



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**



Comparación de dos enfoques metodológicos  
para el análisis de la estructura trófica de la  
ictiofauna de fondos blandos de las costas de  
Nayarit, México

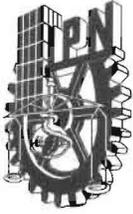
**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS**

**PRESENTA**

**ARTURO TRIPP VALDEZ**

**La Paz, B.C.S., Junio de 2010**



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**  
*ACTA DE REVISIÓN DE TESIS*

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 02 del mes de Junio del 2010 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 titulada:

**“COMPARACIÓN DE DOS ENFOQUES METODOLÓGICOS PARA EL ANÁLISIS  
DE LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE LA ICTIOFAUNA DE FONDOS BLANDOS  
DE LAS COSTAS DE NAYARIT, MÉXICO”**

Presentada por el alumno:

**TRIPP**

Apellido paterno

**VALDEZ**

materno

**ARTURO**

nombre(s)

Con registro:

B	0	6	1	1	5	2
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

**DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

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

**LA COMISION REVISORA**

Director(a) de Tesis

**DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ**

**DR. DAVID AURIOLES GAMBOA**

**DR. SERGIO AGUÍÑIGA GARCÍA**

**DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA**

**DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN**

**PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES**

**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 02 del mes Junio del año 2010  
el (la) que suscribe MC. ARTURO TRIPP VALDEZ alumno(a) del  
Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS  
con número de registro B061152 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS  
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:  
DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

“COMPARACIÓN DE DOS ENFOQUES METODOLÓGICOS PARA EL ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA TRÓFICA  
DE LA ICTIOFAUNA DE FONDOS BLANDOS DE LAS COSTAS DE NAYARIT, MÉXICO”

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. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: trippv@prodigy.net.mx - farregui@ipn.mx

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

MC. ARTURO TRIPP VALDEZ

*nombre y firma*

A mis padres por siempre darme su apoyo total en todos mis proyectos

A Melisa por estar siempre a mi lado ayudándome a alcanzar todas nuestras metas

## **Agradecimientos**

Agradezco al programa Institucional de formación de investigadores (PIFI) del Instituto Politécnico Nacional y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico brindado a través de las becas otorgadas, lo cual permitió llevar a cabo este trabajo.

A los proyectos de investigación que contribuyeron con este ejercicio: “Impacto de la pesca de arrastre de camarón sobre los ecosistemas del Golfo de California: Manejo de pesquerías, salud del ecosistema y conservación de la biodiversidad” con clave CONACyT-SEMARNAT 2002-C01-123; “Comunidades de peces asociadas a los arrastres camaroneros como indicadores de degradación del ecosistema” con clave CONACyT-SAGARPA 2003-02-157; “Impacto de la pesca de arrastre de camarón sobre el ecosistema bentónico frente a las costas de Nayarit, México” con clave CONACyT-SAGARPA S0007-2005-1-12004; “Patrones espacio-temporales y diversidad funcional en las comunidades demersales de Nayarit” SEP-CONACyT 49945; “Modelación de la estructura trófica de los peces asociados a fondos blandos” clave SIP 20090922 y los proyectos SIP-IPN 20070370, SIP 20080484.

A mi director de tesis el Dr. Francisco Arreguín Sánchez por todo el apoyo brindado a lo largo del ejercicio de tesis así como al resto del comité revisor por todos sus comentarios, sugerencias y correcciones, las cuales ayudaron a que este trabajo mejorara y pudiera finalizarse.

Al Dr. Juan Freire, a la M.C Sirka Carabel y M.C. Inmaculada Álvarez de la Universidad de La Coruña por su asesoría en el análisis de las muestras de Isótopos Estables y la realización de los modelos de mezcla, así también a las M.C. Dana Arizmendi Rodríguez y M.C. Jimena Bohórquez Herrera por su apoyo en el análisis de los contenidos estomacales, así como a los M.C. José Trinidad Nieto, M.C. Deivis Palacios y el Ing. Armando Hernández por su ayuda en la identificación de especies así como en el manejo de las bases de datos.

A mi Familia (Tripp y Cruz) que siempre me han dado su apoyo en todo lo que me he propuesto y que han hecho de esta etapa de mi vida una de las mejores.

A mis compañeros y amigos Xchel, Ofelia, Marcela, Rubén (Burro), Dana, Yassir, Vanessa, Berenice, Mary, Uri, Manuel, Gladis, Oscar, Deivis y Trini que siempre me echaron una mano. Muchas gracias por su apoyo.

## Índice

Agradecimientos .....	2
Índice .....	3
Índice de Tablas .....	5
Índice de Figuras .....	6
Glosario .....	7
Resumen.....	8
Abstract .....	9
Introducción .....	10
Antecedentes .....	14
Justificación .....	17
Hipótesis .....	18
Objetivo .....	18
Objetivos particulares .....	18
Materiales y métodos.....	19
Área de estudio.....	19
Sección 1. Definición de dietas mediante el análisis de contenidos estomacales.....	20
Sección 2. Definición de dietas mediante el análisis de isótopos estables.....	23
Sección 3. Caracterización de la estructura Trófica .....	27
Sección 4. Análisis comparativo de estructuras tróficas .....	30
Resultados.....	31
Sección 1. Definición de dietas mediante el análisis de contenidos estomacales.....	31
Malacófagos .....	37
Poliquetófagos .....	38
Detritívoras .....	39
Carcinófagos .....	39
Carcino-ictiófagos.....	40
Ictiófagos.....	41
Sección 2. Definición de dietas mediante el análisis de isótopos estables.....	42
Ictiófagos.....	46

Carcino-ictiófagos.....	46
Equinodermófagos .....	47
Malacófagos .....	48
Carcinófagos .....	49
Sección 3. Caracterización de la estructura Trófica .....	50
Nivel trófico.....	50
Red trófica .....	52
Índices de especies clave .....	52
Sección 4. Análisis comparativo de estructuras tróficas .....	58
Discusión .....	63
Análisis de dietas: Contenidos estomacales vs isótopos.....	63
Detritófagos .....	63
Malacófagos .....	64
Carcinófagos .....	65
Ictio-carcinófagos .....	67
Ictiófagos.....	68
Estructura trófica.....	70
Niveles tróficos.....	70
Redes tróficas .....	73
Índices de especies clave .....	73
Conclusiones.....	77
Bibliografía.....	79
Anexos .....	94

## Índice de Tablas

Tabla I. Dieta encontrada en los contenidos estomacales para <i>P. approximans</i> .....	33
Tabla II. Dieta encontrada en los contenidos estomacales para <i>P. goodei</i> .....	33
Tabla III. Dieta encontrada en los contenidos estomacales para <i>O. doviii</i> .....	34
Tabla IV. Gremios tróficos identificados mediante el análisis de clusters y porcentaje de consumo del grupo de presas por el que se ubico en el gremio. ....	34
Tabla V. Agrupaciones realizadas a las presas encontradas en los contenidos estomacales. ....	35
Tabla VI. Agrupaciones realizadas para la definición de presas potenciales para el análisis a partir de isótopos estables.....	44
Tabla VII. Gremios tróficos encontrados por el análisis de isótopos estables y las proporciones de esta presa con la que se identificó el gremio. ....	45
Tabla VIII. Niveles tróficos encontrados por el método de contenidos estomacales y análisis de isótopos.....	51
Tabla IX. Resultados de los índices topológicos (Jordan <i>et al.</i> 2003) para las dos redes tróficas obtenidas por análisis contenidos estomacales (CE) y por análisis de isótopos (ISO), donde Deg=índice de grado, Clo=índice de cercanía, Bee=índice de intermediación .....	56
Tabla X. Resultados de los índices de fragmentación (Kpp1) y propagación (Kpp2) donde se muestran las especies que representan el 80% del efecto.....	57
Tabla XI. Resultados de la comparación de los índices de especie clave entre redes tróficas derivadas de contenidos estomacales e isótopos estables. Los valores representan los coeficientes de correlación por rangos de Spearman. Los números en rojo representan correlación significativa ( $p < 0.05$ ).....	59
Tabla XII. Diferencias encontradas en el índice de grado (Deg) entre los valores obtenidos por isótopos y modelos de mezcla (Iso) y por contenidos estomacales (CE), se marca con * la especies con las mayores diferencias. ....	59

## Índice de Figuras

Figura 1. Área de estudio y estaciones de muestreo frente a la costa de Nayarit y sur de Sinaloa, México. ....	20
Figura 2. Ejemplo para determinar una dieta bien representada: (a) se consideraba así cuando el coeficiente de variación era $\leq 0.05$ representado por una línea roja; mientras que cuando los valores no alcanzaban este valor (b) se consideraba que la dieta no estaba bien representada....	32
Figura 3. Análisis de clúster mostrando la agrupación de los depredadores seleccionados en seis gremios tróficos. ....	37
Figura 4. Presas más importantes de las especies Malacófagas.....	38
Figura 5. Presas más importantes de las especies poliquetófagas.....	38
Figura 6. Presas más importantes de las especies detritívoras .....	39
Figura 7. Presas más importantes de las especies carcinófagas.....	40
Figura 8. Presas más importantes de las especies carcino-ictiófagas .....	41
Figura 9. Presas más importantes de las especies ictiófagas .....	42
Figura 10. Presas más importantes de las especies ictiófagas obtenidas por el análisis isótopos estables y modelos de mezcla. ....	46
Figura 11. Presas más importantes de las especies carcino-ictiófagas obtenidas por el análisis isótopos estables y modelos de mezcla.....	47
Figura 12. Presas más importantes de la especie equinodermófaga obtenida por el análisis isótopos estables y modelos de mezcla.....	48
Figura 13. Presas más importantes de las especies malacófagas obtenidas por el análisis isótopos estables y modelos de mezcla. ....	48
Figura 14. Presas más importantes de las especies carcinófagas obtenidas por el análisis isótopos estables y modelos de mezcla. ....	49
Figura 15. Diferencias en los valores de nivel trófico(promedio $\pm$ desviación estándar) encontrados por lo diferentes métodos.....	51
Figura 16. Red trófica construida a partir de los datos obtenidos por medio de la técnica de contenidos estomacales.....	53
Figura 17. Red trófica construida a partir de los datos obtenidos por medio de la técnica de isótopos estables y modelos de mezcla.....	54
Figura 18. Especies con los valores más altos del índice de grado (degree) para la red obtenida por el análisis de contenidos estomacales y las especies por las cuales éstas son depredadas.....	61
Figura 19. Especies con los valores más altos del índice de grado (degree) para la red obtenida por el análisis de contenidos estomacales y las especies por las cuales éstas son depredadas.....	62

## Glosario

**Analizador elemental:** Instrumento automatizado que convierte la muestra en un gas para ser inyectados en el espectrómetro de masas. Contiene un incinerador para la combustión química de la muestra, una trampa química para purificar los gases y el cromatógrafo de gases para separar las especies de gases puros para los análisis.

