciones ambientales como las variaciones interanuales si pueden impactar con una gran magnitud a las poblaciones de organismos asociadas a los fondos (Godínez *et al. sin publicar*, En: Godínez-Domínguez *et al.* 2008).

Los crustáceos también son los principales componentes en la dieta de *P. grandisquamis*, sin embargo la mayoría de estos presentaban elevados niveles de digestión y no permitieron una mejor identificación de los mismos. Desde el punto de vista gravimétrico, los huevos de peces tienen un aporte energético significativo en la dieta de esta especie, aunque con una baja abundancia y disponibilidad en el medio; por el contrario, los camarones de las familias Penaeidae y Processidae, así como los teleósteos, tienen una importancia gravimétrica y numérica significativa (figura 10g). Resultados similares son reportados por Ramírez-Luna *et al.* (2008) en la costa ecuatoriana, quienes demuestran una clara preferencia por los camarones peneidos, mientras la familia Squillidae tiene un aporte muy bajo en la dieta.

La alimentación de *P. grandisquamis* es muy similar a lo reportado hace 10 años en la plataforma continental de Jalisco y Colima (Raymundo *et al.* 2006), en donde también se reportan elevadas abundancias de crustáceos sin identificar en su dieta. Dentro de este grupo, los estomatópodos son considerados como el ítem de mayor importancia en el estudio de Raymundo *et al.* (2006), mientras que en actual estudio, estos organismos tienen menor frecuencia y abundancia que los camarones. Sin embargo, debe destacarse que desde el punto de vista gravimétrico, los estomatópodos tienen un mayor aporte energético que los camarones, por lo que representan una importante fuente de alimentación en la dieta de *P. grandisquamis*.

Los camarones son parte esencial de la dieta de *C. robalito* con los más altos valores de frecuencia, abundancia y peso. De estos la familia Solenoceridae es la de mayor aporte en peso y número, resaltando dentro de esta la especie *Solenocera mutator*. Los estomatópodos representados por *Squilla biformis* también tienen un aporte significativo a la dieta de esta especie, seguidos por *Farfantopenaeus californiensis* (figura 10a). Resultados similares para la especie fueron reportados por Díaz y Soto (1988), los cuales muestran a los camarones

peneidos como la principal fuente de alimentación de esta especie hace 20 años, demostrando sin duda, una clara preferencia por estas presas que se mantiene en el tiempo. También puede estar indicando una alta disponibilidad del recurso camarón o una baja competencia por el mismo.

La dieta de *P. opercularis* está constituida por una elevada abundancia de crustáceos con altos niveles de digestión que no permitieron identificarlos a taxones más específicos. De estos se hace evidente que las especies del género *Processa* muestran una alta abundancia, aunque poco aporte energético debido a su bajo peso en la dieta. Por el contrario los teleósteos representados por la familia Engraulidae, y por el género *Stellifer* de la familia Sciaenidae, tienen poca abundancia en la dieta, con una frecuencia de aparición media; por lo que su importancia recae en el significativo aporte en peso, proporcionando una mayor contribución energética a esta especie (figura 10f). Estos resultados coinciden parcialmente con los encontrados para la misma especie por López-Peralta y Arcila (2002) quienes describieron como principal presa a los teleósteos, seguidos por una elevada proporción de detritus, al igual que camarones de los géneros *Solenocera* y *Processa*; así como algunos bivalvos de la familia Cardiidae con muy baja importancia en la dieta.

“... como se producen más individuos de los que es posible que sobrevivan, tiene que haber forzosamente en todos los casos lucha por la existencia, ya sea del individuo con otro de la misma especie, o con los de especies distintas, o con las condiciones físicas de la vida”

(Darwin, 2005)

Los crustáceos con elevados niveles de digestión y que imposibilitan las identificaciones a taxones más específicos, también son muy abundantes y frecuentes en la dieta de *L. guttatus*, aunque con muy bajo aporte en peso, posiblemente por la degradación de la mayoría de sus estructuras en el proceso digestivo o por la presencia de individuos muy pequeños. Por el contrario los teleósteos no alcanzan niveles tan elevados de abundancia pero si representan los ítems

de mayor importancia gravimétrica en la dieta de esta especie, siendo Engraulidae la familia de mayor representatividad, aunque también se nota la presencia de las familias Lutjanidae y Mugilidae, evidenciando de esta manera canibalismo. A pesar de una aparente preferencia ictiófaga en términos gravimétricos; los crustáceos también tienen buena representación en

peso y frecuencia de aparición por la familia Xanthidae, siendo también importantes para los requerimientos energéticos de esta especie (figura 10c).

Numerosos estudios demuestran como los peces y los crustáceos son la base de la alimentación de esta especie e incluso denominan a *L. guttatus* como un depredador oportunista bentónico carnívoro y polífago (Rojas *et al.* 2004). Las proporciones entre estos dos grandes taxa varían en los distintos trabajos, y en varios estudios se ha notado que las proporciones cambian de acuerdo a la talla de los individuos e incluso a la estación del año (Rojas-Herrera y Chiappa-Carrara, 2002). Esta especie ha demostrado que tiene un amplio espectro alimentario, pues los reportes incluyen numerosas familias de teleósteos dentro de las cuales pueden incluirse a Congridae, Polynemidae, Gerreidae, Bregmatoceridae, Clupeidae, Synodontidae, entre otras; con la generalidad de que los engraulidos muestran la mayor importancia para la dieta (Saucedo *et al.* 2006; Rojas *et al.* 2004; Rojas-Herrera y Chiappa-Carrara, 2002). Igualmente para los crustáceos, esta especie ha reportado presas de estomatópodos, camarones, braquiuros e isópodos de distintas familias, demostrando una vez más la gran adaptabilidad de esta especie a los recursos que el medio pueda ofrecer. La proporción similar entre crustáceos y peces encontrada en este estudio puede responder al análisis de estómagos sin la discriminación por tallas, pues tal como lo explicó Rojas-Herrera y Chiappa-Carrara (2002), su alimentación con tallas bajas se basa en crustáceos mientras que a tallas medianas se alimenta en proporciones similares de crustáceos y peces, y solo de teleósteos cuando las tallas son mayores.

Los resultados obtenidos para *S. peruviana* muestran una clara preferencia alimentaria por los teleósteos cuya importancia en peso alcanza el 98 %, con una representación del 74 % en la frecuencia de aparición. La familia Engraulidae es la responsable de aportar la mayor energía alimenticia siendo sin duda el alimento principal, mientras que los crustáceos tuvieron muy baja representación en la dieta de esta especie, a pesar de presentar mayor diversidad de categorías, dentro de los cuales se pueden contar copépodos, eufáusidos, camarones, larvas de diferentes tipos y estomatópodos (figura 10b).

La alimentación descrita en este estudio coincide con lo reportado para la misma especie en la costa Pacífica colombiana, en donde los teleósteos y respectivamente, los engraulidos, son las presas más abundantes (López-Peralta y Arcila, 2002). También reportan cefalópodos como parte importante de su dieta; sin embargo en el presente estudio no se encontraron estos ítems, a pesar de ser muy abundantes e importantes en la pesquería del Pacífico mexicano. Tal como se describió anteriormente, el estudio de López-Peralta y Arcila (2002) se realizó bajo condiciones de un fuerte evento El Niño (1997), en el cual la corriente de Humboldt de agua superficial fría y rica en nutrientes, es reemplazada por una corriente cálida con muy bajo contenido de nutrientes. De esta manera afecta grandes poblaciones de peces, entre ellas las anchoas (engraulidos) cuya pesquería colapsa en Colombia, Ecuador y Perú, durante la presencia de este fenómeno (Meerhoff, 2008). La presencia de cefalópodos en la dieta de los especímenes colombianos pudo darse como una estrategia ante la elevada competencia de varias especies sobre las anchoas.

Sin embargo, Ramírez-Luna *et al.* (2008), recientemente cuantificaron la dieta de *S. peruviana* en el Pacífico ecuatorial mostrando una destacada preferencia por larvas de decápodos, seguida por los teleósteos. Este marcado dominio en la dieta por parte de las larvas hace pensar que los organismos muestreados sean juveniles y esto sea una parte de la ontogenia alimentaria; sin embargo no hay forma de asegurar esta hipótesis pues la información con la que se cuenta es limitada.

La omnivoría parece ser el tipo de alimentación de *O. chalceus* dado que su dieta estuvo representada por organismos poliquetos, teleósteos, equinodermos, moluscos y crustáceos. Los bivalvos reflejan una muy alta abundancia y frecuencia de aparición, sin embargo, su aporte energético es muy bajo; a diferencia de los ofiuros que también son frecuentes, pero su peso es elevado. Los peces son los menos representativos, mientras que los crustáceos y los poliquetos tienen aportes significativos, tanto en peso, número y frecuencia de aparición; siendo la única especie de las siete, que explota de manera eficaz a los poliquetos los cuales juegan un rol importante en la productividad del macrobentos de las plataformas continentales (Knox, 1971) (figura 10d).

Por la composición de presas es posible inferir que de manera general el ecosistema de fondos blandos de la plataforma continental de Nayarit tiene una alta disponibilidad de camarones de los cuales aparentemente las familias Penaeidae y Processidae tienen abundancias significativas. Los eufáusidos también parecen ser abundantes en el medio, aunque solo una especie (*P. panamensis*) tuvo preferencia por ellos. Los bivalvos también están considerablemente representados en el ecosistema, y dentro del grupo de los peces, los engraulidos son los que mayor importancia presentan, evidenciando que a pesar de ser considerados especies pelágicas, al tener una alta representación en la dieta de peces demersales, es probable que realicen migraciones verticales quedando susceptibles a la depredación por parte de la ictiofauna asociada al fondo que a su vez puede realizar estos movimientos en la columna de agua.

Entre los recursos que con su peso aportan mayor contenido energético a los peces de este ecosistema pueden nombrarse a distintos crustáceos (estomatópodos, camarones y braquiuros), peces (Engraulidae y Sciaenidae) y equinodermos (ofiuros).

Los peces analizados en este trabajo y que ya fueron nombrados, hacen parte del grupo de vertebrados con mayor riqueza de especies en el planeta y su diseño corporal refleja el estilo de vida de cada uno; por lo que es importante analizar las características de la forma para entender la diversidad biológica de este grupo y su dinámica en el ecosistema. Estos animales han

desarrollado gran variedad de diseños morfológicos a lo largo de la evolución con el fin de adaptarse al ambiente de manera efectiva, por lo que la forma del cuerpo de cada especie se traduce en una increíble variedad de dinámicas biológicas y ecológicas, que ocupan múltiples nichos ecológicos y se alimentan de casi todas las cosas que tengan algún valor energético (Motta *et al.* 1995 a; Castro y Hueber, 2007).

“... las variaciones, por pequeñas que sean, y cualquiera que sea el origen del que provengan, si en algo son provechosas a los individuos de una especie en sus relaciones infinitamente complejas con otros seres orgánicos y con sus condiciones físicas de vida, tenderán a la conservación de dichos rasgos, que serán generalmente heredados por la descendencia.”

(Darwin, 2005)

Así mismo demuestran un amplio rango de estilos de reproducción y utilizan más sistemas sensoriales que ningún otro grupo de organismos. Como resultado de su larga historia evolutiva y para acceder a esta variedad de nichos ecológicos, estos animales han desarrollado complejas combinaciones de estructuras para llevar a cabo procesos de alimentación, locomoción, respiración y reproducción; produciendo una alta biodiversidad que involucra historias de vida muy variadas (Motta *et al.* 1995 a; Castro y Hueber, 2007). De esta manera, estos organismos pueden considerarse como los modelos ideales para analizar la relación entre la forma de los mismos y su rol ecológico.

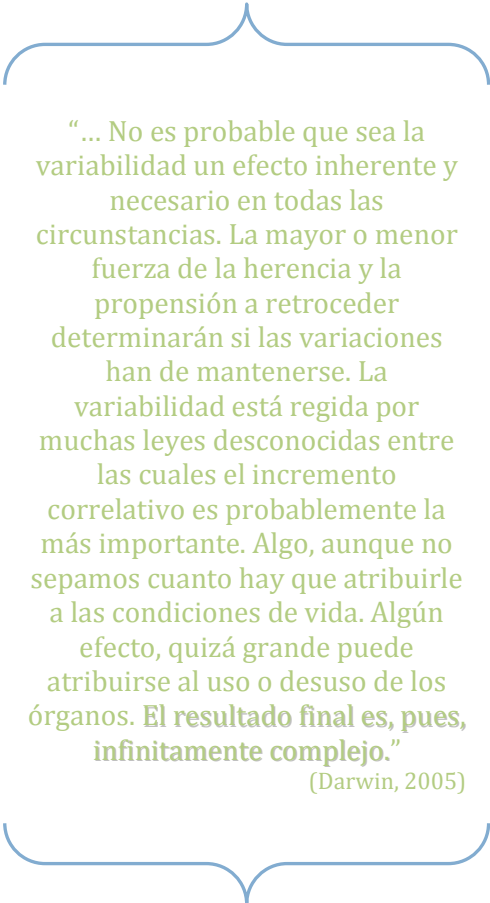
Esta interacción entre la diversidad morfológica y ecológica entre los organismos es justamente el campo de estudio de la morfología ecológica o ecomorfología (Motta y Kotrschal, 1992), cuyo fondo mecanístico es que algunos aspectos de la variación morfológica entre individuos derivan en diferencias funcionales y de desempeño, que a su vez se traducen en información que explica los mecanismos por medio de los cuales los individuos usan los recursos disponibles. La variación morfológica puede estar dada por la selección natural sobre el tiempo evolutivo ó sobre el ciclo de vida, mediante cambios ontogénicos de estructuras para el uso de los recursos; de esta manera, la ecomorfología se convierte en un pilar para establecer aspectos evolutivos de las especies (Motta *et al.* 1995 b, Norton, 1995).

El análisis de la forma del cuerpo de las siete especies analizadas, mostró diferencias significativas entre las configuraciones geométricas del diseño corporal de cada una de ellas (tabla 11), notándose que *S. peruviana* es la forma más extrema (figura 22), pues sin duda tiene características que se asocian con el ambiente pelágico, comparadas con las otras especies cuyo diseño corporal está bien adaptado al ambiente bentónico. Vale la pena resaltar que se comprobó mediante herramientas estadísticas que la inclusión de una forma tan extrema, no afecta los resultados de las otras especies (tabla 10).