**Espectrómetro de masas de razones isotópicas:** Instrumento analítico de gran precisión que se utiliza para medir la razón absoluta entre dos isótopos (R) y obtener posteriormente la razón isotópica de una muestra relativa a un estándar ( $\delta$ ). La muestra se introduce como un gas, el cual es bombardeado con electrones para crear iones. Estos iones son acelerados a través de un tubo de vacío y expuestos a un campo magnético que causa que los iones de diferente masa sean desviados a trayectorias ligeramente diferentes. Los detectores (vasos de Faraday) están colocados en cada trayectoria para capturar los iones de masa específica. El valor resultante es comparado con los valores (R) obtenidos en el gas estándar y posteriormente utilizado para calcular  $\delta$ .

**Isótopo estable:** Un isótopo no radiactivo en el cual los neutrones no se degradan espontáneamente para formar un electrón y un protón. Los isótopos estables no tienen riesgo fisiológico.

**Isótopo:** Átomos de un mismo elemento en cuyo núcleo contiene el mismo número de protones pero diferente número de neutrones.

**Nicho:** Posición estructural de un organismo dentro de un ecosistema, incluyendo su posición trófica, hábitat y su relación con el medio ambiente físico y biótico circundante.

**Nivel trófico:** Literalmente una posición trófica jerárquica en una red de alimentos (desde productores a consumidores). Los organismos son asignados al nivel trófico más alto en el cual están funcionando como consumidores.

**Red trófica:** Se refiere a la dependencia alimenticia de unos organismos hacia otros en una serie que comienza con los productores primarios y/o detritus y termina con los carnívoros de mayor tamaño.

**Trófico:** Implica los hábitos de alimentación o relaciones alimenticias de diferentes organismos en una cadena o red de alimentos.

**$\delta^{13}\text{C}$ :** Relación isotópica de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  expresada en partes por mil sobre un estándar (Pee Dee Belemnite).

**$\delta^{15}\text{N}$ :** Relación isotópica de  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  expresada en partes por mil sobre un estándar (Nitrógeno atmosférico).

## Resumen

Recientemente hay un considerable interés en el estudio de la estructura de las redes tróficas utilizando esta información en la elaboración de modelos que puedan ser usados para el manejo de recursos a nivel de un ecosistema. Estos modelos requieren del conocimiento de las redes tróficas para lo cual es necesario conocer los hábitos alimenticios de las especies que lo conforman; comúnmente se han utilizado los análisis de contenidos estomacales para ello, sin embargo recientemente se han venido utilizando los isótopos estables de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en los tejidos de los organismos para el estudio de las redes tróficas, proporcionando información acerca de la posición trófica y posible dieta de un organismo. Actualmente modelos de mezcla aplicados a estos valores de isótopos permiten conocer la proporción que cada presa aporta al depredador. En este trabajo se pretende realizar una comparación de la estructura trófica de peces demersales de las costas de Nayarit, utilizando las técnicas de análisis de contenidos estomacales así como por isótopos estables y modelos de mezcla, ya que esta última técnica posee ciertas ventajas que la hacen atractiva para la posible construcción de modelos tróficos capaces de representar un ecosistema. Se analizaron 2139 estómagos de 50 taxa de peces diferentes sin embargo solamente se pudo obtener la dieta bien representada de 19 especies, estas se agruparon en seis grupos o gremios tróficos según el grupo predominante en su dieta mediante el análisis de contenidos estomacales. Una vez obtenidas las presas principales de cada especie se realizaron análisis de isótopos y modelos de mezcla con los cuales se obtuvieron las proporciones de dieta de cada depredador, obteniéndose también gremios los cuales difieren en algunas especies al método anterior, se calculó el nivel trófico por ambos métodos y los resultados dieron similares con excepción de tres especies, considerándose el valor de isótopos estables como el más fiable. Se evaluó mediante una serie de indicadores la similitud entre las redes construidas a partir de los datos de ambos métodos encontrándose que ambas resultaban ser diferentes en cuanto a su estructura pero poseen propiedades similares, por lo que el uso complementario de ambas técnicas resulta recomendable para el análisis de la estructura de la red trófica de algún sistema de interés.

## **Abstract**

Recently there is considerable interest in studying the structure of food webs using this information in developing models that can be used for resource management at the level of an ecosystem. These models require knowledge of food webs for which it is necessary the knowledge of the feeding habits of the species that comprise it; for this purpose stomach contents analysis has been commonly used, however recently the use of stable isotopes of  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  in the tissues of organisms have been used to obtain information about the diet and trophic level. Actually the use of mixing models applied to these isotope values provide insight into the proportion that each prey contributes to the predator. This paper tries to make a comparison of the trophic structure of demersal fish off the coast of Nayarit, using the techniques of analysis of stomach contents and stable isotope mixing models, this due that the latter technique has certain advantages that make it attractive for the possible construction of trophic models capable of representing an ecosystem. We analyzed 2139 stomachs of 50 taxa of different fish however we only get the diet of 19 species well represented; these were grouped into six trophic groups or guilds as the dominant group in their diet through analysis of stomach contents. Having obtained the main prey of each species we made the stable isotope analysis and mixing models with which we obtained the proportions of diet of each predator, the guilds obtained by this analysis differ in some species to the previous method, trophic level was calculated by both methods and the results were similar with the exception of three species, considering the value of stable isotopes as the most reliable. The similarity between the networks constructed from the data of both methods was evaluated through a series of indexes we found that these to be different in their structure but have similar properties so the complementary use of both techniques is recommended for the analysis of food web structure of a system of interest.

## **Introducción**

Los sistemas naturales pueden ser estudiados de diferentes maneras y los métodos que son utilizados con este propósito tienden a enfatizar diferentes tipos de patrones. La estructura general de las comunidades y el comportamiento de los individuos, han sido unos de los puntos más importantes en el estudio de los ecosistemas. Uno de los enfoques utilizados para llegar a una aproximación del primer punto, es el estudio de las redes tróficas; éstas son descriptoras de las interacciones tróficas de la comunidad que pueden ser usadas para ilustrar aspectos funcionales a través de los flujos de materia y energía en un ecosistema. Este tipo de conocimiento ha permitido la comprensión de la estructura y funcionamiento de las comunidades de los individuos presentes en estos sistemas y obtener de esta información atributos tanto específicos como holísticos. Esta aproximación sobre el estudio de los ecosistemas no es nueva, ya que la extracción e interpretación de enfoques aplicados a estas redes ha sido una de las áreas de estudio ecológico más activas en los últimos 30 años (Ricklefs y Miller 2000).

El descubrimiento de nuevas metodologías que aporten más información acerca de los patrones alimenticios de las especies, así como el desarrollo de nuevas herramientas de modelación de redes tróficas, han llegado a ser uno de los enfoques más importantes en el estudio de los ecosistemas y en la actualidad constituye la información básica a partir de las cuales se desarrollan estrategias de manejo para el aprovechamiento y conservación de los recursos de estos ecosistemas (FAO 2008).

El estudio de las redes tróficas es un enfoque importante para entender los patrones y dinámicas de las comunidades y es actualmente un campo muy activo en los estudios de ecología. Una red trófica representa varias maneras en la cual la energía pasa a través de las poblaciones en las comunidades, esto muestra quién se alimenta de quien, en qué cantidades, la eficiencia del uso de la energía, el metabolismo, etc. (Bendoricchio y Palmeri 2005). Las redes tróficas están compuestas de cadenas tróficas, que representan el paso de la energía de un

productor primario a través de una serie de consumidores hasta los niveles tróficos superiores (Ricklefs y Miller, 2000).

La información sobre la dieta de los individuos de un sistema resulta útil para definir las relaciones depredador-presa, las cuales son la base para la elaboración de los diagramas de redes tróficas, así también la compilación de diferentes componentes alimenticios consumidos por una especie pueden eventualmente proporcionar una estimación del nivel trófico (López-Peralta & Arcila, 2002).

Los datos para la construcción de las redes tróficas pueden provenir de inferencias obtenidas a partir de la estructuras anatómicas; observación directa de las presas que son consumidas; mediante el uso del análisis de contenidos estomacales y más recientemente mediante el uso de una técnica basada en los isótopos estables de los tejidos de los organismos (Chipps y Garvey, 2006).

El análisis más utilizado para determinar las relaciones depredador-presa han sido los de contenidos estomacales (Hyslop, 1980), ya que actualmente poseen la mayor resolución taxonómica en la identificación de las presas, además de ser posible determinar su biomasa. La información que aportan los análisis de contenidos estomacales es solo referente a presas consumidas recientemente (usualmente en menos de 24 h) por lo que para obtener información sobre dietas de periodos mayores es necesario llevar a cabo campañas de muestreo donde se obtengan muestras de varios individuos con el fin de cubrir la dieta correspondiente a ese periodo (Gearing, 1991; Estrada *et al.*, 2005).

Un problema que se tiene con esta técnica es que a menudo las presas son encontradas en estados de digestión tan avanzados que resulta complicado identificarla y en algunos casos solo quedan restos de estas presas, no obstante en muchos casos existen estructuras que pueden resultar útiles para la identificación de presas que no se encuentran completas, tales como vertebras, escamas, dientes, globos oculares, cleitros y otolitos en el caso de peces, restos quitinosos en el caso de artrópodos o picos y globos oculares en el caso de

cefalópodos. Todas estas estructuras poseen características muy específicas que pueden llegar a servir para identificar las presas a nivel familia, género o incluso especie (Margalef, 1974).

Otro inconveniente que se tiene con esta metodología es que la duración de algunas estructuras de las presas dentro de los contenidos gástricos puede variar dependiendo de su grado de digestibilidad, lo que puede llegar a causar una subestimación en la abundancia de presas que se digieren rápidamente (por ejemplo invertebrados como poliquetos, medusas) o bien una sobrestimación de presas que tengan estructuras poco digeribles y que se acumulen en el tracto digestivo (p.e. cefalópodos o algunas especies de crustáceos) (Clarke et al., 1976; Santos et al., 1999). También muchos fragmentos de presas pueden llegar a ser muy difíciles de identificar, por lo que este método favorece la identificación de presas de tamaño grande y que tienen estructuras duras. Así también algunas especies pueden llegar a regurgitar sus estómagos (Pierce et al., 1993; Tollit *et al.*, 1997; Melville y Conolly, 2003; Chipps y Garvey, 2006).

Por otro lado, no todos los materiales que son consumidos son asimilados por el organismo, por lo que resulta difícil determinar cuál es su importancia real en la dieta del depredador (Chipps y Garvey, 2006). Asimismo se pueden presentar sesgos debido a que pueden encontrarse restos de individuos que no fueron ingeridas directamente por el depredador sino por la presa de éste (Smith & Whitehead, 2001; Román-Reyes, 2005). Además existe cierta dificultad al realizar comparaciones entre la dieta de varios depredadores (lo cual se requiere para la construcción de redes tróficas), esto ocurre cuando se presentan diferencias en sus tasas de digestión y de evacuación así como en sus ritmos de alimentación, los cuales si no se consideran apropiadamente en los estudios de alimentación tienen importantes implicaciones en la interpretación de los datos de la dieta (Chipps & Garvey, 2006).

En años recientes se ha empezado a utilizar una nueva técnica para el estudio de las redes tróficas la cual emplea la acumulación de isótopos estables en el tejido de los organismos (Clarke *et al.*, 2005). Esta técnica puede proveer

información acerca del comportamiento alimenticio a largo plazo de una especie basado en la asimilación del alimento consumido, de tal manera que aporta una retrospectiva histórica de este comportamiento cuyo periodo varía dependiendo del tipo de tejido que se analice, mientras que los contenidos estomacales solamente presentan una fotografía de la alimentación reciente de una especie (Fry y Sherr, 1984; Peterson y Fry, 1987)

Este método toma ventaja de las diferencias en las abundancias relativas de los distintos isótopos de un elemento químico, ya que la materia orgánica lleva siempre una firma isotópica que trae una diferencia en la tasa de isótopos ligeros y pesados durante las reacciones que crearon esta materia. Los isótopos estables más utilizados son los de nitrógeno y carbono (Peterson y Fry, 1987). Los isótopos de nitrógeno debido a que presentan un mayor enriquecimiento isotópico generalmente son usados para indicar el nivel trófico de las especies; mientras que la razón de isótopos estables de carbono, por su nulo o mínimo fraccionamiento, refleja la fuente de nutrición autotrófica en la base de la red de alimentos (DeNiro y Epstein, 1981).

Esta técnica cuando es combinada con métodos tradicionales para la determinación de dietas (p.e los análisis de contenidos estomacales), se convierte en una herramienta muy útil para determinar interacciones tróficas, ya que los isótopos estables representan estas interacciones a una escala de tiempo mucho más larga dependiendo del tipo de tejido que se utilice para el análisis. De esta manera indica las presas que son asimiladas por el organismo y no solamente ingeridas y, a diferencia de otros métodos, todas las muestras obtenidas arrojan información (Hobson *et al.*, 1996; Burton y Koch, 1999; Kurle y Worthy, 2001).

Recientemente el uso de las razones de isótopos estables aunados a la utilización de modelos de mezcla basados en ecuaciones de balance de masas, están cobrando importancia, ya que ayudan a identificar cuáles son las presas más importantes de los depredadores y dan un valor de la proporción de las presas en la dieta del depredador. De esta forma la razón isotópica es transformada en valores de dieta, los cuales pueden ser utilizados para determinar

varios aspectos acerca del nicho que las especies ocupan en el ecosistema (Newsome *et al.*, 2007).

En este contexto el análisis de isótopos estables ha sido utilizado como una herramienta para obtener atributos de las redes tróficas tales como el omnivorismo, nivel trófico, longitud de las cadenas tróficas y vías principales de flujos energéticos (Cabana y Rasmussen, 1996; Vander Zanden *et al.*, 1999; Layman *et al.*, 2007).

En este trabajo se pretende analizar una red trófica bajo dos enfoques metodológicos, la técnica de contenidos estomacales y la técnica de isótopos estables aunada a los modelos de mezcla, para contrastar los resultados obtenidos de cada enfoque y comparar algunos de los atributos estructurales y funcionales de la red trófica, con esto se contribuirá a discernir sobre el mejor enfoque a emplear o bien, si las dos fuentes de información deberían emplearse de manera complementaria.

### **Antecedentes**

El análisis de dietas de los peces constituyen una herramienta importante tanto en la comprensión de las interacciones entre especies de una red trófica y en los ecosistemas, como en el manejo de pesquerías, así mismo resulta útil cuando se plantea el cultivo de alguna especie, ya que ayuda a entender cuáles son los requerimientos de dieta de las especies. Debido a ello, existe una gran variedad de trabajos acerca de los hábitos alimenticios de muchas especies de peces, la mayoría utilizando los análisis de contenidos estomacales para la determinación de los componentes de la dieta así como las propiedades de ésta.

Los trabajos con contenidos estomacales han pasado de ser simples descripciones de la dieta para determinar las presas más importantes (Pinkas *et al.*, 1971) a ser la base con la que es posible determinar los flujos de energía en un ecosistema, de tal manera que la mayor parte de lo que se conoce sobre los flujos de energía en las redes tróficas está basado en inferencias hechas sobre la

información contenida por los análisis de contenidos estomacales (Christensen & Pauly, 1992).

A partir de mediados de los años 90s se ha incrementado el número de trabajos que utilizan el análisis de isótopos estables para el estudio de relaciones tróficas en el ambiente marino, no obstante que los primeros trabajos se realizaron en 1955 (Malseed, 2004). Existen muchos trabajos que han utilizado los isótopos estables de C y N para estimar el flujo de energía en las redes tróficas marinas, estos trabajos han obtenido como resultado una aproximación de la procedencia de las fuentes de Carbono y el nivel trófico de los consumidores, esto tanto en ecosistemas marinos, estuarinos y dulciacuícolas (Fry, 1991; Whitley y Rabeni, 1997).

El análisis de isótopos estables ha resultado también ideal para especies que se encuentran bajo algún tipo de protección, o bien que resulta muy difícil conseguir muestras de contenidos estomacales, tal es el caso de varias especies de mamíferos marinos entre las cuales se encuentran algunas especies de pinnípedos (Kurle y Worthy, 2001; Kurle y Worthy, 2002) y cetáceos (Gendron *et al.*, 2001; Hooker *et al.*, 2001; Ruiz-Cooley *et al.*, 2004)

Esta técnica también ha sido empleada en especies que por sus hábitos alimenticios o su tamaño resulta difícil evaluar la dieta por métodos más tradicionales, tal es el caso de varias especies de crustáceos que debido a las características de su sistema digestivo es muy difícil identificar sus presas en el contenido estomacal (Whitley y Rabeni, 1997; Fantle *et al.*, 1999; Abed-Navandi y Dworschak, 2005).

En cuanto a peces existen varios trabajos en los que se utiliza esta técnica. En sistemas lacustres Gu *et al.* (1996) determinaron el papel que distintas especies ocupaban en la red trófica. Melville y Connolly (2003) utilizaron los isótopos para determinar las fuentes autotróficas fundamentales que soportan la producción de tres especies de peces de fondos blandos en un estuario. Clarke *et al.* (2005) se valieron de los isótopos para determinar si existía una sobreposición

en la dieta entre algunas especies piscívoras nativas de un lago con respecto a especies que habían sido introducidas.

Post (2002) desarrolló una ecuación por medio de la cual, utilizando los isótopos estables de C y N, es posible determinar el nivel trófico de los consumidores. Estrada *et al.* (2003) utilizaron esta ecuación para determinar el nivel trófico de cuatro especies de tiburones y al compararlo con los resultados obtenidos por contenidos estomacales no encontraron diferencias significativas entre los ambos métodos. De la misma forma Estrada *et al.* (2005) calcularon el nivel trófico del atún aleta azul *Thunnus thynnus*, además de estimar sus presas principales, encontrando que esta especie cambia su alimentación de juveniles a adultos teniendo los adultos un nivel trófico superior al de los juveniles.

En trabajos recientes con el uso de isótopos de C y N para determinar dietas, se han propuesto modelos de mezcla con el fin de cuantificar la importancia que determinadas fuentes alimenticias tienen en la dieta de un depredador. Ben-David *et al.* (1997) y Szepanski *et al.* (1999) utilizaron un modelo de mezcla para múltiples presas (fuentes) con el fin de estimar la contribución que tiene cada tipo de presa en la dieta del depredador, utilizando para ello la distancia euclidiana entre los valores isotópicos de la presa y el depredador. Sin embargo este modelo provee solamente un indicativo del consumo relativo de esa presa y se encuentra además limitado a tres fuentes alimenticias (presas), por lo que se deben elegir las presas más probables o bien realizar varias pruebas con diferentes presas.

Phillips *et al.* (2001) proponen un modelo lineal de mezcla basado en ecuaciones de balance de masas, el cual arroja mejores resultados que el modelo anterior, ya que este provee una estimación de la proporción que presentan las fuentes alimenticias en la dieta, aunque también se encuentra limitado a tres fuentes. Esta limitación en el número de presas fue corregida por Phillips y Gregg (2003) quienes propusieron un método basado en un modelo anterior (Phillips *et al.*, 2001) que permite trabajar con más de tres fuentes alimenticias. Este método permite conocer la contribución de cada fuente alimenticia al depredador en

términos porcentuales, aunque a la fecha ha sido utilizado por relativamente pocos autores, entre los que se encuentran Melville y Connolly (2003, 2005), Abed-Navandi y Dworschak (2005), Bocherens *et al.* (2005); Benstead *et al.* (2006) y Hückstädt *et al.* (2007).

Autores como Newsome *et al.* (2007) sugieren que gracias a modelos como este es posible transformar las proporciones isotópicas en valores de contribución de las fuentes alimenticias, proveyendo así una forma estandarizada para caracterizar el nicho ecológico de las especies, pudiendo calcularse algunas mediciones utilizadas en ecología tales como la amplitud de nicho y la especialización sobre los recursos. Una ventaja adicional de este procedimiento es que se generan histogramas que representan la variabilidad en el consumo de una presa, lo cual tiene un gran potencial en el estudio de dietas ante la posibilidad de incluir variabilidad e incertidumbre en los estudios sobre dietas, alimentación y redes tróficas.

El uso de los isótopos estables para la construcción y análisis de redes tróficas es una técnica que está empezando a ser utilizada en el análisis de ciertas comunidades marinas, donde se ha utilizado esta herramienta para encontrar las fuentes de producción primaria principales así como el nivel trófico (NT) de cada uno de los grupos de especies que las componen (Grall *et al.*, 2006; Vander-Zanden *et al.*, 2006; Ciancio *et al.*, 2008), no obstante, dado su muy reciente propuesta, no se han reportado a la fecha trabajos que utilicen los modelos de mezcla como herramienta para el análisis de redes tróficas.

### **Justificación**

El uso de los isótopos estables de C y N ha demostrado ser de utilidad en el análisis de hábitos alimenticios, sin embargo son pocos los trabajos que han incorporado modelos de mezcla junto a los análisis de isótopos, los cuales podrían ayudar a comprender mejor la estructura de las redes tróficas de los sistemas de estudio. Debido a ello, en este estudio se realizó una comparación entre las redes tróficas obtenidas por la metodología tradicional de análisis de contenidos

estomacales y el análisis de isótopos aunados a modelos de mezcla tomando como caso de estudio a los peces asociados a fondos blandos de las costas de Nayarit y Sinaloa y con base en las diferencias encontradas por ambos métodos se determinó el posible uso de la técnica de isótopos estables y modelos de mezcla para representar la dieta en términos cuantitativos para así realizar la construcción de redes tróficas y si esta es comparable a la que puede obtenerse por métodos tradicionales, esto sería de gran utilidad para usar estas técnicas para la construcción de estas redes en sistemas donde el acceso a las muestras es limitado.

### **Hipótesis**

Tanto la información obtenida de los análisis de contenidos estomacales como la que se deriva de los análisis isotópicos pueden conducir a revelar las mismas propiedades estructurales y funcionales de la misma red trófica.

### **Objetivo**

Comparar la estructura trófica de la ictiofauna de fondos blandos de las costas de Nayarit, obtenida por medio de las técnicas de isótopos estables y modelos de mezcla con la obtenida por el análisis de contenidos estomacales.