Como ya se observó previamente fue posible determinar cinco grupos de los cuales, cuatro están compuestos por una sola especie, mientras que el quinto asocia a *L. guttatus*, *P. panamensis* y *O. chaldeus* que pertenecen a dos familias distintas del suborden Percoidei. Esta

similitud puede ser explicada por la cercanía filogenética entre las especies; sin embargo la carencia de estudios sobre el tema, sólo permite dejar esto como una suposición.

Adicionalmente y después de observar con mayor detalle el ACP (figura 22), se observa que la información recolectada al muestrear la forma del contorno del cuerpo, pudo haber registrado intrínsecamente información sobre el número de aletas dorsales y la forma de la aleta caudal. La información morfológica sobre las aletas no pudo tomarse en consideración puesto que al no ser estructuras fijas y que pueden cambiar de posición y por ende, su forma también varía; requiere de otras estrategias metodológicas para los procesos morfométricos. Sin embargo,



“... No es probable que sea la variabilidad un efecto inherente y necesario en todas las circunstancias. La mayor o menor fuerza de la herencia y la propensión a retroceder determinarán si las variaciones han de mantenerse. La variabilidad está regida por muchas leyes desconocidas entre las cuales el incremento correlativo es probablemente la más importante. Algo, aunque no sepamos cuanto hay que atribuirle a las condiciones de vida. Algún efecto, quizá grande puede atribuirse al uso o desuso de los órganos. **El resultado final es, pues, infinitamente complejo.**”

(Darwin, 2005)

esta es justamente la razón que hace este hecho tan interesante, pues teniendo en cuenta que las características morfológicas que describen los dos ejes de mayor variación, están asociadas en ubicación con la posición de estas aletas; se sugiere que es probable que la configuración de forma del cuerpo, refleje información sobre el tipo de aletas que tienen los peces. Este supuesto está soportado por varios trabajos que ponen en evidencia como estas estructuras consideradas como mecanismos de propulsión, equilibrio y maniobrabilidad (Webb, 1984) y que hicieron su aparición hace cerca de 500 millones de años; han sido piezas claves en el proceso de la diversificación evolutiva de las especies; por lo que la historia evolutiva de cada tipo de aleta, requiere de características específicas en el cuerpo de cada individuo (Lauder y Madden, 2007).

El balance entre la adquisición y el uso de los recursos energéticos de un organismo, es de lo que depende el éxito evolutivo de las especies, y su supervivencia dependerá entonces de la administración óptima de estos recursos (Castro, 1998). Este balance energético está determinado por el gasto de energía ya sea en la locomoción, el metabolismo basal, el

crecimiento, la reproducción, entre otras; y las estrategias que son favorecidas por la selección natural son aquellas que maximicen tanto el crecimiento como la reproducción. La locomoción por su parte, es una característica muy variable pero no menos importante, pues muchas de las actividades que los peces llevan a cabo, dependen de la capacidad y la forma de natación que cada uno tenga (Alexander, 1978; Castro, 1998)

La forma de cada especie nos permite inferir aspectos de su locomoción y por ende reconoce en cierta medida como cada individuo está utilizando los recursos disponibles en el medio para los procesos alimenticios (Alexander, 1978). Las torsiones relativas máximas positivas [(+) TR] y negativas [(-) TR] (figura 23) permiten observar como la longitud y la altura del cuerpo, la altura del pedúnculo caudal y el punto de inserción anterior de la aleta anal, son las características con mayor importancia en la diferenciación de las especies analizadas de acuerdo al primer eje de variación.

El pedúnculo caudal angosto de la (-) TR₁ (figura 23 izq.) permite clasificar parcialmente este morfotipo dentro del tipo de forma carangiforme propuesto por Webb (1984), el cual está contenido dentro del tipo de propulsión periódica impulsado tanto por el cuerpo como por la aleta caudal (BCF, por sus siglas en inglés – *body and caudal fin propulsion*-), caracterizándose por que tiene patrones cinemáticos cíclicos y repetitivos que permiten velocidades constantes durante largos periodos de tiempo. Sin embargo otras características como la inserción de las pectorales en la zona media lateral del cuerpo, las aletas dorsal y anal extendidas caudalmente y un cuerpo corto, también permiten clasificar a este morfotipo en un tipo de locomoción cuya propulsión se da por las aletas medias y pares (MPF, por sus siglas en inglés – *median and paired fin propulsion*-) (Webb, 1984), las cuales a pesar de disminuir su velocidad, permiten una mayor maniobrabilidad en los movimientos (Webb, 1984).

Antagónicamente, el morfotipo determinado por la (+) TR₁ se distingue por poseer un pedúnculo caudal ancho, el cuerpo largo y bajo, además de que la aleta anal es corta. Características de este tipo podrían dar a pensar que este morfotipo también tiene una propulsión tipo BCF, pero en este caso sería transitoria, pues a diferencia de la propulsión

BCF periódica, los movimientos involucrados en ésta son pequeños y no son cíclicos, permitiendo comienzos rápidos de aceleración y giros veloces (Webb, 1984).

Para los depredadores, el comportamiento de la alimentación se basa en el supuesto que las presas van a tratar de escapar, por lo que el objetivo del depredador es minimizar la duración de la interacción para capturar presas, antes de que ellas puedan maniobrar ó alcanzar un escondite (Webb, 1984).

S. peruviana es la especie que más se asemeja al morfotipo generado por la (-) TR₁, la cual teniendo en cuenta lo comentado previamente, evolutivamente ha desarrollado un diseño corporal adaptado para enfrentarse a distintas situaciones. Por una parte está adaptada a habitar en ambientes pelágicos en los cuales no sólo su pedúnculo caudal angosto, sino también su aleta caudal lunada que forma un amplio arco y tiene una relación de aspecto^o alta; le permite una elevada amplitud en desplazamientos locales, así como el control en el ángulo de ataque. Por otra parte, características como que las aletas dorsal y anal estén conformadas por radios suaves, sean simétricas, estén extendidas caudalmente y que el cuerpo sea profundo y comprimido lateralmente, además de las que ya se mencionaron previamente para el tipo de locomoción MPF, le permite vivir cerca al fondo con las facilidades para maniobrar y capturar sus presas (Webb, 1984).

Las otras seis especies tienen mayor semejanza al morfotipo derivado por la (+) TR₁, en el cual el empuje es maximizado con características morfológicas como una gran profundidad del cuerpo especialmente en la zona caudal, así como un cuerpo flexible que permite movimientos de propulsión de elevada amplitud. Por esto, el tipo de propulsión transitoria BCF característico de estas especies, es ideal para capturar presas evasivas que requieren un nivel máximo de aceleración (Webb, 1984).

Vale la pena resaltar que aunque se usa la clasificación propuesta por Webb (1984) para caracterizar las formas y con ellas inferir los patrones locomotores de las especies; ninguna de las siete especies se ajusta de manera precisa a las morfologías óptimas descritas para cada uno de los tipos de locomoción ya nombrados (BCF, MPF). Estas morfologías óptimas y muy

especializadas para un patrón de actividad, reducen el desempeño en cualquier otra tarea, por lo que ya entendiendo las ventajas locomotrices que las características morfológicas dan; las especies en estudio pueden categorizarse de manera un poco más prudente dentro del grupo de locomotores generalistas. Esta agrupación se destaca por que sus integrantes acoplan los modos de locomoción y alimentación de los especialistas, permitiéndoles explotar de manera un poco más amplia los recursos y el ambiente en el que habitan, siendo más exitosos a nivel evolutivo (Webb, 1984).

La ecomorfología alimentaria de las especies de peces analizadas en el presente estudio, pudo ser establecida con éxito mediante la prueba de Mantel (figuras 25 y 26), la cual muestra una correlación positiva entre las variables morfológicas y las tróficas. Adicionalmente los análisis de ordenación para estas variables (ACoP y ACP) (figuras 11 y 22), permiten observar que el efecto del arco descrito para las variables tróficas, puede también estar implícito en las variables morfológicas de manera menos evidente, aunque en este caso está determinado por el primer eje de variación (CP1).

La forma más sencilla de poder entender esta relación es invirtiendo la posición de los dos ejes principales de variación ya sea en el ACoP (figura 11) o en el ACP (figura 22), de modo que pueda observarse la adecuada correspondencia de las especies entre las colas de ambos arcos (PCA y PCoA); pues a pesar de que algunos individuos de *L. guttatus* en el PCoA de la matriz trófica basada en peso (figura 11 izquierda) y *P. opercularis* en el PCoA de la matriz trófica basada en número (figura 11 derecha), son las especies que producen la elongación del arco ubicándose en las puntas de las colas; la ubicación en el espacio de ordenación de la mayoría de individuos, tienen relaciones de distancia similares.

Esta relación muestra como las especies cuyas formas del cuerpo se asocian a las características descritas para la (-) TR₁ se alimentan principalmente de engraulidos, puesto que la estrategia de escape de estos organismos se enfoca a la formación de cardúmenes, por lo que los depredadores necesitan desarrollar una alta capacidad de nado por periodos relativamente largos de tiempo. Inversamente, las especies cuya configuración geométrica se parece más a las particularidades nombradas para la (+) TR₁, tienen a los crustáceos como base

de su alimentación, puesto que presas como los camarones tienen grandes habilidades para escapar rápidamente, pero no para mantener una aceleración constante en el escape, por el contrario, sus estrategias de evasión a la depredación se basan principalmente en esconderse en cavidades o enterrarse en el sustrato.

Los tipos de locomoción especialista nombrados anteriormente (BCF y MPF), tienen grandes ventajas de ahorro energético para capturar un tipo de presa específico; sin embargo tienen grandes limitaciones en las presas que deben consumir. Por una parte, los especialistas periódicos BCF tienen elevadas demandas energéticas y por ende requieren concentrarse en ítems alimentarios de gran tamaño. A su vez, los especialistas transitorios BCF, a pesar de no necesitar la misma demanda energética, por su comportamiento de esperar a que las presas se acerquen a ellos lo suficiente, para que puedan acelerar y capturarlas sin mucha persecución; también precisan presas de tamaños relativamente grandes puesto que las presas medianas y pequeñas generalmente tienen muy amplias distribuciones, por lo que requerirían habilidades mayores de nado a velocidades constantes para capturarlas. Estas presas de tamaños menores podrían ser aprovechadas por los especialistas MPF; sin embargo la distribución de las mismas les dificulta esta tarea pues estos individuos a pesar de ser muy buenos maniobrando, requieren de lugares para esconderse, pues de lo contrario quedarían muy expuestos a depredadores (Webb, 1984).

Por esta razón los locomotores generalistas están más adecuados a capturar las presas con menor presión por depredación (menor tamaño, mayores densidades y distribuciones) por los especialistas (Webb, 1984), como es el caso de las siete especies de este trabajo, quienes limitan las especializaciones locomotoras con tal de incrementar las capacidades de depredación y evasión. Adicionalmente, estas especies muestran otro tipo de adaptaciones que les permiten incrementar el nicho trófico al cual pueden acceder, así como pueden adecuarse más fácilmente a cambios drásticos en la estructura del hábitat ya sean por causas del ambiente natural o por efectos antrópicos.

Son numerosas las adaptaciones que los peces han desarrollado a lo largo de la evolución para adaptarse exitosamente al medio; dentro de ellas pueden nombrarse los radios libres y

filamentosos de las pectorales de *P. opercularis* que le permite escarbar en el sustrato y remover presas, al igual que los barbillones de *P. grandisquamis* que además presentan estructuras sensoriales que le ayudan en la detección de su alimento. Sin embargo una de las más interesantes modificaciones morfológicas es el desarrollo de mandíbulas protusibles de *C. robalito*, la cual es una característica crítica en la selección del alimento y permite ampliar su dieta permitiendo incluir partículas alimentarias pequeñas y evasivas, siendo incluso, una característica que facilitó la radiación de los peces hacia hábitats con mayor complejidad estructural (Webb, 1984, Schneider, 1995 a, b).

Lo anterior refleja como la morfología puede influir en la alimentación de un organismo mediante diferentes vías; ya sea limitando el rango fenotípico de presas que un depredador puede capturar o consumir, o influyendo en la efectividad o eficiencia con que un depredador captura, consume y asimila un determinado tipo de presa (Wainwright y Richard, 1995).

Sin embargo, vale la pena reiterar que a pesar de que la morfología está constituida por caracteres que los organismos adquieren durante su historia evolutiva y que requieren de tiempos relativamente largos para cambiar; la alimentación depende directamente de la disponibilidad de presas que existan en el medio. Por esto, pueden existir ligeras variaciones en la manera en que la morfología de un individuo le permite acceder a los recursos del medio, dependiendo de la disponibilidad de presas en este. De esta manera, la diversidad morfológica de un ambiente específico, estará determinada por las condiciones del hábitat, y por su consecuente disponibilidad de recursos.

9. CONCLUSIONES

La mayor concentración de las capturas están restringidas a la zona costera media del litoral de Nayarit y *Selene peruviana* fue la especie con mayores abundancias reportadas durante la época de estudio, confirmando que es una especie que se asocia frecuentemente a los fondos blandos.

Lutjanus guttatus y *Selene peruviana* compiten por alimentarse de engraulidos en los mismos momentos del día, aunque en distintas proporciones, pues el pargo se alimenta principalmente en la mañana, mientras que el papelillo lo hace en la tarde. La competencia está dada por las abundancias más elevadas de *S. peruviana* en relación a *L. guttatus*, así como por la mayor habilidad morfológica del papelillo para capturar este tipo de presas y por la segregación horaria evidente en la alimentación de las especies.

Durante las horas de la noche tanto *Orthopristis chalceus*, como *Centropomus robalito* explotan el recurso de los crustáceos; sin embargo, la competencia entre estas especies no puede ser probada dado que no hay información si el recurso es una limitante, además de que las especies tienen abundancias muy similares.

Se encontraron cuatro gremios alimentarios derivados de la información del índice de frecuencia de aparición; dentro de estos *Selene peruviana* se separa como un depredador ictiófago, *Lutjanus guttatus* y *Polydactylus opercularis* se alimentan en proporciones similares de crustáceos y peces, mientras que las especies carcinófagas son *Pomadasyss panamensis*, *Centropomus robalito*, y *Pseudupeneus grandisquamis*. El único representante de la omnivoría fue *Orthopristis chalceus*.