### **Objetivos particulares**

- Determinar la dieta de los peces dominantes de la zona mediante los análisis de contenidos estomacales
- Determinar la dieta de los peces a partir de modelos de mezcla usando las señales isotópicas
- Describir la estructura trófica de la zona por medio de indicadores utilizando los valores obtenidos por los modelos de mezcla así como por el método de contenidos estomacales
- Comparar los resultados obtenidos de la descripción de la estructura trófica por contenidos estomacales con la derivada de modelos de mezcla basados en análisis de isótopos estables y someter a prueba de hipótesis.

## **Materiales y métodos**

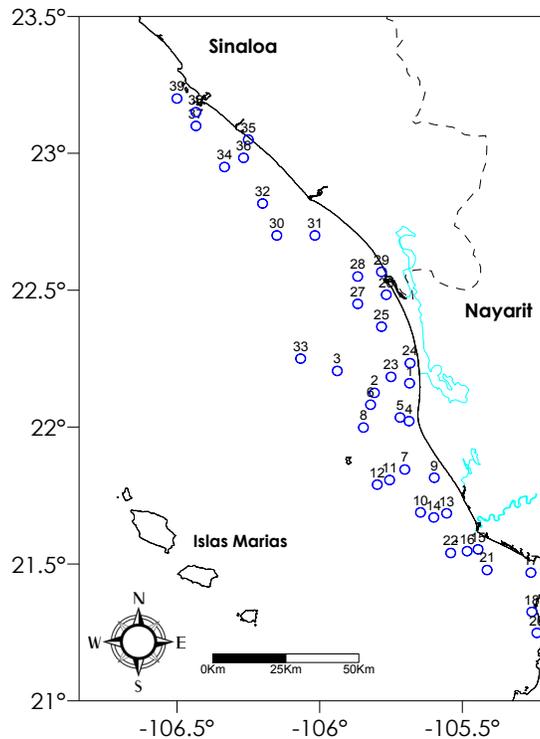
Con el fin de cumplir el objetivo del trabajo, este fue dividido en cuatro secciones principales, cada una de estas con objetivos particulares: 1) definición de dietas mediante el análisis de contenidos estomacales; 2) definición de dietas mediante el análisis de isótopos estables; 3) Caracterización de la estructura trófica para cada fuente de información de dietas y 4) Análisis comparativo de estructuras tróficas derivadas de contenidos estomacales e isótopos estables.

Los ejemplares para este estudio se obtuvieron de las capturas realizadas por la flota comercial camaronera de las costas del estado de Nayarit. Las muestras fueron obtenidas por medio de una serie de arrastres utilizando una red denominada tipo "Buzo" la cual posee una luz de malla de 2". Los arrastres fueron realizados durante las temporadas de pesca de camarón 2005-2006 y 2006-2007 que se desarrollan de septiembre a marzo.

## **Área de estudio**

Los muestreos se llevaron a cabo en embarcaciones tipo camaronero que operan en las áreas de pesca tradicionales frente a las costas de Nayarit y sur de Sinaloa, que abarca desde los 23°11'60"N 106°30"O y 21°14'53.38"N y 105°14'20.26"O (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. La región se encuentra bajo la influencia de la Corriente de California, la Corriente Norecuatorial, la Contracorriente Norecuatorial así como la Corriente Costera de Costa Rica. La batimetría de la zona es relativamente somera ya que se encuentra sobre la plataforma continental, con una profundidad máxima de 200 m. En las zonas con profundidades de 10 a 12 m, se encuentran predominantemente sedimentos de tipo arenoso con un de grano que va de grueso a fino, mientras que en las zonas más profundas, predominan asociaciones de arenas-limos principalmente en aquellas zonas situadas frente a desembocaduras de ríos (García, 1981; Amezcua-Linares, 1990; De la Lanza-Espino, 1991). Las capturas se llevaron a cabo en áreas que se encontraban entre los 2 y 36 kilómetros fuera de la costa a profundidades que oscilan entre los 10 y

76 m. Esta zona presenta una intensa actividad pesquera representada por el sector de pesca camaronera.



**Figura 1.** Área de estudio y estaciones de muestreo frente a la costa de Nayarit y sur de Sinaloa, México.

### **Sección 1. Definición de dietas mediante el análisis de contenidos estomacales**

Para este estudio se tomaron muestras de los peces dominantes de la zona, es decir los más abundantes y frecuentes de las capturas. Para realizar su muestreo se esperó a que la captura fuera vertida en cubierta, para posteriormente tomar una muestra representativa de la misma. Esta se separó por grupos o especies con ayuda de claves de identificación del área de estudio. Posteriormente se tomó el peso y número de los individuos; además, se tomó una fotografía o un ejemplar de cada grupo para posteriormente corroborar su identificación en el laboratorio por medio de claves especializadas tales como las de Fischer *et al.* (1995b, c) y Allen & Robertson (1998); utilizándose también ejemplares de referencia de las colecciones ictiológicas del Centro

Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional y del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.

De cada especie dominante se tomaron 15 individuos a los cuales se les extrajo el estómago, éstos se fijaron en formol al 10% o bien se congelaron para ser llevados al laboratorio de Ecología de peces del CICIMAR-IPN.

Una vez en el laboratorio se separaron cada una de las presas encontradas en los contenidos estomacales y estas se identificaron mediante claves especializadas para ello, de esta forma para peces completos se utilizaron las claves de Fisher *et al.* (1995<sub>b,c</sub>), Allen & Robertson (1998) y Thomson *et al.* (2000). Para peces en estados avanzados de digestión se utilizaron las claves de Clothier (1950), Clothier & Baxter (1969) y las de Clarke (1962 y 1986). Para invertebrados se utilizaron las de Smith y Carlton (1975), Wolff (1982, 1984), Salgado Barragán y Hendrickx (1986), Fisher *et al.* (1995<sup>a</sup>) y Hendrickx *et al.* (1997). También se pudo corroborar la identificación de las presas mediante la comparación de estos con el material de referencia que se encuentra tanto en la colección ictiológica como en el laboratorio de ecología de peces del CICIMAR-IPN.

Una vez identificadas las presas se determinaron los valores de peso y número de cada uno de los componentes alimenticios y estos valores fueron usados para calcular los métodos propuestos por Pinkas *et al.* (1971) y Hyslop (1980) que a continuación se detallan:

**Método Gravimétrico (G).** Para este método se requirió obtener la biomasa de las especies presas encontradas en los diferentes estómagos; para ello se determinó el peso de cada una de las especies presa utilizando una balanza digital. El peso de cada especie presa fue referido como un porcentaje del peso total de todas las especies presa (G) encontradas en los estómagos.

$$G = \frac{P}{PT} * 100$$

Donde:

p= Peso (g) de un determinado tipo de presa.

PT= Peso (g) de la totalidad de especies presa.

**Índice de Frecuencia de Ocurrencia (FO).** Este índice refleja la frecuencia con la que se encuentra una determinada especie presa expresada como un porcentaje de la totalidad de estómagos con alimento, se utilizó para discernir cuáles eran las especies dominantes y las raras en la dieta.

$$FO = \frac{n}{NE} * 100$$

Donde:

n= Número de estómagos que tienen el mismo componente alimenticio.

NE= Número total de estómagos con alimento.

Una vez que se determinaron las presas de cada uno de los grupos de peces, se procedió a determinar si el número de estómagos analizados era suficiente para representar la dieta de cada uno de estos grupos, para ello se realizaron curvas de diversidad acumulada utilizando la información de las presas encontradas en los contenidos estomacales de cada depredador. Esto se hizo estimando el índice de diversidad de Shannon-Wiener para cada estómago de cada uno de los depredadores y mediante una aleatorización de estos se construyó una curva acumulada donde se esperaba que una dieta bien representada alcanzaría un valor asintótico de tal forma que al aumentar el número de estómagos ya no se observara un cambio significativo en la diversidad de presas.

Para tener una estimación cuantitativa de este criterio (la elección del número de estómagos necesarios para obtener una dieta bien representada), se determinó el coeficiente de variación para cada caso y cuando este fue menor o igual a 5% se consideró que la dieta estaba bien representada. Una vez obtenida

esta información se procedió a trabajar con las especies para las que se obtuvo una buena representatividad.

Las especies de peces fueron agrupadas en gremios alimenticios que se determinaron usando la biomasa de las presas; para ello se realizó un análisis de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis para posteriormente realizar un análisis de clústeres, usando ligamiento de tipo completo.

## **Sección 2. Definición de dietas mediante el análisis de isótopos estables**

Se tomaron muestras de músculo a los peces que previamente fueron seleccionados como los más dominantes de la zona y cuya dieta además hubiera estado bien representada al hacer el análisis de contenidos estomacales, procurando obtener muestras de individuos que al ser capturados no se encontraran cerca de descargas de agua continental ya que esto pudiera alterar su señal isotópica. También se tomaron muestras de músculo de presas potenciales procedentes de las capturas que fueron identificadas en el análisis previo de contenidos estomacales, así como especies extraídas de los contenidos estomacales que se encontraron en un estado de digestión leve. Asimismo se seleccionaron particularmente algunas especies de niveles tróficos altos y bajos (obtenido de referencias de literatura) para tener una mejor representación de la red trófica. La muestra se procuró tomar siempre de la región dorsal de los organismos siendo posteriormente congeladas hasta su análisis en el laboratorio.

### *Extracción de humedad*

Las muestras de músculo fueron secadas utilizando una liofilizadora donde las muestras fueron sometidas a una temperatura de aproximadamente  $-40^{\circ}\text{C}$  y una presión de 50 MBR durante un periodo aproximado de 24 horas. Otro método que se utilizó para secar las muestras fue mediante el uso de una estufa donde las muestras se sometieron a una temperatura constante de  $50^{\circ}\text{C}$  durante 24 horas.

De acuerdo con Kaehler & Pakhomov (2001), no existe diferencia en los resultados obtenidos utilizando cualquiera de estos métodos.

Una vez secadas las muestras fueron reducidas a polvo fino utilizando para ello un mortero de ágata ya que el uso de morteros de porcelana puede contaminar las muestras con residuos de carbonatos (Roman-Reyes, 2003).

En el caso de algunos organismos con estructuras calcáreas como es el caso de algunos crustáceos y equinodermos, se realizó una eliminación de estos carbonatos, debido a que estos suelen afectar los valores del  $\delta^{13}\text{C}$ , debido a esto se realizó una acidificación, para ello se utilizó una solución ácido clorhídrico (HCl) al 10% durante 24 h y secadas nuevamente (Carabel *et al.*, 2006).

Las muestras fueron colocadas en capsulas de estaño o de plata (para muestras que se acidificaron), para ello se colocó una cantidad de  $1.0 \text{ mg} \pm 0.1$  en cada cápsula, la cual se pesó utilizando una micro balanza con una precisión de 0.001 mg. Una vez pesadas las cápsulas, fueron colocadas en charolas marcadas para ser posteriormente analizadas en el espectrómetro de masas de razones isotópicas.