Teniendo en cuenta la información de abundancia numérica y gravimétrica de las presas, hay semejanzas en la dieta de algunas especies, dentro de las cuales se resalta a *Selene peruviana* y *Lutjanus guttatus* que comparten a los peces de la familia Engraulidae como presas muy

importantes. A su vez, la dieta del pargo, el chivito (*P. grandisquamis*) y el ratón amarillo (*P. opercularis*), es similar por que se alimentan no solo de peces engraulidos, si no de otras familias de teleósteos, además de que los crustáceos también hacen parte de esta. Mientras que la alta representación de camarones es lo que hace similar la alimentación de *P. grandisquamis*, *Orthopristis chalceus* y *Pomadasys panamensis*.

Los peces son los principales responsables del acoplamiento entre el ambiente pelágico y el bentónico, destacándose el papel que tiene la familia Engraulidae en los procesos de transferencia de energía en el ecosistema demersal de la plataforma continental de Nayarit.

Con base en la información de la forma pudieron caracterizarse cinco morfotipos agrupándose en uno de ellos tres especies de dos distintas familias, probablemente por su cercanía filogenética (*Lutjanus guttatus*, *Pomadasys panamensis* y *Orthopristis chalceus*).

Los análisis de la forma derivados de la morfometría general del cuerpo, de las siete especies analizadas, pueden estar revelando intrínsecamente una asociación directa con la forma de la aleta caudal (truncada, semi lunada o lunada), así como con el número de aletas dorsales que cada especie presenta (una o dos).

Al analizar la variación morfológica lateral del cuerpo de los peces, puede notarse que las diferencias en la forma están dadas principalmente por la longitud y altura del cuerpo, la altura del pedúnculo caudal y el punto de inserción de la aleta anal; y en menor proporción por la forma del rostro, la posición del ojo, el opérculo y la aleta pectoral.

La forma de las especies permite inferir aspectos de su locomoción y por ende, algunas características de su comportamiento alimenticio. Todas las especies fueron categorizadas como locomotores generalistas, sin embargo cada una ha desarrollado especializaciones

morfológicas que le permiten explotar con mayor éxito los recursos disponibles, en los ambientes que cada una puede aprovechar.

La forma más extrema la presentó *Selene peruviana* debido a que su diseño corporal le permite enfrentarse a distintas situaciones pues sus características morfológicas le dan la habilidad no solo de poder nadar por largos periodos de tiempo y tener control en el ángulo de ataque, sino que además también está adecuada para habitar ambientes con estructuras complejas en los cuales puede maniobrar para depredar o evitar enemigos.

Las características de las otras seis especies les permiten tener un buen rendimiento en el ecosistema de fondos blandos, pues su morfología maximiza el empuje y permite movimientos de propulsión de elevada amplitud. Sin embargo, la diferenciación morfológica de cada una de ellas también logra que puedan explotar distintos recursos en distintas magnitudes.

La ecomorfología alimentaria de las siete especies fue comprobada gracias a una asociación positiva entre las variables morfológicas y las variables tróficas; estas últimas expresadas en términos numéricos y gravimétricos.

La ecomorfología alimentaria de las especies muestra como los morfotipos más parecidos a la torsión relativa máxima negativa $[(-)TR_1]$, se asocian a presas con mayor capacidad de nado (engraulidos), cuya estrategia de escape es la formación de cardúmenes por largos periodos de tiempo, puesto que los depredadores pueden mantener aceleraciones por largas distancias de manera constante. Por el contrario, las formas más parecidas a la torsión relativa máxima positiva $[(+)TR_1]$ se asocian a presas cuyo escape se desarrolla de manera rápida ya sea escondiéndose en cavidades o enterrándose en el sustrato (crustáceos).

La morfología externa del cuerpo de las siete especies analizadas, esta correlacionada con su alimentación indicando que tanto el ambiente, como la disponibilidad de recursos, permiten a

estos individuos hacer uso de las variaciones morfológicas que han adquirido durante su historia evolutiva.

10. RECOMENDACIONES

El presente trabajo hace evidente que el tipo de aletas y la forma de las mismas, pueden ser definidas por la forma del contorno del cuerpo; sin embargo, la forma en que esta asociación se da, no se puede explicar por la falta de morfometría en estas estructuras. Por esto se recomienda incluirlas con protocolo morfométrico adecuado, con el fin de dilucidar que características del cuerpo de un pez, se asocia con un tipo y una forma específica de aletas.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, D. C., & M.L. Collyer. 2007. Analysis of character divergence along environmental gradients and other covariates. *Evolution*, 61: 510-515.
- Adams, D.C. & D.J. Funk. 1997. Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles: multivariate applications of the thin-plate spline. *Syst. Biol.* 46 (1): 180-194.
- Adams, D.C., F.J. Rohlf & D.E. Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Ital. J. Zool.*, 71: 5–16.
- Adite, A. & K.O. Winemiller. 1997. Trophic ecology and ecomorphology of fish assemblages in coastal lakes of Benin, West Africa. *Ecoscience*, 4(1):6-23.
- Albertson, R.C., J.T. Streelman & T.D. Kocher. 2003. Directional selection has shaped the oral jaws of Lake Malawi cichlid fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100 (9): 5252-5257.
- Alexander, RMcN. 1978. Functional design in fishes. Hutchinson of London, London. 160 p.
- Alexander, RMcN. 1988. The scope and aims of functional and ecological morphology. *Netherlands J. Zool.* 38(1):3-22.
- Amezcu, F. 1990. Los peces demersales de la plataforma continental del Pacífico mexicano. Tesis de doctorado en Ciencias del Mar: Oceanografía Biológica y Pesquera. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 288 p.
- Andersen, K.P. & H. Knudsen. 1965. The yield on fishing stock as compared with the value of the quantity of fish consumed by this stock. ICES C.M. *Near Northern Seas Comm.* 75.
- Araya, H. 1984. Los sciaénidos (parenques) del golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Bio. Trop.* 32(2): 179-196.
- Azzaydi, M., V.C. Rubio, F.J. Martínez, F.J. Sánchez-Vásquez, S. Zamora & J.A. Madrid. 2007. Effect of restricted feeding schedule on seasonal shifting of daily demand-

- feeding pattern and food anticipatory activity in European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Chronobiology International*, 24 (5): 859-874.
- Bakov, A.D. 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. *Trans. Am. Fish. Soc.* 65: 288–289.
- Barnard, J.L. 1969. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda. Smithsonian Institution Press City of Washington. U.S. A. 534pp.
- Bellwood, D.R.; P.C. Wainwright, C.J. Fulton & A.S. Hoey. 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proc. R. Soc. B*, 273: 101-107.
- Beverton, R.J. & S. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest.* (ser.2 Sea Fish), 19. 553 p.
- Bland, J.M. & D.G. Altman. 1995. Multiple significance tests: the Bonferroni method. *Statistics notes BMJ*, 310: 170
- Blegvad, H. 1916. Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Limfjord with special reference for the plaice food. *Rep. Dan. Biol. Sta.* 34: 33–52
- Bock, W. J. 1990. From biologische Anatomie to ecomorphology. *Netherlands Journal of Zoology*. 40: 254-277.
- Bock W. J. & G. von Wahlert. 1965. Adaptation and the form-function complex; *Evolution*, 19: 269-299.
- Boden, B.P., M.W. Johnson, & E. Brinton. 1955. The Euphausiacea (Crustacea) of the North Pacific. *Bull. Scripps Ins. Ocean.*; 6(8): 287–400.
- Bonsall, M.B. & M.P. Hassell. 2008. Predator-prey interactions. Chapter 5; p. 46 – 61. En: May, R. & A. McLean. *Theoretical Ecology: principles and applications*. 3rd edition. Oxford University Press, New York. 257 p.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for Landmark Data: geometry and Biology*. Cambridge University Press, United States; 435 p.

- Bookstein, F.L. 1996. Applying landmark methods to biological outline data; p. 79-87. En: Mardia, K.V., C.A. Gill & I.L. Dryden (Eds.). *Image Fusion and Shape Variability*. Leeds: University of Leeds Press.
- Bookstein, F.L. 1997 Landmark methods for forms without landmarks: localizing group differences in outline shape. *Med. Image Anal.* 1: 225–243.
- Bookstein, F. L., R. E. Straus, J. M. Humpries, B. Chernoff, R. L. Elder & G. R. Smith. 1982. A comment upon the uses of Fourier methods in Systematics. *Systematic. Zoology*, 31: 85-92.
- Bookstein, F.L., K. Schäfer, H. Prossinger, H. Seidler, M. Fieder, C. Stringer, G.W. Weber, J.L. Arsuaga, D.E. Slice, F.J. Rohlf, W. Recheis, A.J. Mariam & L.F. Marcus. 1999. Comparing frontal cranial profiles in Archaic and Modern Homo by Morphometric Analysis. *The Anatomical Record (New Anat.)*. 257: 217-224.
- Bookstein, F.L., A.P. Streissguth; P.D. Sampson; P.D. Connor & H.M. Barr. 2002. Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure. *Neuroimage*. 15: 233–251.
- Bortone, S.A. 1974. *Diplectrum rostrum*, a hermaphroditic new species (Pisces: Serranidae) from the eastern Pacific coast. *COPEIA*, 1:61-65.
- Bortone, S.A. 1977. Revision of the Sea Basses of the genus *Diplectrum* (Pisces: Serranidae). *NOAA Technical Report, NMFS*, Circular 404: 49 p.
- Bouchon-Navarro, Y. 1986. Partitioning of food and space resources by chaetodontid fishes on coral reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 103: 21–40.
- Bouxin, J. & R. Legendre. 1936. La faune pelagique de l'Atlantique recueillie dans des estomacs de germons au Large du Golfe de Gascogne. Deuxième partie: Cephalopodes. *Annales Institut Oceanographique* (Monaco), 16: 1–99.
- Braga, A.A., A. Fransozo, G. Bertini & P. Fumis. 2005. Composition and abundance of the crabs (Decapoda, Brachyura) off Libatuba and Caraguatatuba, northern coast of São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica*, 5(2): 1-34.

- Bray, J.R. & J.T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of the southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325-349.
- Brusca, R.C. 1980. Common intertidal invertebrates of the gulf of California. Arizona; The University of Arizona Press; 513pp.
- Brusca, R.C., V. Coelho, & S. Taiti. 2001. A guide to the coastal isopods of California. Disponible en línea [<http://tolweb.org>]
- Bumpus, H. C. 1898. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow *Passer domesticus*. *Biological Lectures*, Marine Biological Laboratory, Woods Hole. 11: 209–226.
- Bussing, W.A. 1993. *Pomadasys emperus*, a new species of haemulid fish from the tropical eastern Pacific. *Rev. Biol. Trop.* 41(2): 245-251.
- Cadrin, S. X. 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 10: 91-112.
- Caldecutt, W.J. & D.C. Adams. 1998. Morphometrics of trophic osteology in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *COPEIA*, 4: 827-838.
- Carr, W.E. & C.A. Adams. 1973. Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 102 (3): 511–540.
- Castro, L.E. 1998. Ecomorfología de peces continentales argentinos. Trabajo de tesis, Doctorado en Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Plata. Buenos Aires, Argentina. 79 p.
- Castro, P. & M.E. Hueber. 2007. Marine Biology. 6th edition. McGraw-Hill, New York.
- Clepper, H. 1979. Predator-prey systems in fisheries management. *Sport. Fishing inst.* Washington, D.C., USA.
- Clothier, R.C. 1950. A key to some Southern California Fishes Based on vertebral characters. *Fish. Bull.*, 79.
- Cohen, J.E. 1978. Food webs and niche space. New Jersey, Princeton U. Press. 189 p.

- Collar, D.C. & P.C. Wainwright. 2006. Discordance between morphological and mechanical diversity in the feeding mechanism of centrarchid fishes. *Evolution*, 60(12): 2575-2584.
- Collyer, M.L. & D.C. Adams. 2007. Analysis of two-state multivariate phenotypic change in ecological studies. *Ecology*, 88 (3): 683-692.
- Colwell, R.K. & E.R. Fuentes. 1975. Experimental studies of the niche. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 281–310.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 726–738.
- Costa, C. & S. Cataudella. 2007. Relationship between shape and trophic ecology of selected species of Sparids of the Caprolace coastal lagoon (Central Tyrrhenian sea). *Environ. Biol. Fish.*, 78:115-123.
- Curry, J.R. & D.G. Moore. 1963. Sedimentos e historia de la costa de Nayarit, México. *Bol. Soc. Geol. Mexicana*, XXVI (2); 107-116 p.
- Darwin, C. 2005. El origen de las especies. 2ª edición. Buenos Aires, Longseller. 304 p. Traducido por Marcos Mayer.
- Darwin, C. 2006. On the origin of the species; p. 437 – 760. En: Wilson, E.O. (Ed.) From so simple a beginning, the four great books of Charles Darwin. Estados Unidos, W. W. Norton & Company. 1706 p.
- De Carvalho, M.R. & L.S. Hashimoto. 2006. Diel feeding pattern and diet of rough scad *Trachurus lathami* Nichols, 1920 (Carangidae) from de Southwestern Atlantic. *Neotropical Ichthyology*, 4 (4): 419 – 426.
- Dean, M.N., J.J. Bizarro & A. Summers. 2007. The evolution of cranial design, diet, and feeding mechanisms in batoid fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 1-12.
- Díaz, G. & L.A. Soto. 1988. Hábitos alimenticios de peces depredadores del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Auton. México*, 15(1): 97-123

- Dryden, I.L. & K.V. Mardia. 1998. *Statistical Analysis of Shape*. John Wiley, New York.
- Edwards, R.L. & R.G. Bowman. 1979. Food consumed by continent at shelf fishes. En: Clepper, H. 1979. Predator-prey systems in fisheries management. *Sport. Fishing Inst.*, 387–406.
- Ehrlich, R., B. R. Pharr Jr. & N. Healy-Williams. 1983. Comments on the validity of Fourier descriptors in systematics: a reply to Bookstein et al. *Syst. Zool.*, 32: 202-206.
- Ferry, L.A. & G.M. Cailliet. 1996. Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly?, 71–80. En: MacKinlay D. and K. Shearer (Eds.) *Feeding ecology and Nutrition in Fish*, International Congress of the Biology of Fishes. American Fisheries Society, Bethesda.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. 1995. Guía FAO para la Identificación de Especies para los Fines de la Pesca: Pacífico centro-oriental. Roma, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Vol. III. Vertebrados, parte 2; p. 1201 – 1813.
- Fisher, R.A. 1935. The logic of inductive inference. *J. R. Stat. Soc.*, 98: 39–82.
- Forbes, S.A. 1878. The food of Illinois fishes. *State Lab. Nat. Hist.* 71–89.
- Frederich, B., A. Pilet, E. Parmentier & P. Vandewalle. 2008. Comparative trophic morphology in eight species of damselfish (Pomacentridae). *Journal of Morphology*, 269: 175-188.
- Froese, R. & D. Pauly (Eds.) 2000. FishBase 2000. Concepts, design and data sources. ICLARM, Philippines. 344 p.
- Futuyma, D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. 2ª Ed. Sunderland, MA: Sinauer.
- Gallopin, G.C. 1972. Structural properties of food webs. En: Patten, B.C. (Ed). *Systems Analysis and Simulations in Ecology II*. New York, Academic Press. 241–282 p..
- Galván, F., H. Nienhuis & P. Klimley. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower gulf of California, Mexico. *Fish and Game*, 75; 74-84.
- Garmin Ltd. *MapSource*. Versión 6.11.1. Disponible en línea [<http://www8.garmin.com>]