### *Análisis de isótopos*

Los análisis de isótopos estables fueron realizados en los Servicios Xerais de Apoio á Investigación (SXAIN), Universidad da Coruña, utilizando un analizador elemental modelo FlashEA 1112 de la marca ThermoFinnigan conectado a un espectrómetro de masas de razones isotópicas DELTA plus de la marca Finnigan MAT con una interfaz Con Flo II. Este instrumento realiza primeramente la combustión de la muestra para convertirla en gas, el cual es separado en sus componentes mediante una columna cromatográfica dentro de un analizador elemental acoplado al espectrómetro de masas. Posteriormente los componentes son cuantificados en cada uno de sus constituyentes así como su masa molecular (los de nitrógeno, N, y carbono, C, en este caso). Los resultados son expresados como valores de incrementos,  $\delta$ , en partes por mil, ‰, de la desviación de las

muestras con respecto a los estándares establecidos, por medio de la siguiente ecuación (Park & Epstein, 1961):

$$\delta^{15}\text{N} \text{ ó } \delta^{13}\text{C} = [(R \text{ muestra}/R \text{ estandar})-1] * 1000$$

Donde:

R=  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  o  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  respectivamente

Estándar= Nitrógeno atmosférico para el N y Pee Dee Belemnita para el C

### *Extracción de lípidos*

Se realizó la extracción de lípidos de las muestras debido a que se ha encontrado que los lípidos se hayan reducidos en  $\delta^{13}\text{C}$  en relación a la dieta, lo que pudiera afectar la interpretación ecológica de las señales de  $\delta^{13}\text{C}$ , teniendo mayor efecto en individuos que presentan grandes cantidades de lípidos en sus tejidos. De esta manera pueden realizarse comparaciones de muestras de tejidos que provienen de grupos taxonómicos diferentes sin el efecto que un exceso de lípidos pudiera causar en la señal isotópica del  $\delta^{13}\text{C}$ . Se utilizó una normalización o corrección aritmética de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ . Así como la razón C:N de las muestras la cual es la proporción entre la cantidad de C sobre la de N de cada una de estas. Este procedimiento tiene la ventaja de que no llega a alterar la señal isotópica del  $\delta^{15}\text{N}$  la cual es afectada por el uso de solventes que son utilizados para realizar la extracción química de los lípidos (Kiljunen et al, 2006; Sweeting et al. 2006; Post et al., 2007). Además, este ajuste puede realizarse rápidamente a diferencia de los métodos químicos siendo mínimo el tiempo necesario para efectuarlo.

Para la normalización de los lípidos se utilizó la ecuación propuesta por Post (2007):

$$\delta^{13}\text{C}' \text{ (Normalizado)} = \delta^{13}\text{C} \text{ (sin tratar)} - 3.32 + 0.99 \times \text{C:N}$$

## Modelos de Mezcla

Los modelos de mezcla utilizados se encuentran basados en el trabajo de Phillips y Greggs (2003), a diferencia de otros modelos de mezcla basados en distancias euclidianas (Ben-David *et al.*, 1997), este puede trabajar con muchas más fuentes potenciales que elementos analizados (isótopos).

Las ecuaciones básicas de los modelos de mezcla son las siguientes:

$$\delta C_{Consumidor}^{13} = p_a \delta^{13} C_a + p_b \delta^{13} C_b + p_c \delta^{13} C_c$$

$$\delta N_{Consumidor}^{15} = p_a \delta^{15} C_a + p_b \delta^{15} C_b + p_c \delta^{15} C_c$$

$$1 = p_a + p_b + p_c$$

Donde: a, b y c son tres diferentes tipos de alimento, y  $P_a + P_b + P_c$  es la contribución de cada tipo de alimento a la alimentación del depredador, este es un sistema matemático indeterminado con tres incógnitas para la cual no existe una solución única, sin embargo con el sistema de isótopos n y de  $>n+1$  fuentes alimenticias es posible utilizar el balanceo de masas para calcular las múltiples combinaciones de proporciones de las fuentes alimenticias que son soluciones probables.

Se utilizó la herramienta SISUS (<http://statacumen.com/sisus/>) para determinar la contribución a la dieta de cada presa, este software fue desarrollado por Erhardt (2009) y este a diferencia de la aproximación original de Phillips y Greggs (2003) no posee la limitante de 10 fuentes que su software Isosource posee, lo cual para la mayoría de las especies que se trabajaron resulta una limitante mayor. La rutina SISUS en cambio se encuentra basada en una aproximación de tipo Bayesiana la cual determina las distribuciones probabilísticas de las proporciones que cada presa aporta a la dieta de interés, esto lo realiza a través de una integración numérica de proporciones de contribuciones de dieta probables generadas aleatoriamente y que representen una dieta potencial. Este modelo además no posee la limitante de 10 presas, por lo que resultó ser más adecuado para este trabajo.

Previamente a la aplicación de los modelos de mezcla, a cada uno de los depredadores se le restó el valor de fraccionamiento isotópico de 2.3 ‰ a los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de cada uno. Este valor de fraccionamiento fue propuesto por McCutchan (2003) quien menciona que este es el valor que ha sido encontrado para especies que se alimentan de presas tanto de niveles tróficos altos como bajos. Así también, con el fin de hacer comparables las dietas obtenidas por contenidos estomacales y por isótopos, se realizaron algunas agrupaciones de las presas. El detritus en este caso estuvo representado por valores de Materia Orgánica Particulada (MOP) calculados por Sánchez *et al.* (2009) para la zona de estudio; mientras que los valores encontrados para zooplancton fueron tomados del trabajo de López-Ibarra (2008) de muestras de copépodos muestreados cerca del área de estudio.

### **Sección 3. Caracterización de la estructura Trófica**

Se analizó la estructura trófica a partir de ambas fuentes de información, contenidos estomacales y análisis de isótopos estables. Para el caso de los contenidos estomacales se usaron los valores de biomasa para definir el porcentaje que cada presa en el estómago del depredador y a partir de estos valores se construyó una matriz depredador-presa. Para el caso de la red trófica construida con los valores de isótopos, se utilizaron los valores promedio de los porcentajes obtenidos por el software SISUS usándolos para construir la matriz depredador-presa y representar la red trófica. Las presas utilizadas fueron obtenidas de agrupaciones similares para ambos métodos de tal manera que pudieran ser comparables.

Previamente al análisis de la red trófica se calcularon los niveles tróficos (NT) de los depredadores para ambas fuentes de información, contenidos estomacales e isótopos estables. Para el cálculo con los valores de contenidos estomacales se utilizó la siguiente ecuación propuesta por Christensen & Pauly (1992):

$$NT = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{ij} * NT_j$$

Donde:

DCij referida como la composición de la dieta, es la proporción de presas ( j ) en la dieta del depredador ( i ); NTj es el nivel trófico de las presas y fue obtenido de la base de datos del International Standard Statistical Classification of Aquatic Animals and Plants (**ISSCAAP**) en Fishbase ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)); n es el número de presas.

En el caso de la red trófica estimada por medio del análisis de isótopos estables se calculó el nivel trófico utilizando para ello los valores de nitrógeno y la ecuación propuesta por Post (2002):

$$NT = \lambda + \left( \frac{\delta^{15}N_{\text{consumidor}_{\text{secundario}}} - \delta^{15}N_{\text{base}}}{\Delta n} \right)$$

Donde  $\lambda$  es la posición trófica del organismo usado para estimar  $\delta^{15}N_{\text{base}}$  y  $\Delta n$  es el enriquecimiento en  $^{15}N$  por nivel trófico. Las especies elegidas para calcular el  $\delta^{15}N_{\text{base}}$  deben de compartir el mismo hábitat que la especie objetivo e integrar la marca isotópica de la red trófica en una escala de tiempo suficientemente larga para minimizar los efectos de la variación a corto plazo, en este caso se utilizó una especie de camarón (*Solenocera spp.*) que resultó ser una presa frecuente en la mayoría de los depredadores y que ocupa un nivel trófico secundario.

Una vez obtenidos los niveles tróficos se utilizaron estos valores junto con las matrices depredador-presa obtenidas por ambas fuentes y fueron introducidas en el programa Ucinet v 6.0 desarrollado por Borgatti (2002) para la representación grafica y edición de la red trófica. Esta se graficó en un gradiente según su nivel trófico, representándose por medio de flechas los consumos de cada especie.

La comparación de las estructuras tróficas obtenidas de los valores de ambas matrices de dietas se realizó a través de una serie de indicadores de especies o taxa clave propuestos por Jordan *et al.*, 2006. Como estos índices expresan

importancia relativa de manera jerárquica según el/los atributos que representan, para cada índice se seleccionó la medida del “percentil” superior, como criterio de diferenciación o separación de los grupos funcionales más relevantes del gradiente total. De esta manera los valores se ordenaron de mayor a menor y para identificar las especies clave relevantes se usó el percentil de 80%.

Los índices de especies clave utilizados fueron los siguientes:

**Índice de grado (Degree):** Este índice representa el número de nodos conectados a un nodo particular, representado cada uno a una especie y es expresado como sigue:

$$D_i = D_{in,i} + D_{out,i}$$

Donde  $D_i$  es la sumatoria de todas las presas ( $D_{in}$ ) más sus depredadores ( $D_{out}$ )

**Índice de cercanía:** Determina la capacidad de un nodo para llegar a todos los elementos de la red. Donde los elementos más centrales son aquellos que se encuentran a menor distancia del resto.

$$CC_i = \frac{N - 1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}}$$

Donde  $N$  es el número de nodos,  $d_{ij}$  es la longitud de la ruta más corta entre los nodos  $i$  y  $j$  en la red. Entre más grande el valor de  $CC_i$ , la eliminación de ese grupo ocasionará fragmentación sobre el resto de los grupos.

**Índice de intermediación:** Indica el número de veces que aparece un nodo en las rutas más cortas entre dos. Los nodos con un valor alto de intermediación son importantes y claves por ser los más centrales de la red o aquellos que vinculan subgrupos o bloques diferentes.

$$BC_i = \frac{2 \times \sum_{j>k} g_{jk}(i) / g_{jk}}{(N - 1)(N - 2)}$$

Donde N es el número de nodos,  $g_{kj}$  es el número de rutas igualmente más cortas entre los nodos j y k, y  $g_{kj}(i)$  es el número de estas rutas en las cuales el nodo i incide.

**Índice de grupos clave Kpp1:** Denominado índice de fragmentación, este indica cuales nodos tendrían que ser eliminados para desconectar al máximo la red.

$$F = 1 - \frac{\sum_k sk (sk - 1)}{N(N - 1)}$$

Donde sk es el tamaño del grupo y N es el número de nodos; su rango va de 0-1, donde 1 es la máxima fragmentación de la red.

**Índice de grupos clave Kpp2:** Llamado también índice de propagación, es un indicador de cuáles son los nodos que se encuentran lo más conectado posibles al resto de los nodos de la red.

$$R^D = 1 - \frac{\sum_j 1/dMj}{N}$$

Donde  $R^D$  es la proporción de todos los nodos alcanzados por el grupo de interés;  $d_{Mj}$  es la distancia de un nodo j a un grupo M de nodos.

#### **Sección 4. Análisis comparativo de estructuras tróficas**

Los resultados de los indicadores anteriores para cada fuente de datos, estómagos e isótopos, fueron comparados por medio de la prueba de correlación por rangos no paramétrica de Spearman ( $\rho$ ). Esta es una prueba que mide la asociación entre dos variables discretas. Para calcular  $\rho$ , los datos son ordenados, y reemplazados por su respectivo rango.