- Gasalla, M. & L. Soares. 2001. Comentários sobre os estudos tróficos de peixes marinhos no processo histórico da ciência pesqueira e modelagem ecológica. *Boletim do Instituto de Pesca, Sao Paulo*, 27 (2): 247–263.
- Gatz, A.J., Jr. 1979. Community organization in fish as indicated by morphological features. *Ecology*, 60:711-718.
- Gatz, A.J. Jr. 1981. Morphologically inferred niche differentiation in stream fishes. *American Midland Naturalist*, 106:10-21.
- Godínez-Domínguez, E., J. Freire, C. Franco-Gordo & G. González-Sansón. 2008. Decomposing diversity patterns of a soft-bottom macroinvertebrate community in the tropical eastern Pacific. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, p. 1-8.
- Golani, D. & B. Galil. 1991. Trophic relationships of colonizing and indigenous goatfishes (Mullidae) in the eastern Mediterranean with emphasis on decapod. *Hydrobiologia* 218: 27–33.
- Golden Software Inc. 2002. *Surfer*: Surface Mapping System. Versión 8.00
- Goldschmid, A. & K. Kotrschal. 1989. Ecomorphology: development and concepts. *Fortschr . Zool., Suppl.* 35: 501-512.
- Gosline, W.A. 1971. Functional morphology and classification of teleostian fishes. University of Hawaii Press, Honolulu, Hawaii.
- Gotelli, N. & A. Ellison. 2004. A primer of Ecological Statistics. United States of America, Sinauer Associates, Inc.; 510 p.
- Gower, J.C. 1975. Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika*, 40:33-51.
- Graham, M. 1935. Modern theory of exploiting a fishery, an application to North Sea trawling. *J. Cons. Exp. Mer.* 10: 264–74.
- Green, W.D.K. 1996. The thin-plate spline and images with curving features. p. 19-87. En: Mardia K.V., C.A. Gill & I.L. Dryden (Eds.). *Image Fusion and Shape Variability*. Leeds: University of Leeds Press.

- Grubich, J. 2003. Morphological convergence of pharyngeal jaw structure in durophagous perciform fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 147-165.
- Gulland, J. 1968. The concept of the maximum sustainable yield and fisheries management. *FAO Fish. Biol. Tech. Pap.*, 70.
- Guzmán, A. & N. E. Ardila. 2004. Estado de los fondos blandos en Colombia: 183-198. En: INVEMAR: Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia: año 2003. INVEMAR, Santa Marta, Serie de Publicaciones periódicas; No. 8; 329 p.
- Hairston N.G., F.E. Smith & L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *Am. Naturalist*. 94: 421–425.
- Hardy, A.C. 1924. The herring in the relation its animate environment. I-The food and feeling habits of the herring with special reference to the east coast of England. *Fish. Invest.* London. Ser. 2, 7 (3): 1–53.
- Harmelin-Vivien, M.L., R.A. Kaim-Malka, M. Ledoyer & S.S. Jacob-Abraham. 1989. Food partitioning among scorpaenid fishes in Mediterranean seagrass beds. *J. Fish. Biol.*, 34: 715–734.
- Haspenheide, H.A. 1975. Prey characteristics and predator niche width. En: Cody, M.L. & J.M. Diamond (Eds) *Ecology and Evolution of communities*. Cambridge, Mass. Belknap Press. 158–180.
- Hendrickx, M.E. 1997. Cangrejos braquiuros (Dromiidae hasta Leucosiidae) del Pacífico mexicano. México D.F. CONABIO, ICML, UNAM; 178 p.
- Hess, A.D. & A. Swarz. 1941. The forage–radio and its use in determining the food grade of streams. *Trans. Fifth North American Wildlife Conference*, 162–164.
- Hobson, E.S. & J.R. Chess. 1976. Trophic interactions among fishes and zooplankters near shore at Santa Carolina Island, California. *Fishery Bull.*, Washington, 74: 567–598.
- Holden, M. 1965. The food intake of spurdog *Squalus acanthias*. *ICES C.M. Near Nort. Seas Comm.* 89.
- Hong, S.L. 1977. Review of eastern pacific *Haemulon* with notes on juvenile pigmentation. *COPEIA*, 3: 493-501.

- Hotelling, H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *J. Educ. Psychol.*, 24: 417–441, 498–520.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Naturalist*, 93: 145–149.
- Hyams, D. 2001. *Curve Expert*, Versión 1.38 ©.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach content analysis, a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411–429.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2009. Información geográfica: Aspectos del territorio estatal. Sistema Nacional de Información Estadística y Geográfica. Disponible en línea [<http://mapserver.inegi.gob.mx>]
- Jensen, A. 1966. The effect on the fishery of predatious fish. *ICES C.M.* 1966/D: 17.
- Joubin & Roule, 1916. Observations sur la nourriture des thons de l'Atlantique (*Gemalalonga* Gmelin). *Bull. Ins. Oceanogr. Monaco.*, 348.
- Keast, A. & D. Webb. 1966. Mouth and body form to a relative feeding ecology in the fish fauna of a small lake.
- Keen, A.M. 1971. Sea shells of tropical west American marine mollusks from Baja California to Peru. Stanford University Press. U.S.A. 1064 p.
- Knox, G. A. 1971. *Dodecaceria berkeleyi*, n. sp., a polychaete (Family Cirratulidae) from New Zealand. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 28: 1437-1443
- Koehl, M.A.R. 1996. When does morphology matter? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 501–542
- Konow, N., D.R. Bellwood, P.C. Wainwright & A.M. Kerr. 2008. Evolution of novel jaw joints promote trophic diversity in coral reef fishes. *Biological Journal of Linnean Society*, 93: 545-555.
- Labish, N. 2001. Two new species of *Stellifer* from inshore waters of the eastern Pacific, with a redescription of *S. ephelis* (Perciformes: Scianidae). *Rev. Biol. Trop.*, 49(Supl. 1): 67–80.

- Labish, N., P. Béarez & R. Robertson. 2001. A new genus and new species of Scianidae from the gulf of Panama (Perciformes: Scianidae). *Rev. Biol. Trop.*, 49(Supl. 1): 81-88.
- Labropolou M. & G. Markakis. 1998. Morphological-dietary relationships within two assemblages of marine demersal fishes. *Environ. Biol. Fishes*, 51: 309-319.
- Labropoulou M., A. Machias, N. Tsimenides & A. Eleftheriou, 1997. Feeding habits and ontogenetic diet shift of the striped red mullet, *Mullus surmuletus* (L.) *Fisheries Research*, 31: 257–267.
- Lauder, G.V. & P.G.A. Madden. 2007. Fish locomotion: kinematics and hidrodynamics of flexible foil-fins. *Exp. Fluids*
- Legendre, R. 1934. La faune pelagique de l'Atlantique au Large du Golfe de Gascogne recueillie dans des estomacs de germons. Premier partie. Poissons. *Annales Institut Oceanographique* (Monaco), 14: 249–411.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical Ecology: Developments in Environmental Modelling 20. Netherlands, Elsevier; 853 p.
- Leisler, B. & H. Winkler. 1985. Ecomorphology. En: Johnston RF (Ed.) Current Ornithology, vol. 2. Plenum Press, New York, p. 155-186.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic–dynamic aspects of ecology. *Ecology*, 23 (4): 399–418.
- Lindsey, C.C. 1978. Form, function, and locomotory habits in fish. p. 1-100. En: Hoar, W.S. & D.J. Randall (Eds.) Fish Physiology 7, Academic Press, New York .
- Lishev, M. & D. Urzars. 1967. Some data on the relations between the stocks of cod, sprat and herring in the Eastern Baltic. *ICES C.M./H*: 7.
- Livingston, P.A. 1986. Incorporating fish food habits data into fish population assessment models, 225–234. En: Simenstad & G.M. Cailliet (Eds). Contemporary studies on fish feeding.
- López, M.L. 1981. Los roncadors del género *Pomadasys* (*Haemulopsis*) [Pisces: Haemulidae] de la costa Pacífica de Centro America. *Rev. Biol. Trop.* 29(1): 83-94.

- López-Olmeda, J.F., J.A. Madrid & F.J. Sánchez-Vásquez. 2006. Light and temperature cycles as zeitgebers of zebrafish (*Danio rerio*) circadian activity rhythms. *Chronobiology International*, 23 (3): 537-550.
- López-Peralta, R.H. & C.A.T. Arcila. 2002. Diet composition of fish species from the southern continental shelf of Colombia. *Naga, WorldFish Center Q.* 25(3&4):23-29.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical ecology*. New York, Harper & Row. 269 p.
- MacLeod, N. 1999. Generalizing and extending the eigenshape method of shape space visualization and analysis. *Paleobiology*, 25 (1): 107-138.
- Manly, B.F.J. 2005. *Multivariate Statistical Methods: A primer*. 3rd edition. Chapman & Hall/CRC, Florida; 214 p.
- Margalef, R. 1956. Información y diversidad específica en las comunidades de organismos. *Inv. Pesq.*, 3: 99–106.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in the ecological theory*. University of Chicago Press. 110 p.
- Margalef, R. 1980. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona; 951 p.
- MathWorks. 2008. *Matlab; The language of technical computing*. Versión 7.7
- McGhee, G.R. 2007. *The Geometry of Evolution: Adaptive Landscapes and Theoretical Morphospaces*. Cambridge: Cambridge University Press.
- McPhail, J.D. 1961. A review of the tropical eastern Pacific species of parenques (Sciaenidae). *COPEIA*, 1: 27-32.
- Meerhoff, E. 2008. Análisis de los impactos causados por el fenómeno meteorológico El Niño 1997-1998 a escala regional y por países. Informe de pasantía PHI-LAC UNESCO, 55 p.
- Mittelbach, G.G., C.W. Osenberg & P.C. Wainwright. 1999. Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: Phenotypic plasticity or evolution?. *Evolutionary Ecology Research*, 1:111-128.
- Monroy-Velazquez, L.V. 1996. *Crustáceos decápodos del sistema lagunar de Alvarado y plataforma continental adyacente*. Tesis de Licenciatura. Univesidad Autónoma Nacional de México. Los Reyes, Iztacala. 167 p.

- Monteiro, L.R., L.H. Guillermo, L.A. Rivera & A.P. Madeira. 2004. Geometric methods combining contour and landmark information in the statistical analysis of biological shape. *Proceedings of the Third Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology*, Rio de Janeiro. Mondaini, R. (Ed). 2:336-355.
- Motta, P.J. & K.M. Kotrschal. 1992. Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Neth. J. Zool.* 42: 400-415.
- Motta, P.J., K.B. Clifton, P. Hernández, B.T. Eggold. 1995a. Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes: diet and microhabitat utilization. *Environ. Biol. Fishes* 44: 37-60.
- Motta, P.J., S.F. Norton, J.J. Luckzkovich. 1995b. Perspectives on the ecomorphology of the bony fishes. *Environ. Biol. Fishes* 44:11-20.
- National Geophysical Data Center (NGCD). 2008. Coastline Extractor [online]. NOAA, United States [Revisado en agosto del 2008] Disponible en Internet en <http://rimmer.ngdc.noaa.gov>
- Nelson, J.S. 2006. Fishes of the World, 4th edition. John Wiley and Sons, New Jersey, 601 p.
- Norton, S. 1995. A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 61-78.
- Odum, E.P. 1985. Fundamentos de ecología. Nueva editorial Interamericana, México; 422 p.
- Odum, W.E. & E.J. Heald. 1972. Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science*, 22 (3): 671–738.
- Odum, H.T. & E.P. Odum. 1955. Trophic structure and productivity of a winward coral reef community on Enewetok. Atoll. *Ecol. Monogr.*, 25: 291–320.
- Page, L.M. & D.L. Swofford. 1984. Morphological correlates of ecological specialization in darters. *Environ. Biol. Fishes*, 11: 139-159.
- Pauly, D., R. Froese & V. Christensen. 1998. How pervasive is “Fishing down marine food webs”: response to Caddy *et al.* *Science* 282: 183 [texto completo (p. ‘1383a’). En: www.sciencemag.org/cgi/content/full/282/5393/1383].

- Pauly, D., V. Christensen & C. Walters. 2000. Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 57: 697–706.
- Pearson, K. 1985. Note on regression and inheritance in the case of two parents. *Proc. R. Soc. Lond.*, 58: 240–242.
- Pearson, K. 1901. On lines and planes of closets fit to systems of points in space. *Phil. Mag. Ser.*, 6 (2): 559–572.
- Perez, S.I., V. Bernal & P.N. Gonzalez. 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal Compilation Anatomical Society of Great Britain and Ireland*. 208: 769-784.
- Petersen, C.G.J. 1918. The sea bottom and its production of fish food. *Rep. Dan. Biol. Stn.*, 25: 1–62.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical ecology. New York, John Wiley. 385 p.
- Podani, J. & I. Miklós. 2002. Resemblance coefficients and the horseshoe effect in principal coordinates analysis. *Ecology*, 83 (12); 3331-3343.
- Polly, P.D. 2008. Developmental dynamics and G-matrices: Can morphometric spaces be used to model evolution and development? *Evolutionary Biology*. 35: 1-20
- Primer-E. 2008.
- Pulcini, D., C. Costa, J. Aguzzi & S. Cataudella. 2008. Light and shape: A contribution to demonstrate morphological differences in diurnal and nocturnal teleosts. *Journal of Morphology*, 269: 375-385.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Versión 2.7.2. ISBN 3-900051-07-0, Disponible en línea [<http://www.R-project.org>].
- Ramírez-Guillén, P. A. 1983. Sistemática, ecología y biogeografía de los crustáceos decápodos anomuros de Bahía Concepción Baja California Sur. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey, Nuevo León, México; 133 p.