El estadístico  $\rho$  viene dado por la expresión:

$$\rho = \frac{6 \sum D^2}{N(N^2 - 1)}$$

Donde  $D$  es la diferencia entre los correspondientes valores de una especie e índice entre matrices y  $N$  es el número de pares de datos.

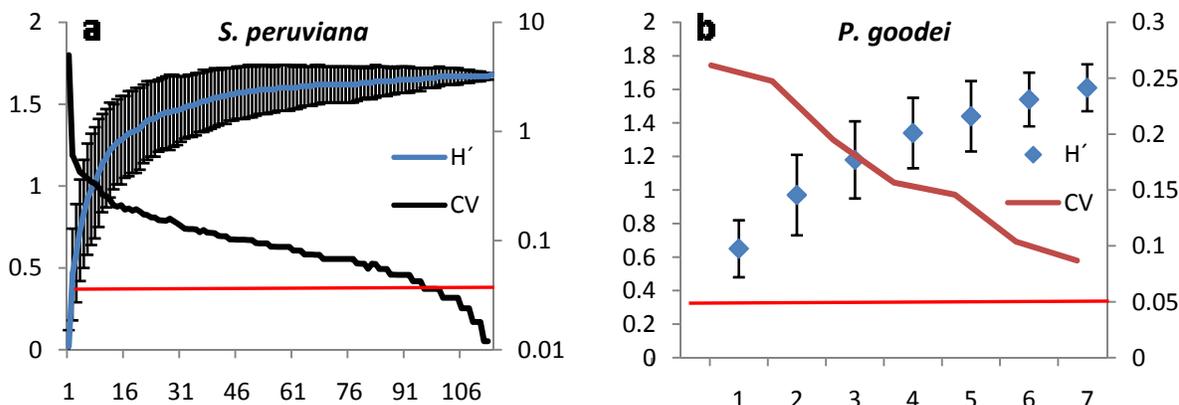
Como criterio de prueba de hipótesis en estas comparaciones se eligieron valores de correlación  $\rho > 0.8$  y una significancia  $p > 0.05$  como estadísticamente similares.

Para el caso de los niveles tróficos se aplicó una prueba  $t$  para determinar si los valores obtenidos por contenidos estomacales y por análisis de isótopos fueron estadísticamente similares.

## **Resultados**

### **Sección 1. Definición de dietas mediante el análisis de contenidos estomacales**

De las 134 especies de peces capturadas durante los muestreos, se analizaron un total de 2139 estómagos pertenecientes a 50 de ellas, siendo éstas las más frecuentes y abundantes en los muestreos (Anexo 1). De estos el 57.1% presentaron alimento mientras que el resto no contenía ningún componente alimenticio. Para el análisis se seleccionaron todos aquellos peces cuyo número de estómagos fuera suficiente para poder representar su dieta y para determinar esto se realizó una serie de curvas de diversidad acumulada determinando también el coeficiente de variación de cada una de estas, considerando que cuando este coeficiente fuera menor a  $\leq 0.05$  el número de estómagos resultaba adecuado para representar en un 95% la dieta de los peces. En la figura 2 se observa un ejemplo de este criterio de selección mientras que el resto de los valores de diversidad de la totalidad de organismos se muestran en el Anexo 2:



**Figura 2. Ejemplo para determinar una dieta bien representada:** (a) se consideraba así cuando el coeficiente de variación era  $\leq 0.05$  representado por una línea roja; mientras que cuando los valores no alcanzaban este valor (b) se consideraba que la dieta no estaba bien representada.

Se eligieron un total de 16 especies de peces con dietas bien representadas según el criterio de selección, sin embargo, al determinar su nivel trófico se encontró que la mayoría se ubicaba en niveles tróficos similares. Con el objeto de obtener una mejor resolución de la red trófica se decidió agregar tres especies de niveles tróficos inferiores y superiores, no obstante que el número de estómagos no reuniera el criterio de  $CV \leq 5\%$ . En estos casos se recurrió a la base de datos de Fishbase ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)) para corroborar los hábitos alimenticios. A continuación se enlistan las especies que fueron utilizadas bajo este criterio:

### **Ratón blanco (*Polydactylus approximans*)**

Se analizaron cinco estómagos con alimento de esta especie y se encontró que la dieta se compone tanto de invertebrados como de peces, sin embargo la mayor cantidad de biomasa consumida estuvo constituida por crustáceos, principalmente estomatópodos (Tabla I). La dieta encontrada en Fishbase por (Gonzales y Soto, 1988) revela que esta especie efectivamente se alimenta tanto de peces como crustáceos, aunque principalmente de estos últimos.

**Tabla I. Dieta encontrada en los contenidos estomacales para *P. approximans***

<b>Especies presas</b>	<b>%G</b>
Cynoglossidae	5.0
Engraulidae	5.0
Gasteropoda	5.0
MONI	5.0
Restos de camarones	5.0
Restos de crustáceos	20.0
Squillidae	15.0
Stomatopoda	40.0

### **Boca dulce (*Paralichthys goodei*)**

En los 10 estómagos analizados se encontró que esta especie se alimentaron de peces de la familia Cynoglossidae, poliquetos, braquiuros así como algas (Tabla II). La dieta encontrada en Fishbase (Chao, 1995) resultó ser incompleta, sin embargo señala que este organismo llega a alimentarse de gusanos presumiblemente poliquetos, así como de otros invertebrados.

**Tabla II. Dieta encontrada en los contenidos estomacales para *P. goodei***

<b>Especies presa</b>	<b>%G</b>
Alga	1.79
Brachyura	3.57
Cynoglossidae	80.81
MONI	4.11
Polychaeta	7.93
Restos de peces	1.79

### **Sardina machete (*Ophiopterus dovii*)**

En los cinco estómagos analizados se encontraron restos de algas así como camarones de la familia Ogyrididae; la dieta en Fishbase (Whitehead y Rodriguez, 1995) fue muy poco representativa ya que solo mencionan lo encontrado en un solo estómago con una especie de pez no identificada.

**Tabla III. Dieta encontrada en los contenidos estomacales para *O. dovii***

<b>Especies presa</b>	<b>%G</b>
Alga no id	2.75
Ogyrididae	97.25

De esta manera se trabajó con un total de 19 especies de peces. El análisis de similitud de Bray-Curtis aunado al de clusters dio como resultado un total de seis agrupaciones o gremios tróficos: Malacófagos, Detritívoros, Poliquetófagos, Carcinófagos, Carcino-ictiófagos e Ictiófagos. En la siguiente tabla se muestran las especies pertenecientes a cada gremio y el porcentaje de biomasa consumida de cada grupo presa principal (Fig.3, Tabla IV).

**Tabla IV. Gremios tróficos identificados mediante el análisis de clusters y porcentaje de consumo del grupo de presas por el que se ubico en el gremio.**

<b>Gremio</b>	<b>Especie</b>	<b>% de consumo</b>
<b>Ictiófagos</b>	<i>Cyclopsetta querna</i>	87
<b>Ictiófagos</b>	<i>Synodus scituliceps</i>	82
<b>Ictiófagos</b>	<i>Selene peruviana</i>	96.5
<b>Ictiófagos</b>	<i>Trichiurus nitens</i>	78.8
<b>Ictiófagos</b>	<i>Paralunchuru. goodei</i>	81
<b>Carcinófagos</b>	<i>Centropomus robalito</i>	97.5
<b>Carcinófagos</b>	<i>Pomadasys panamensis</i>	52
<b>Carcinófagos</b>	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	90.5
<b>Carcinófagos</b>	<i>Lepophidium prorates</i>	78.6
<b>Carcinófagos</b>	<i>Polydactylus opercularis</i>	56.7
<b>Carcinófagos</b>	<i>Polydactylus approximans</i>	80
<b>Carcinófagos</b>	<i>Opisthopterus dovii</i>	97.2
<b>Carcinófagos</b>	<i>Diplectrum spp.</i>	66

<b>Ictio-carcinófagos</b>	<i>Lutjanus guttatus</i>	40.8/43.7
<b>Detritófagos</b>	<i>Haemulopsis spp.</i>	85
<b>Detritófagos</b>	<i>Eucinostomus gracilis</i>	69
<b>Detritófagos</b>	<i>Orthopristys chalceus</i>	82
<b>Malacófagos</b>	<i>Balistes polylepis</i>	89.5
<b>Poliquetófagos</b>	Ariidae	52.5

Las presas encontradas en los contenidos estomacales de cada uno de los depredadores fueron identificados al menor taxón posible (Anexo 3) sin embargo, con el fin de que las redes tróficas resultantes de ambos métodos, Contenidos estomacales (CE) e isótopos; tuvieran agrupaciones de presas similares para facilitar su eventual comparación, los componentes presas fueron agrupados por sus relaciones taxonómicas en familias o clases e incluso ordenes (Tabla V).

**Tabla V. Agrupaciones realizadas a las presas encontradas en los contenidos estomacales.**

<b>Grupo</b>	<b>Especies</b>
<b>Bivalvia</b>	<i>Anadara Mazatlanica</i>
	Pectinidae
	Veneridae
	<i>Anomia peruviana</i>
	<i>Nuculana elenensis</i>
	<i>Corbula marmorata</i>
	<i>Corbula sp.</i>
	<i>Tellina sp.</i>
<b>Gasterópoda</b>	<i>Turritela mariana</i>
	Epitoniidae
	<i>Epitonium acapulcanum</i>
	<i>Crucibulum monticulus</i>
<b>Calappidae</b>	Calappidae
<b>Cephalopoda</b>	<i>Loligo opalescens</i>
<b>Clupeidae</b>	<i>Ophistonema libertate</i>
	<i>Harengula thrissina</i>
	<i>Sardinops caeruleus</i>
	Clupeidae

<b>Cynoglossidae</b>	<i>Symphurus elongatus</i>
	Cynoglossidae
<b>Engraulidae</b>	<i>Cetengraulis mysticetus</i>
	<i>Engraulis mordax</i>
	<i>Anchoa spp.</i>
	Engraulidae
<b>Echinodermata</b>	Asteroidea
	<i>Ophiactis simplex</i>
<b>Mugilidae</b>	Mugilidae
	<i>Mugil cephalus</i>
<b>Congridae</b>	<i>Paraconger californiensis</i>
	<i>Ariosoma gilberti</i>
<b>Polychaeta</b>	Leucosidae
	Sternaspidae
	Eunicidae
	Lumbrineridae
	Glyceridae
<b>Porifera</b>	Porifera
<b>Portunidae</b>	<i>Euphylax robustus</i>
	<i>Callinectes bellicosus</i>
	<i>Portunus tuberculatus</i>
	<i>Portunus asper</i>
	Portunidae
<b>Stomatopoda</b>	<i>Squilla panamensis</i>
	<i>Squilla acueleata</i>
	<i>Squilla spp.</i>
	<i>Squilla mantoidea</i>
	<i>Squilla biformis</i>
	<i>Squilla bigelowi</i>
	<i>Squilla tiburonensis</i>
<b>Xanthidae</b>	Xanthidae
<b>Zooplankton</b>	Copépoda