- Ramírez-Luna, V., A.F. Navia & E.A. Rubio. 2008. Food habits and feeding ecology of an estuarine fish assemblage of northern Pacific Coast of Ecuador. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3(3): 361-372.
- Raymundo, A.R., M. Saucedo & C. Valadez. 2006. Dieta de siete especies de peces de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México; p. 219 – 234. En: Jiménez, M.C & E. Espino (Eds.) *Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. SAGARPA, INP, CRIP-Manzanillo.
- Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (RACEFN). 2002. *Diccionario Esencial de las Ciencias*. 2ª Ed. Espasa, Madrid. 1036 p.
- Real Academia Española (RAE). 2001. *Diccionario de la lengua española*. 22ª ed. Versión electrónica. Disponible en línea [<http://buscon.rae.es/draeI/>].
- Ricker, W.F. 1958. Maximum sustained yields from fluctuating environments and mixed stocks. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 15: 991–1006.
- Robertson, D.R. & G.R. Allen. 2008. *Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific*, online information system. Versión 1.0. Disponible en línea [www.stri.org/sftep]
- Rodríguez, A. 2007. Descripción morfométrica del aparato bucal de cinco especies de roedores múridos del Municipio de Santiago Comaltepec, Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca. 61 p.
- Rohlf, F. J. 2004. *tpsSpln*, Versión 1.20 ©. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook, Stony Brook. Disponible en línea [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>]
- Rohlf, F. J. 2008 a. *tpsDig2*, Versión 2.12 ©. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook, Stony Brook. Disponible en línea [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>]
- Rohlf, F. J. 2008 b. *tpsRelw*, Versión 1.46 ©. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook, Stony Brook. Disponible en línea [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>]

- Rohlf, F. J. 2008 c. *tpsUtil*, Versión 1.41 ©. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook, Stony Brook. Disponible en línea [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>]
- Rohlf, F.J. & D.E. Slice 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zool.*, 39:40-59.
- Rohlf, F. J. & L. F. Marcus. 1993a. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8:129-132.
- Rohlf, F. J. & L. F. Marcus. 1993b. Geometric morphometrics: reply to M. Corti. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 339–339.
- Rojas, J. R., E. Maravilla & F. Chicas. 2004. Hábitos alimentarios del pargo mancha *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en Los Cóbano y Puerto La Libertad, El Salvador. *Rev. Biol. Trop.* 52 (1): 163 – 170.
- Rojas-Herrera, A. & X. Chiappa-Carrara. 2002. Hábitos alimenticios del flamenco *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en la costa de Guerrero, México. *Ciencias Marinas*, 28 (2): 133 – 147.
- Russel, E.S. 1931. Some theoretical considerations on the “overfishing” problem. *J. Cons. Int. Expl. Mer.* 6: 1–20.
- Salazar-Vallejo, S., J.A. de León-González, & H. Salaices-Polanco. 1988. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México. La Paz, México; Universidad Autónoma de Baja California Sur; 127 p.
- Salgado-Barragán, J. & M. E. Hendrickx. 1986. Los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico mexicano. México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología; 236 p.
- Sälgeback, J. 2006. Functional morphology of gastropods and bivalves. *Acta Universitatis Upsaliensis. Digital Comprehensive Summaries from the faculty of Science and Technology* 257, 31 p.
- Sampson, P. D., F. L. Bookstein, H. Sheehan & E. L. Bolson. 1996. Eigenshape analysis of left ventricular outlines from contrast ventriculograms; p. 131–152. En: Marcus L. F.,

- M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor, D. E. Slice (Eds.). *Advances in Morphometrics. Nato ASI Series, Series A: Life Science*, 284. New York, Plenum.
- Sánchez, L. 2005. Procrusto. Artículo periodístico. Diario La Prensa. Sección de Opinión. Nicaragua. Publicado el 27 de mayo del 2005. Disponible en internet [<http://www.laprensa.com.ni>]
- Saucedo, M., A. Raymundo & C. Valadez. 2006. Comparación de hábitos alimentarios de juveniles de *Lutjanus peru* y *Lutjanus guttatus* en la costa de Jalisco y Colima, México. p. 209-218. En: Jimenez, M.C. & E. Espino (Eds). Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán. Colima, México. SAGARPA, INP, CRIP-Manzanillo.
- Schneider, M. 1995 a. Mullidae; p. 1299 – 1300. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V. Niem (Eds). Guía FAO para Identificación de Especies para Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.
- Schneider, M. 1995 b. Polynemidae; p. 1386 – 1387. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V. Niem (Eds). Guía FAO para Identificación de Especies para Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27–39.
- Slice, D.E. 2007. Geometric Morphometrics. *Annual Review of Anthropology*, 36: 261-281.
- Slice, D.E., F.L. Bookstein, L.F. Marcus & F.J. Rohlf. 1998. A glossary for geometric morphometrics. Publicación número 944 de los estudios de posgrado en Ecología y Evolución, State University of New York at Stony Brook. Disponible en línea [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/glossary/gloss1.html>]
- Smith-Vaniz, W.F., 1995. Carangidae. Jureles, pámpanos, cojinúas, zapateros, cocineros, casabes, macarelas, chicharros, jorobados, medregales, pez piloto; p. 940-986. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V. Niem (Eds). Guía FAO para Identificación de Especies para Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.
- Smith C.L. & J.C. Tyler. 1972. Space resource partitioning in a coral reef fish community. En: Collette, B.B. & S.A. Earle. (Eds) Results of the Tektite Program: Ecology of coral

- reefs fishes. Bulletin of Los Angeles County Museum Natural History. *Science*, 14: 125–170.
- Smith, H.M., J.G. Hoff, S.P. O'Neil & M.P. Weinstein. 1984. Community and trophic organization of nekton utilizing shallow and marsh habitats. York River, Virginia. *Fishery Bull. Nat. Mar. Fish. Serv.*, U.S., 82 (3): 455–467.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. Biometry: the principles and practices of statistics in biological research. 3rd edition. W. H. Freeman and Co.: New York. 887 p.
- Steneck, R.S. & M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal dominated communities. *Oikos* 69: 476–498.
- Urban, D.L. 2003. Mantel's Test. *Spatial Analysis in Ecology*; 1-6.
- Van del Heiden, A.M. & H. G. Plascencia. 2005. *Etropus ciadi*, a new endemic flatfish from the gulf of California, Mexico (Pleuronectiformes: Paralichthyidae). *COPEIA*, 3: 470-478.
- Van der Molen, S., N. Martínez & R. González. 2007. Introducción a la morfometría geométrica: Curso teórico-práctico. Centro Nacional Patagónico, Universitat de Barcelona. 82 p.
- Volterra, V. 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. . *Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 3: 1–51.
- Von Bertalanffy, L. 1968. *General Systems Theory*. New York, Braziller.
- Wainwright, P.C. & B.A. Richard. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 97–113.
- Wainwright, P. C. 1996. Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. *Ecology*. 77: 1336–1343.
- Walker Jr, H.J. & K.W. Radford. 1992. Eastern Pacific species of the genus *Umbrina* (Pisces: Scianidae) with a description of a new species. *Fishery Bulletin, U.S.* 90: 574-587.
- Wallace, L. & W.K. Taylor. 2003. Invertebrate Zoology: A laboratory manual. Estados Unidos, Prentice Hall; 356 p.

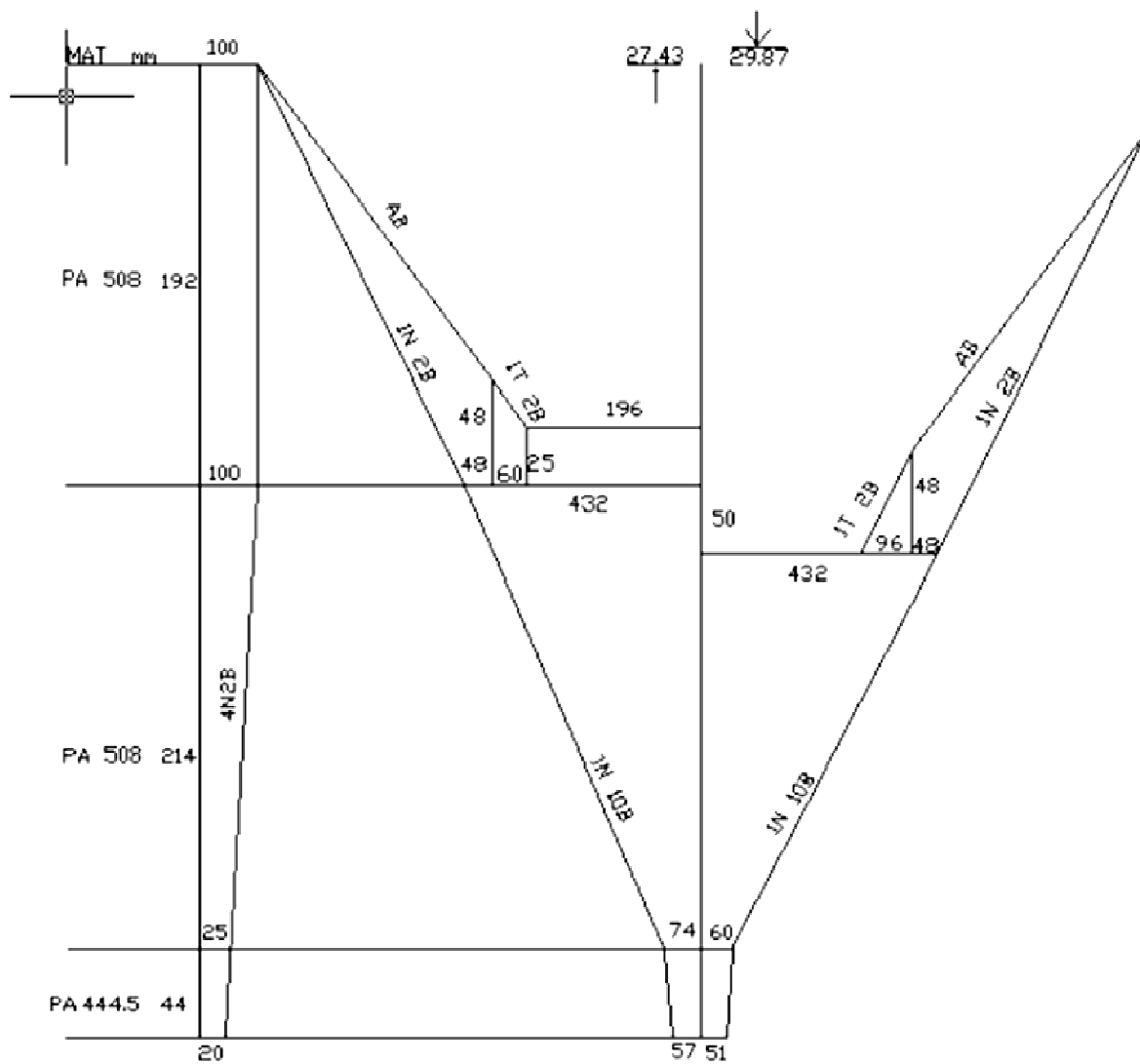
- Webb, P.W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist*, 24: 107-120.
- Yañez-Arancibia, A. 1978. Patrones ecológicos y variación cíclica de la estructura trófica de las comunidades nectónicas en lagunas costeras del Pacífico de México. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México, 5 (10): 287–306.
- Yañez-Arancibia, A. & R.S. Nugent. 1977. El papel ecológico de peces en estuarios y lagunas costeras. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México, 4 (1): 107–114.
- Yasuda, F. 1960. The types of food habits of fishes assured by stomach contents examination. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 26 (7): 653–662.
- Zárate-Hernández R., A. Aguirre-León, S. Ortiz-Burgos & M. Castillo-Rivera. 2007. Ecomorfología de peces estuarinos del Golfo de México. *CONTACTO S: Revista de Educación en Ciencias Básicas e Ingeniería*, 66: 12-20.
- Zelditch, M. L., W. L. Fink, D. L. Swiderski. 1995. Morphometrics, homology, and phylogenetics - Quantified characters as synapomorphies. *Systematic Biology*, 44 (2): 179-189.
- Zelditch, M.L., D.L. Swiderski, H.D. Sheets & W.L. Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier academic press, New York.

ANEXOS

Anexo 1. Especificaciones técnicas de las redes de arrastre de la embarcación tipo Florida empleada en el presente estudio.

RED DE ARRASTRE
Camaronera tipo Buzo
Costas de Nayarit
México

EMBARCACIÓN TIPO FLORIDA
Nombre: Ing. Miguel López Rivera
Eslora: 21.94m
Manga: 6.4m
Puntal: 3.6m
Capacidad de motor: 450hp



Anexo 2. Clasificación taxonómica de las siete especies analizadas en el presente estudio siguiendo la clasificación propuesta por Nelson (2006).