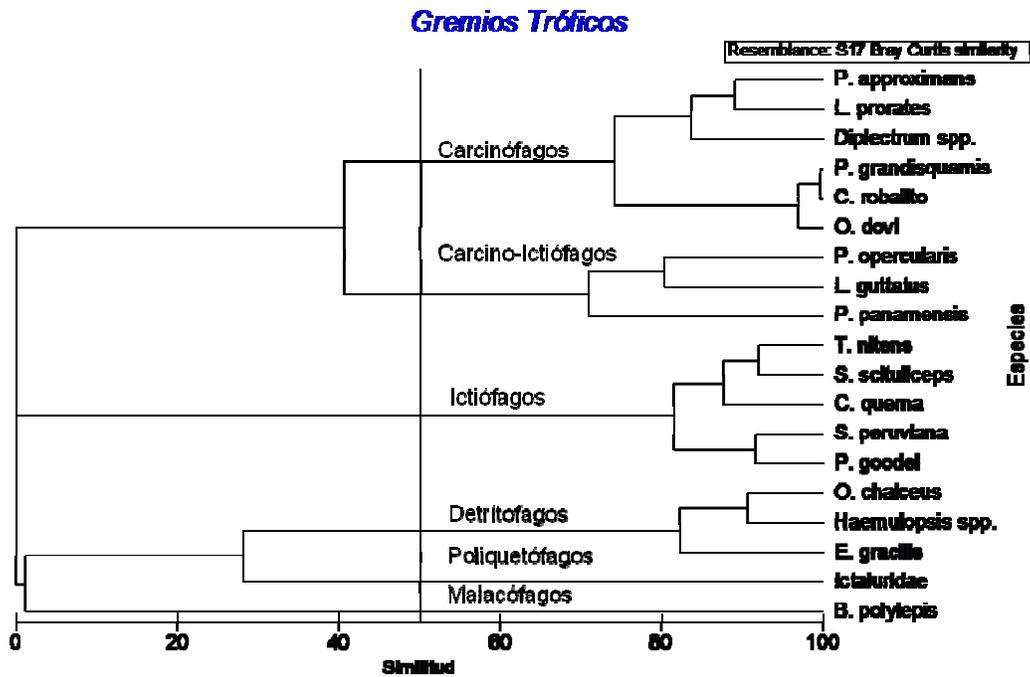
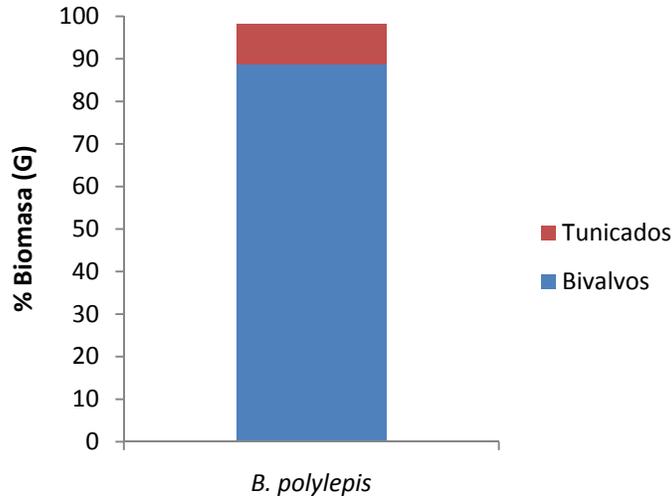


Figura 3. Análisis de clúster mostrando la agrupación de los depredadores seleccionados en seis gremios tróficos.

### Malacófagos

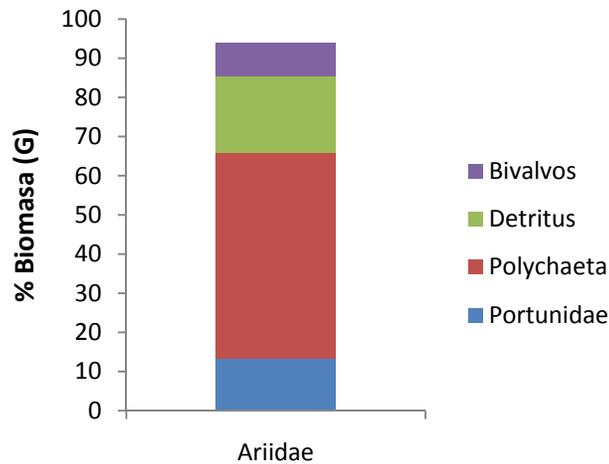
Al analizar la dieta de cada uno de los gremios tróficos identificados más detalladamente se observó que dentro de las especies clasificadas como malacófagos se encuentra *Balistes polylepis* alimentándose principalmente de moluscos bivalvos así como de organismos identificados como tunicados (Fig.4).



**Figura 4. Presas más importantes de las especies Malacófagas**

### **Poliquetófagos**

Las especies que se consideraron como “poliquetófagos” fueron los peces de la familia Ariidae, que tuvieron como presas principales poliquetos (Fig.5) presumiblemente de las familias Eunicidae, Glyceridae y Lumbrineridae; en menor medida también consumieron moluscos bivalvos así como crustáceos y materia orgánica identificada como detritus.



**Figura 5. Presas más importantes de las especies poliquetófagas**

### Detritívoras

Las especies clasificadas como detritívoras fueron *Eucinostomus gracilis*, *Haemulopsis axillaris* y *Orthopristis chalceus*, que se alimentaron principalmente de detritus seguido de moluscos, equinodermos y de crustáceos (Fig.6).

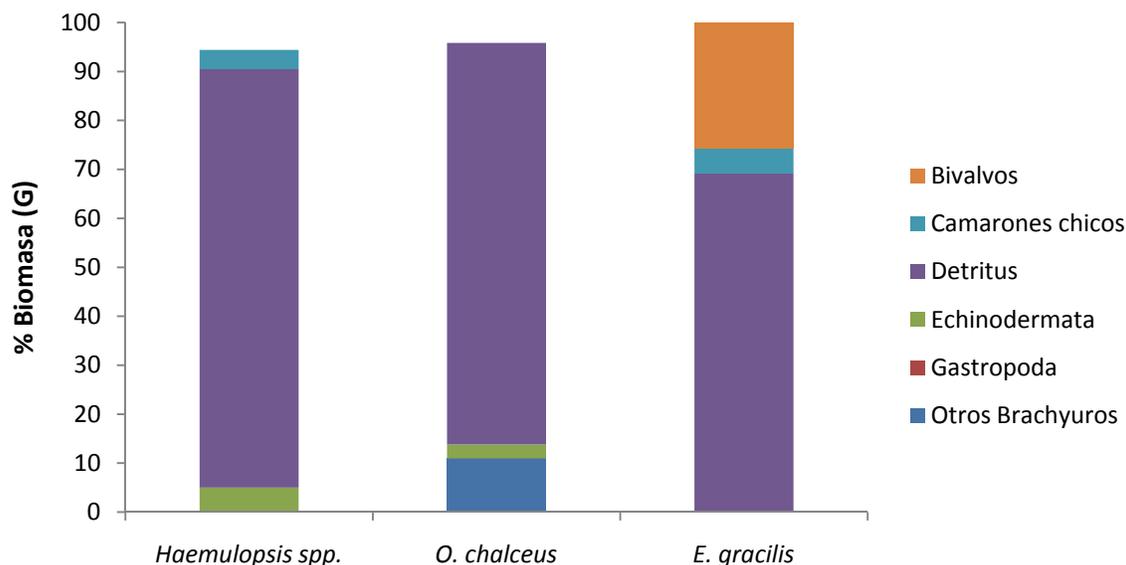
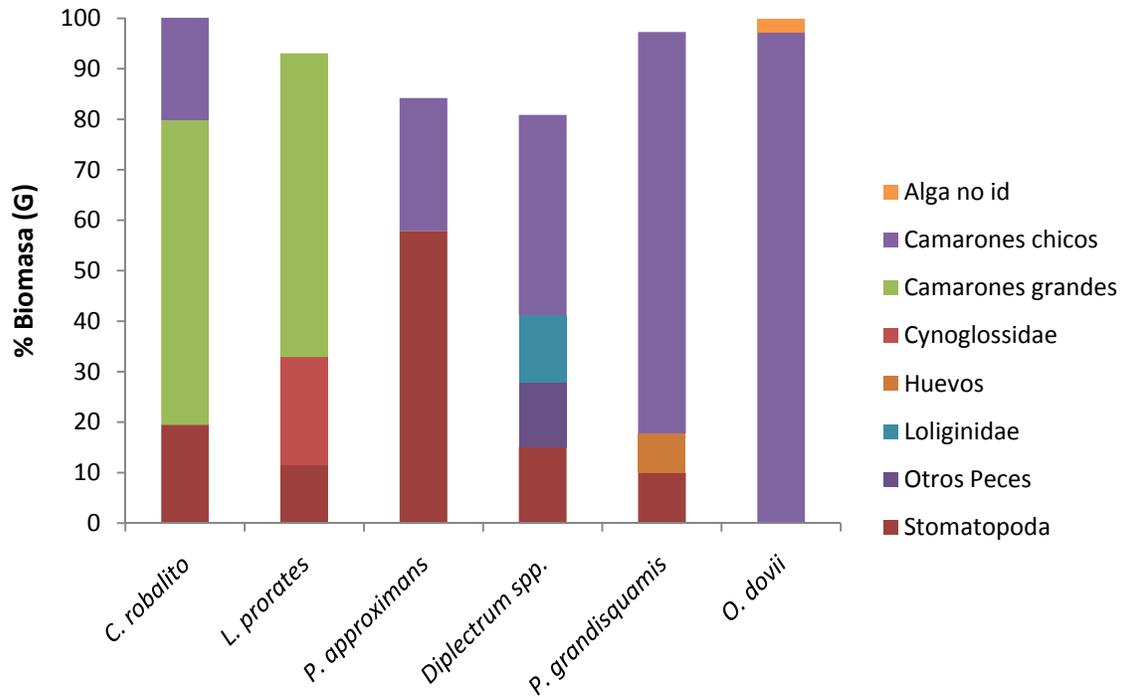


Figura 6. Presas más importantes de las especies detritívoras

### Carcinófagos

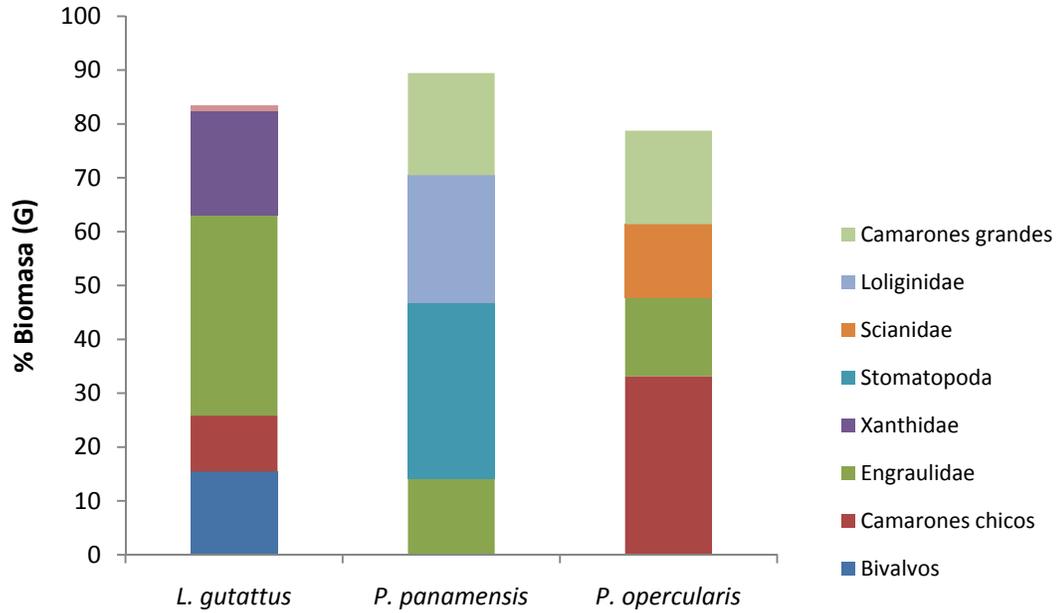
Dentro de los carcinófagos se encontró que la biomasa consumida por este gremio estuvo constituida principalmente por camarones de las familias Penaeidae, Solenoceridae, Sicyionidae (Camarones grandes >40mm aprox) así como de camarones de las familias Processidae y Ogyrididae (Camarones chicos <40mm aprox), estomatópodos (principalmente de la familia Squillidae). No obstante no todas las especies resultaron carcinófagos estrictos y existió cierto porcentaje de consumo de peces principalmente cynoglossidos así como también de calamares de la familia Loliginidae (Fig.7).