Clase Actinopterygii

Subclase Neopterygii

División Teleostei

Subdivisión Euteleostei

Orden Perciformes

Suborden Percoidei

Familia Centropomidae

Centropomus robalito Jordan & Gilbert, 1882

Familia Carangidae

Selene peruviana (Guichenot, 1866)

Familia Lutjanidae

Lutjanus guttatus (Steindachner, 1869)

Familia Haemulidae

Orthopristis chalceus (Günther, 1864)

Pomadasys panamensis (Steindachner, 1876)

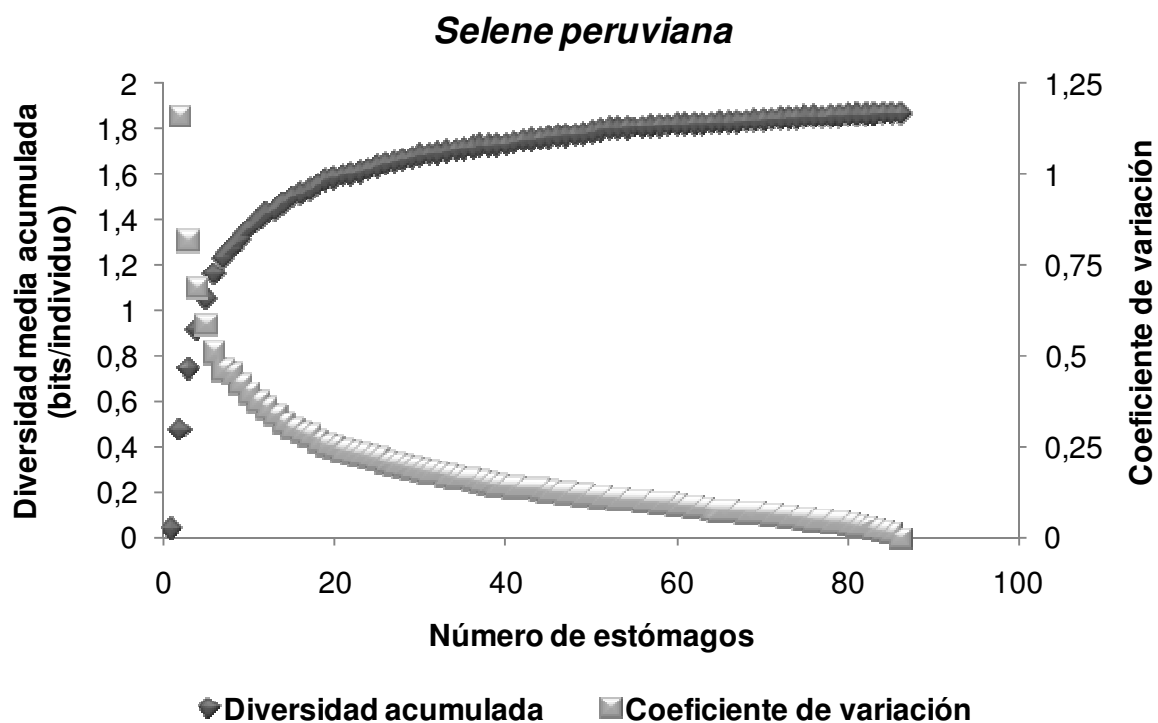
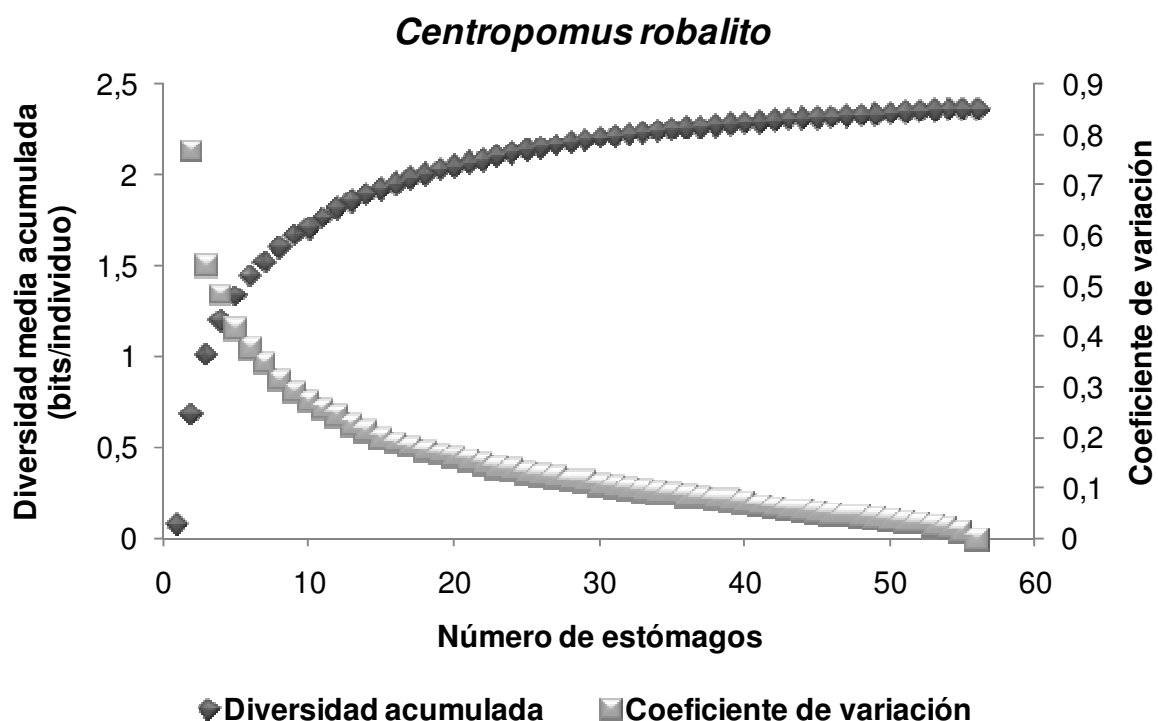
Familia Polynemidae

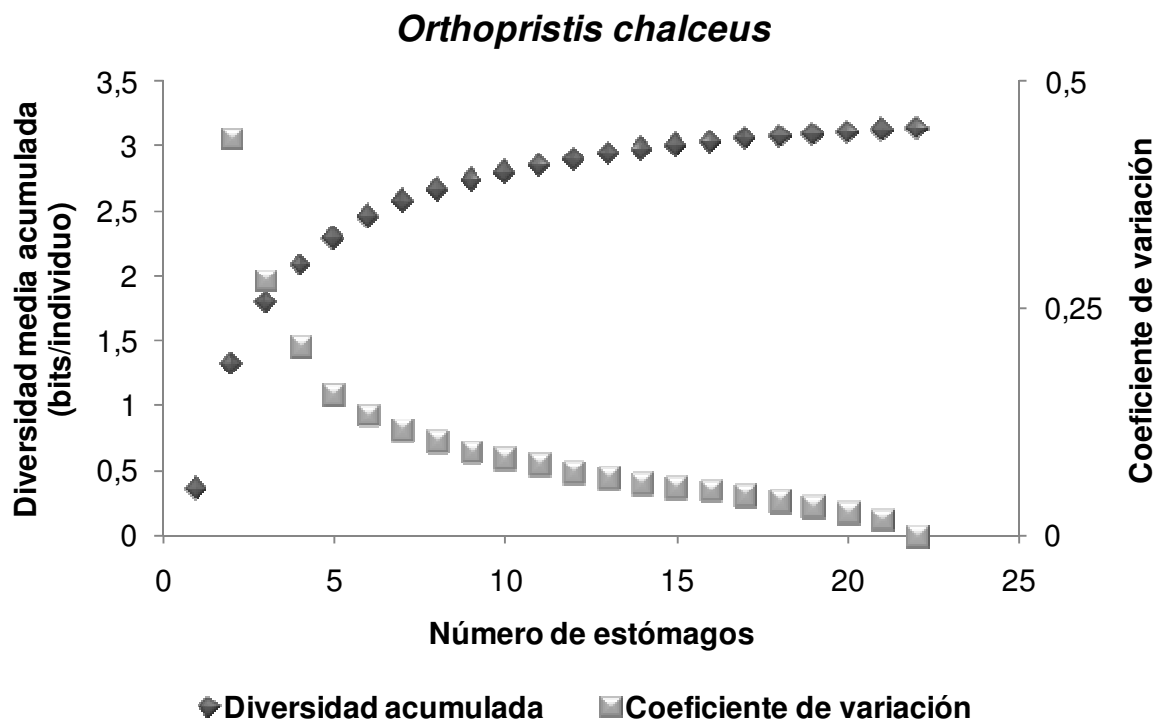
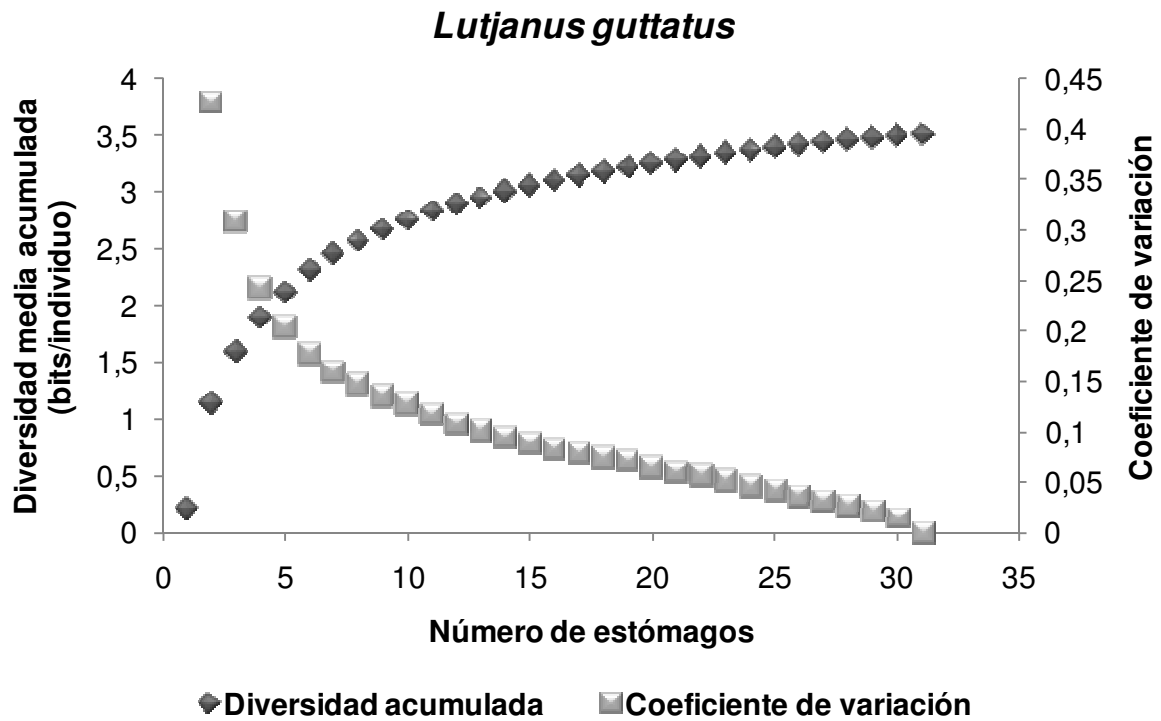
Polydactylus opercularis (Gill, 1863)

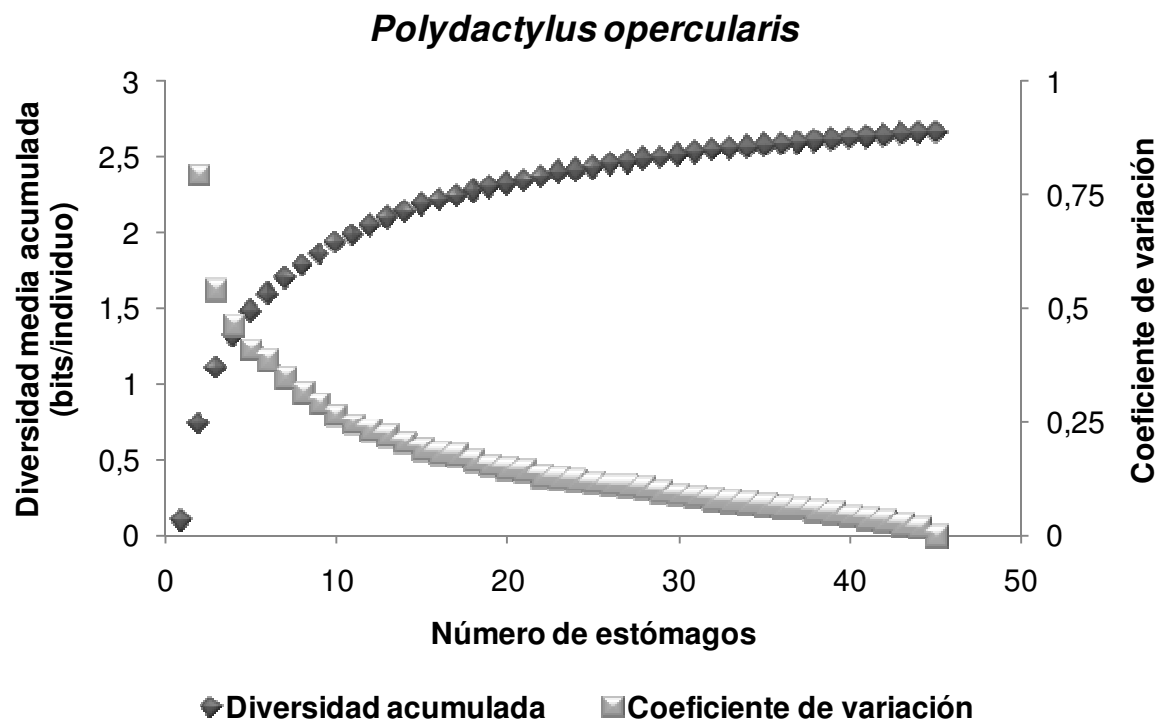
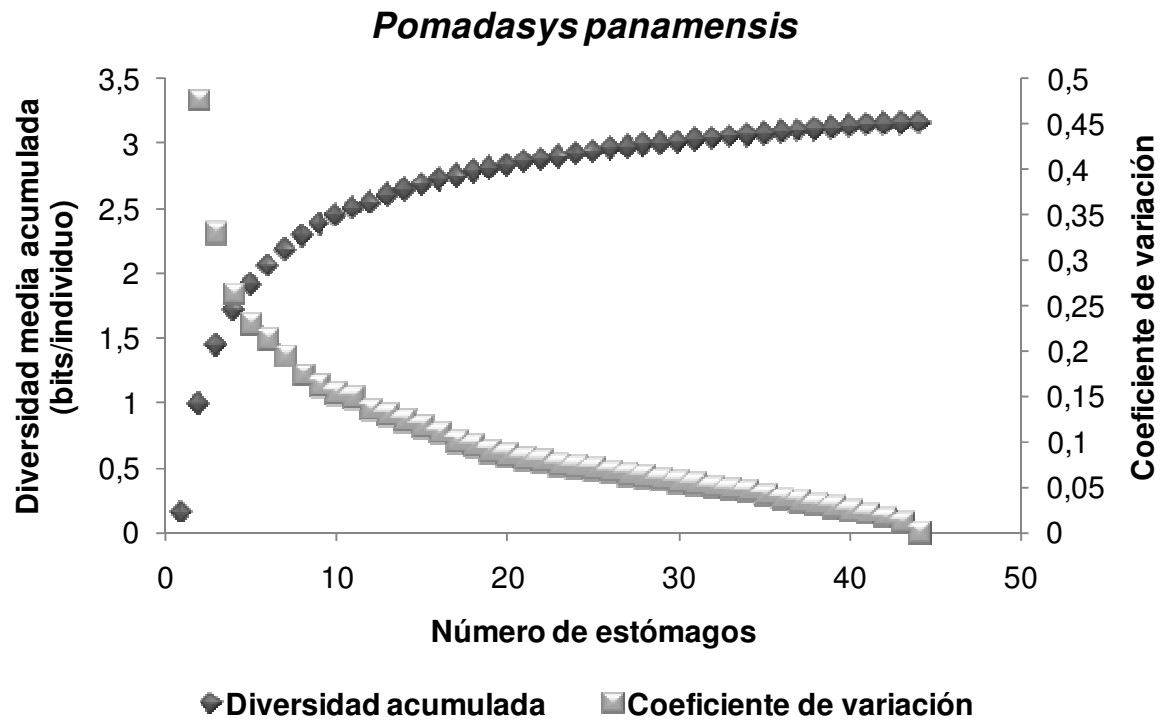
Familia Mullidae

Pseudupeneus grandisquamis (Gill, 1863)

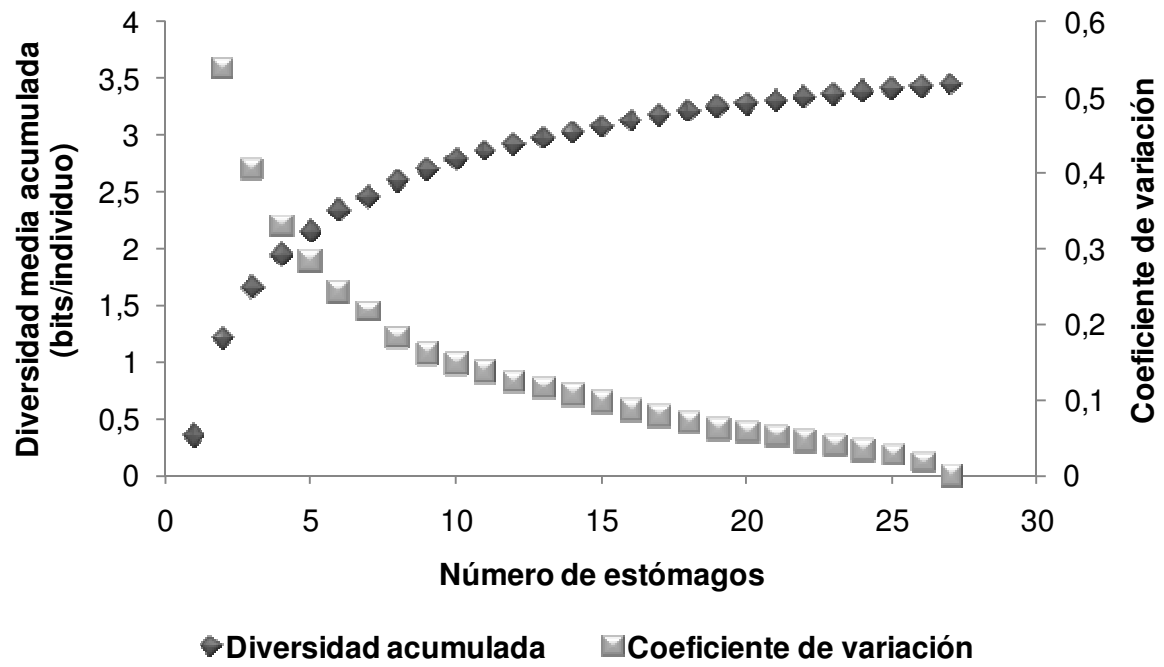
Anexo 3. Curvas de diversidad media acumulada (*bits/individuo*) y el respectivo coeficiente de variación (C.V.), para las siete especies con la dieta caracterizada.





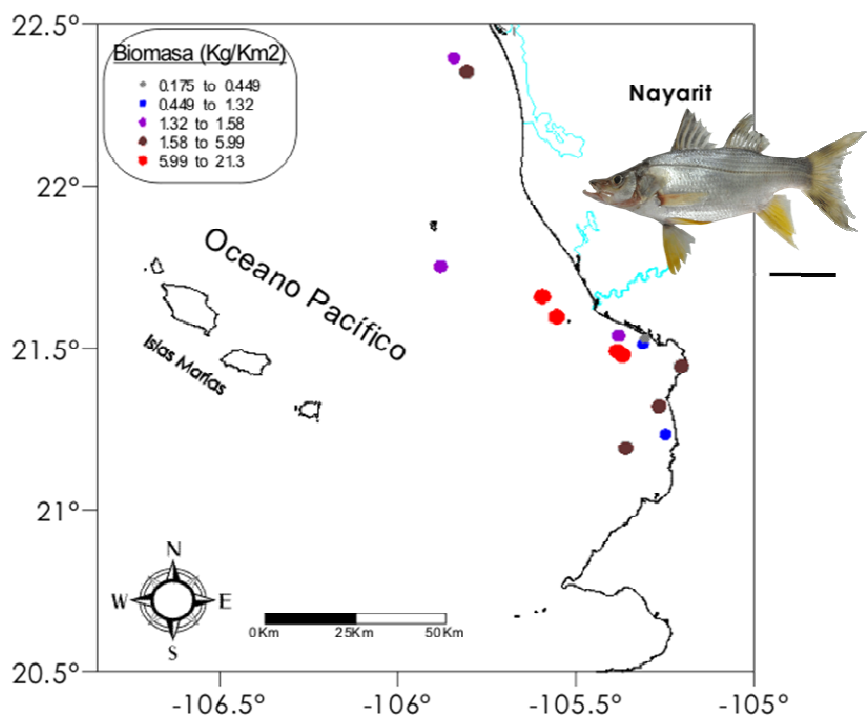


Pseudupeneus grandisquamis

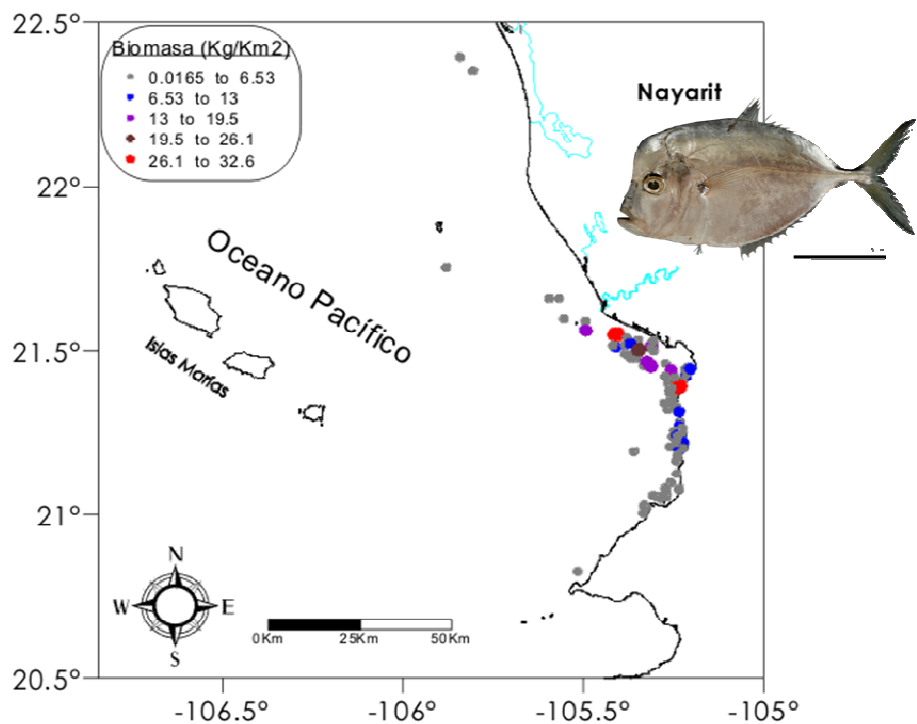


Anexo 4. Mapas de distribución y abundancia relativa de las capturas de las siete especies analizadas en el presente estudio.

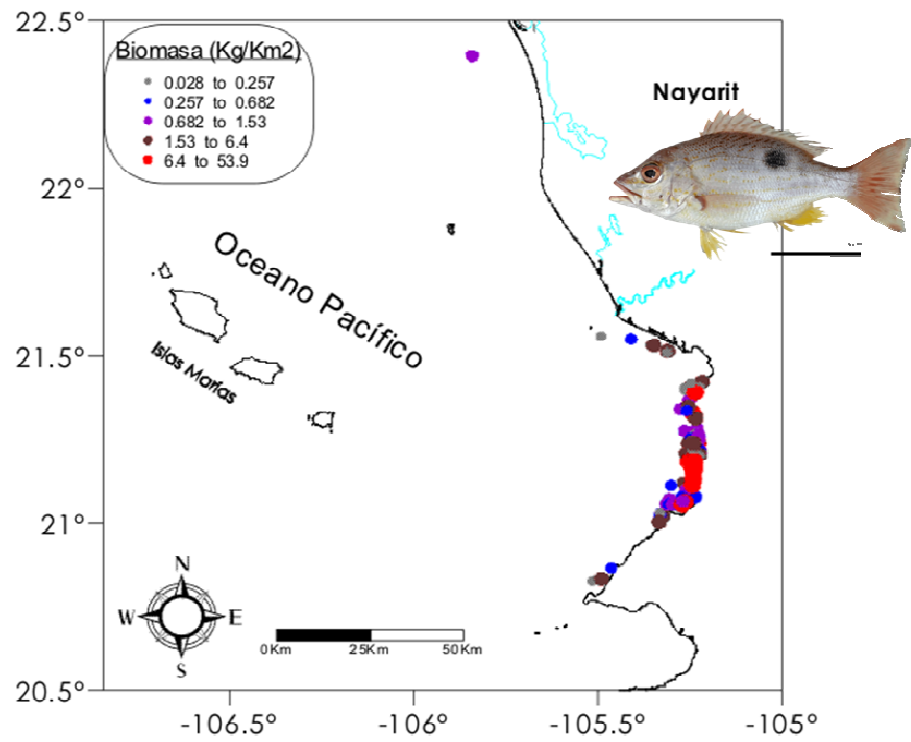
Centropomus robalito



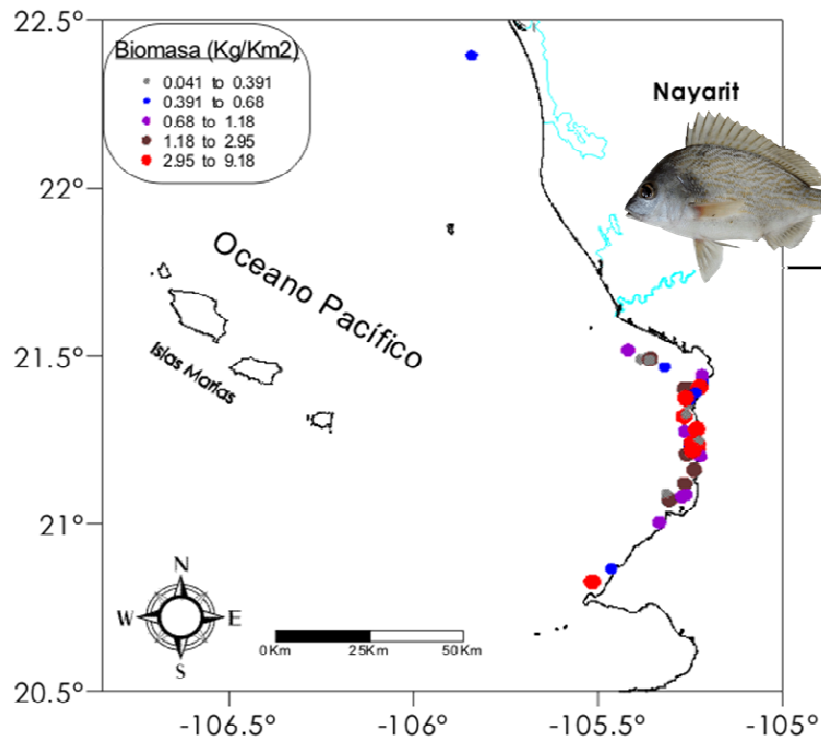
Selene peruviana



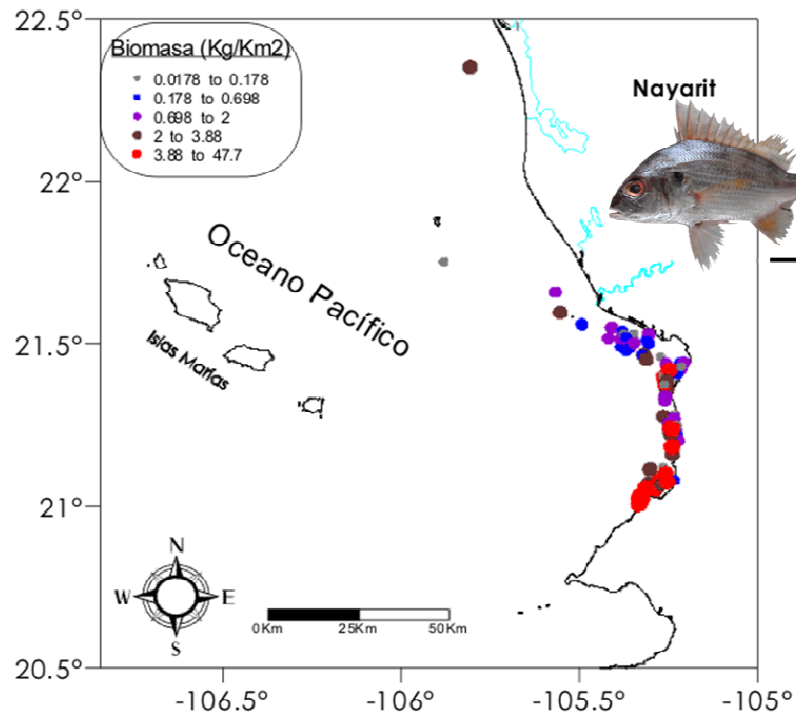
Lutjanus guttatus



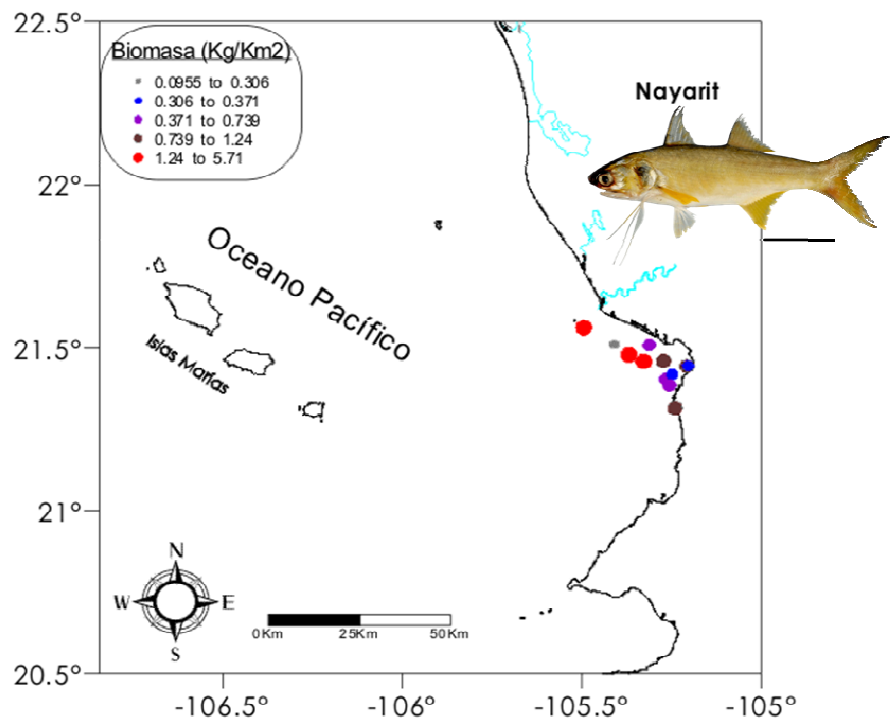
Orthopristis chalceus



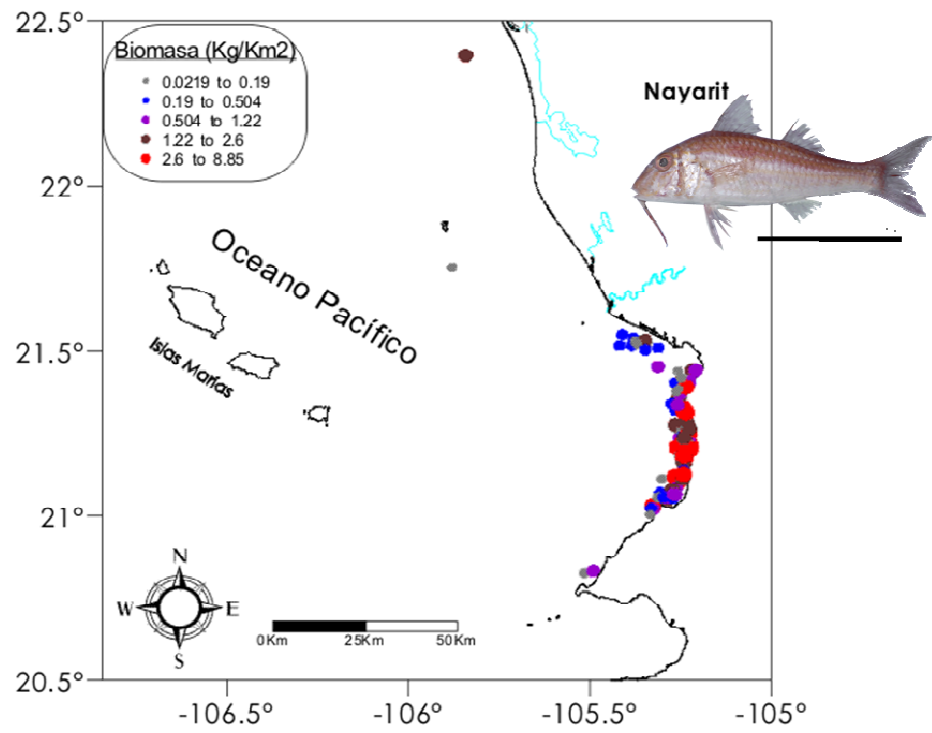
Pomadasys panamensis



Polydactylus opercularis



Pseudupeneus grandisquamis



Anexo 5. Valores del porcentaje de la frecuencia de aparición (%FA) de las presas en la dieta de las especies estudiadas.

Ítem Presa	<i>Selene peruviana</i>	<i>Pomadasys panamensis</i>	<i>Centropomus robalo</i>	<i>Orthopristis chalcus</i>	<i>Polydactylus opercularis</i>	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	<i>Lutjanus guttatus</i>
Polychaeta	0.000	0.000	0.000	13.636	0.000	0.000	0.000
Mollusca	0.000	2.273	0.000	0.000	0.000	3.704	3.226
Bivalvia	0.000	0.000	0.000	36.364	0.000	3.704	3.226
Echinodermata							
Ophiuroidea	0.000	0.000	0.000	18.182	0.000	0.000	0.000
Ophiura spp.	0.000	0.000	0.000	18.182	0.000	0.000	0.000
Asteroidea	0.000	0.000	0.000	4.545	0.000	0.000	0.000
Crustacea	8.861	45.455	9.091	13.636	51.111	51.852	38.710
Zoea	1.266	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Copepoda	1.266	2.273	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Stomatopoda	0.000	9.091	1.818	4.545	0.000	3.704	0.000
Hemisquilla spp.	0.000	2.273	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Lysiosquillidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.704	0.000
Squillidae	0.000	2.273	1.818	0.000	2.222	3.704	6.452
Squilla mantoidea	0.000	6.818	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Squilla biformis	0.000	9.091	7.273	0.000	0.000	0.000	0.000
Squilla panamensis	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.226
Squilla spp.	0.000	0.000	0.000	0.000	2.222	0.000	6.452
Coronidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.704	0.000
Euphausiidae	2.532	13.636	0.000	4.545	0.000	7.407	0.000
Decapoda	0.000	2.273	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Camarones	0.000	6.818	58.182	0.000	6.667	0.000	3.226
Penaeidae	1.266	2.273	0.000	0.000	0.000	11.111	3.226
Farfantopenaeus spp.	0.000	0.000	1.818	0.000	0.000	0.000	0.000
Farfantopenaeus californiensis	0.000	0.000	3.636	0.000	0.000	0.000	0.000
Xiphopenaeus riveti	0.000	0.000	0.000	0.000	2.222	0.000	0.000
Sicyonidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.704	0.000
Solenoceridae	0.000	0.000	9.091	0.000	2.222	0.000	0.000
Solenocera mutator	0.000	0.000	5.455	0.000	0.000	0.000	0.000
Luciferidae	1.266	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Ogyrididae	0.000	0.000	0.000	0.000	2.222	7.407	0.000
Processidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	11.111	0.000
Processa spp.	1.266	0.000	0.000	0.000	6.667	3.704	3.226
Brachyura	0.000	0.000	0.000	22.727	0.000	3.704	0.000
Megalopa	1.266	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Calappidae	0.000	2.273	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Portunidae	0.000	0.000	0.000	4.545	0.000	3.704	3.226
Portunus tuberculatus	0.000	0.000	1.818	0.000	0.000	0.000	0.000
Callinectes toxotes	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.704	0.000
Euphyllax robustus	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.226
Xanthidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	9.677

Anexo 6. Valores del porcentaje gravimétrico (%P) de las presas en la dieta de las especies estudiadas.

Ítem Presa	<i>Selene peruviana</i>	<i>Pomadasys panamensis</i>	<i>Centropomus robalo</i>	<i>Orthopristis chalcus</i>	<i>Polydactylus opercularis</i>	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	<i>Lutjanus guttatus</i>
Polychaeta	0.000	0.000	0.000	14.533	0.000	0.000	0.000
Mollusca	0.000	0.108	0.000	0.000	0.000	0.113	0.017
Bivalvia	0.000	0.000	0.000	6.228	0.000	0.113	0.017
Echinodermata							
Ophiuroidea	0.000	0.000	0.000	29.066	0.000	0.000	0.000
Ophiura spp.	0.000	0.000	0.000	2.768	0.000	0.000	0.000
Asteroidea	0.000	0.000	0.000	6.920	0.000	0.000	0.000
Crustacea	0.382	25.484	0.716	18.685	25.578	42.277	2.404
Zoea	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Copepoda	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Stomatopoda	0.000	5.161	0.239	4.152	0.000	8.343	0.000
Hemisquilla spp.	0.000	1.075	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Lysiosquillidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.382	0.000
Squillidae	0.000	6.129	0.018	0.000	0.289	1.240	0.723
Squilla mantoidea	0.000	15.161	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Squilla bifomis	0.000	27.849	8.020	0.000	0.000	0.000	0.000
Squilla panamensis	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.093
Squilla spp.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.096	0.000	1.816
Coronidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.804	0.000
Euphausiidae	0.107	3.011	0.000	0.692	0.000	1.240	0.000
Decapoda	0.000	0.430	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Camarones	0.000	6.129	57.222	0.000	6.996	0.000	0.504
Penaeidae	0.012	0.108	0.000	0.000	0.000	1.917	0.420
Farfantopenaeus spp.	0.000	0.000	0.551	0.000	0.000	0.000	0.000
Farfantopenaues californiensis	0.000	0.000	14.865	0.000	0.000	0.000	0.000
Xiphopenaeus riveti	0.000	0.000	0.000	0.000	4.493	0.000	0.000
Sicyonidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.451	0.000
Solenoceridae	0.000	0.000	6.258	0.000	8.793	0.000	0.000
Solenocera mutator	0.000	0.000	9.158	0.000	0.000	0.000	0.000
Luciferidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Ogyrididae	0.000	0.000	0.000	0.000	1.284	0.789	0.000
Processidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.564	0.000
Processa spp.	0.024	0.000	0.000	0.000	6.579	1.578	1.513
Brachyura	0.000	0.000	0.000	9.689	0.000	2.255	0.000
Megalopa	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Calappidae	0.000	4.086	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Portunidae	0.000	0.000	0.000	0.692	0.000	0.113	1.026
Portunus tuberculatus	0.000	0.000	0.752	0.000	0.000	0.000	0.000
Callinectes toxotes	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.113	0.000
Euphyllax robustus	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.967
Xanthidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	21.688
Teleostei	1.217	5.161	0.018	6.574	2.054	2.142	0.387
Larvas de peces	0.000	0.000	0.000	0.000	3.113	0.000	0.000
Huevos	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	31.567	0.000
Engraulidae	92.721	0.000	2.184	0.000	14.602	0.000	22.596
Anchoa spp.	2.936	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Engraulis mordax	2.601	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	19.082
Stellifer spp.	0.000	0.000	0.000	0.000	16.656	0.000	0.000
Mugilidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.807
Lutjanus guttatus	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	6.456
Batrachoididae	0.000	0.108	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Cynoglosidae	0.000	0.000	0.000	0.000	9.467	0.000	0.000

Anexo 7. Valores del porcentaje numérico (%N) de las presas en la dieta de las especies estudiadas.

Ítem Presa	<i>Selene peruviana</i>	<i>Pomadasys panamensis</i>	<i>Centropomus robalo</i>	<i>Orthopristis chalcus</i>	<i>Polydactylus opercularis</i>	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	<i>Lutjanus guttatus</i>
Polychaeta	0.000	0.000	0.000	11.364	0.000	0.000	0.000
Mollusca	0.000	0.855	0.000	0.000	0.000	2.174	1.389
Bivalvia	0.000	0.000	0.000	36.364	0.000	2.174	2.778
Echinodermata							
Ophiuroidea	0.000	0.000	0.000	10.227	0.000	0.000	0.000
Ophiura spp.	0.000	0.000	0.000	4.545	0.000	0.000	0.000
Asteroidea	0.000	0.000	0.000	2.273	0.000	0.000	0.000
Crustacea	9.366	23.932	22.936	20.455	35.484	36.957	31.944
Zoea	0.302	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Copepoda	0.302	0.855	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Stomatopoda	0.000	3.419	0.917	1.136	0.000	2.174	0.000
Hemisquilla spp.	0.000	0.855	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Lysiosquillidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.174	0.000
Squillidae	0.000	0.855	0.917	0.000	0.215	2.174	2.778
Squilla mantoidea	0.000	2.564	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Squilla bifomis	0.000	3.419	4.587	0.000	0.000	0.000	0.000
Squilla panamensis	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.389
Squilla spp.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.215	0.000	2.778
Coronididae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.174	0.000
Euphausiidae	3.927	49.573	0.000	2.273	0.000	4.348	0.000
Decapoda	0.000	0.855	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Camarones	0.000	2.564	55.046	0.000	1.290	0.000	4.167
Penaeidae	0.302	0.855	0.000	0.000	0.000	8.696	1.389
Farfantopenaeus spp.	0.000	0.000	0.917	0.000	0.000	0.000	0.000
Farfantopenaes californiensis	0.000	0.000	1.835	0.000	0.000	0.000	0.000
Xiphopenaeus riveti	0.000	0.000	0.000	0.000	0.215	0.000	0.000
Sicyonidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.174	0.000
Solenoceridae	0.000	0.000	4.587	0.000	0.215	0.000	0.000
Solenocera mutator	0.000	0.000	3.670	0.000	0.000	0.000	0.000
Luciferidae	0.604	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Ogyrididae	0.000	0.000	0.000	0.000	9.677	6.522	0.000
Processidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	10.870	0.000
Processa spp.	1.208	0.000	0.000	0.000	44.086	2.174	2.778
Brachyura	0.000	0.000	0.000	7.955	0.000	2.174	0.000
Megalopa	0.302	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Calappidae	0.000	0.855	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Portunidae	0.000	0.000	0.000	1.136	0.000	2.174	1.389
Portunus tuberculatus	0.000	0.000	0.917	0.000	0.000	0.000	0.000
Callinectes toxotes	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.174	0.000
Euphylax robustus	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.389
Xanthidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	12.500
Teleostei	3.927	2.564	0.917	2.273	0.430	6.522	2.778
Larvas de peces	0.000	0.000	0.000	0.000	5.806	0.000	0.000
Huevos	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.174	0.000
Engraulidae	76.435	5.128	2.752	0.000	1.935	0.000	13.889
Anchoa spp.	1.511	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Engraulis mordax	1.813	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	11.111
Stellifer spp.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.215	0.000	0.000
Mugilidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.389
Lutjanus guttatus	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	4.167
Batrachoididae	0.000	0.855	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Cynoglosidae	0.000	0.000	0.000	0.000	0.215	0.000	0.000