**Figura 7. Presas más importantes de las especies carcinófagas**

### **Carcino-ictiófagos**

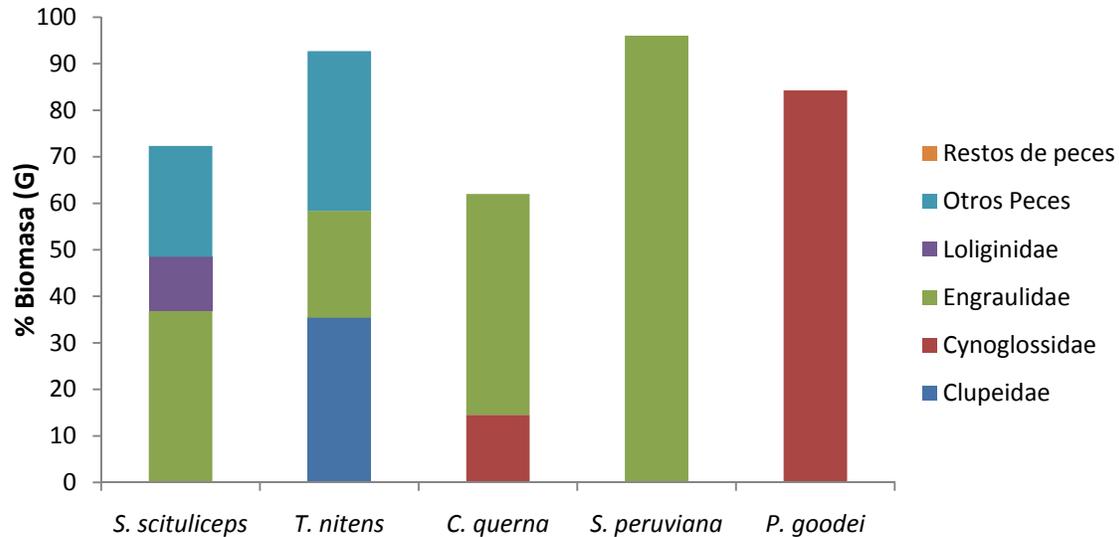
Las especies carcino-ictiófagas fueron aquellas que consumieron en un porcentaje similar tanto crustáceos como peces. En este gremio encontramos a: *Lutjanus guttatus*, *Polydactylus opercularis* y *Pomadasya panamensis*. Estas especies se alimentaron de varias familias de camarones, de cangrejos de la familia Xanthidae, de bivalvos y de peces de las familias Engraulidae y Scianidae (Fig. 8).



**Figura 8. Presas más importantes de las especies carcino-ictiófagas**

### Ictiófagas

Las especies ictiófagas fueron las siguientes: *Cyclopsseta querna*, *P. goodei*, *Trichiurus nitens*, *Selene peruviana*, *Scomberomorus sierra* y *Synodus scituliceps*. Estas especies se alimentaron principalmente de peces de las familias Engraulidae y Clupeidae, no obstante algunas especies presentaron en su dieta algunas especies de camarones e incluso de calamares como es el caso de *S. scituliceps* (Fig. 9).



**Figura 9. Presas más importantes de las especies ictiófagas**

## Sección 2. Definición de dietas mediante el análisis de isótopos estables

Se analizaron un total de 119 muestras de músculos de las 19 especies de peces coincidiendo con las especies analizadas en los contenidos estomacales. Se encontró que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van desde los 13‰ hasta los 18.1‰, mientras que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  una vez aplicado el factor de corrección de lípidos utilizando la ecuación de Post (2007), fueron desde los -18.4‰ hasta los -14.25‰. La especie analizada con valores promedio más altos de  $\delta^{15}\text{N}$  fue *B. polylepis* con un valor de 17.47‰ mientras que el más bajo lo tuvo *P. goodei* con un valor de 13.80‰. En el caso del  $\delta^{13}\text{C}$  el valor más alto estuvo representado por el *Haemulopsis spp.* con un valor de -15.09‰ y el más bajo fue para *Centropomus robalito* con un valor de -17.32‰.

En el caso de las presas se seleccionaron un total de 104 muestras repartidas en 58 grupos, donde los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  variaron de 11.6‰ a 16.4‰, siendo la especie con el valor promedio más alto el molusco *Solenosteira gatesi* con 16.4‰ mientras el más bajo fue de 11.6‰ de los clupeidos; mientras que para el  $\delta^{13}\text{C}$  el valor más bajo fue de -18.9‰ para poríferos y el más alto de -13.13‰

para los poliquetos (Lumbrineridae). Se determinó que no existían diferencias en los valores de isótopos obtenidos en las diferentes épocas de muestreo mediante una prueba ANDEVA  $P= 0.371$  en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y  $P=0.096$  para el  $\delta^{13}\text{C}$ . Mediante un análisis de variancia no paramétrico (Kruskal-Wallis) se probó que no existían diferencias significativas (K-W,  $p >0.096$ ) entre los valores de isótopos obtenidos en las temporadas de pesca 2005-2006 y 2006-2007.

Con los valores isotópicos obtenidos se procedió a aplicar los modelos de mezcla; para ello primeramente se realizaron agrupaciones de las presas potenciales de las especies que fueron previamente identificadas como tales en el análisis de contenidos estomacales, definiendo agrupaciones similares para las dos fuentes de información de tal forma que fueran comparables. Esta agrupación permitió además obtener mejores resultados debido a que a que el software con el que se trabajaron (SISUS; Erhardt, 2009) los modelos de mezcla encuentran soluciones factibles con una mayor precisión cuando se utiliza un número reducido de fuentes alimenticias. A continuación se muestran los 18 grupos formados a partir de las presas potenciales analizadas (Tabla VI).

Tabla VI. Agrupaciones realizadas para la definición de presas potenciales para el análisis a partir de isótopos estables.

Grupos	Especies
<b>Detritus</b>	MOP
<b>Porifera</b>	Porifera
<b>Polychaeta</b>	<i>Hyalinoecia spp.</i>
	<i>Diopatra spp</i>
	Capitellidae
<b>Bivalvos</b>	<i>Argopecten ventricosus</i>
	<i>Temnoconcha cognata</i>
<b>Gasterópoda</b>	<i>Solenosteira gatesi</i>
	<i>Fusinus colpoieus</i>
	<i>Polystira oxytropis</i>
	<i>Leucozonia spp</i>
	<i>Conus diadema</i>
<b>Cephalopoda</b>	<i>Loligo opalescens</i>
<b>Calappidae</b>	<i>Calappa convexa</i>
	<i>Hepatus kossmanni</i>
<b>Camarones chicos</b>	<i>Ambidexter spp</i>
	Ogyrididae
	Processidae
<b>Camarones grandes</b>	<i>Penaeus californiensis</i>
	<i>Solenocera mutator</i>
	<i>Trachypenaeus faoe</i>
	<i>Penaeus vannamei</i>
	<i>Sicyona disdorsalis</i>
	<i>Sicyona ingentis</i>
	<i>Xiphopeaneus ribeti</i>
<b>Portunidae</b>	<i>Euphylax robustus</i>
	<i>Euphylax spp</i>
	<i>Portunus asper</i>
	<i>Portunus tuberculatus</i>
	<i>Portunus xantusii</i>
<b>Xanthidae</b>	Xanthidae
<b>Stomatopoda</b>	<i>Squilla acuelata</i>
	<i>Squilla biformis</i>

	<i>Squilla bigelowi</i>
	<i>Squilla hancocki</i>
	<i>Squilla mantoidea</i>
<b>Zooplankton</b>	Copepoda
<b>Echinodermata</b>	<i>Agassizia scrobilobata</i>
	<i>Luidia columbia</i>
	<i>Luidia phragma</i>
<b>Clupeidae</b>	Clupeidae
<b>Cynoglossidae</b>	Cynoglossidae
<b>Congridae</b>	<i>Paraconger californiensis</i>
<b>Engraulidae</b>	<i>Anchoa spp</i>
	<i>Cetengraulis mysticetus</i>
	Engraulidae

Estos modelos de mezcla arrojan una distribución de la probabilidad de la importancia que cada grupo presa tiene a la dieta del depredador. Para representar esta distribución y compararla con lo encontrado en los contenidos estomacales se usó la media, debido a que las distribuciones obtenidas generalmente tienden a ser normales. En el Anexo 4 se muestran los valores de isótopos de cada uno de los depredadores y sus presas así como los resultados obtenidos para cada caso por los modelos de mezcla, observándose la proporción de presas en la dieta de los depredadores.

Los modelos de mezcla permitieron identificar cinco gremios tróficos (Tabla VII), mostrando una distribución de especies diferente a la encontrada por los análisis de contenidos estomacales. Dos de los gremios encontrados por contenidos estomacales no aparecen en el análisis basado en isótopos, mientras que un nuevo gremio es identificado con base en isótopos.

**Tabla VII. Gremios tróficos encontrados por el análisis de isótopos estables y las proporciones de esta presa con la que se identificó el gremio.**

<b>Gremio</b>	<b>Especie</b>	<b>% de consumo</b>
<b>Ictiófago</b>	<i>S. scituliceps</i>	59.5
<b>Ictio–Carcinófagos</b>	<i>T. nitens</i>	53/46
<b>Ictio–Carcinófagos</b>	<i>S. peruviana</i>	44/51
<b>Ictio–Carcinófagos</b>	<i>P. opercularis</i>	47/53
<b>Malacófagos</b>	<i>B. polylepis</i>	60
<b>Malacófagos</b>	<i>E. gracilis</i>	58
<b>Equinodermófagos</b>	<i>Haemulopsis spp.</i>	77
<b>Carcinófagos</b>	<i>C. robalito</i>	97.5
<b>Carcinófagos</b>	<i>P. panamensis</i>	52
<b>Carcinófagos</b>	<i>P. grandisquamis</i>	90.5
<b>Carcinófagos</b>	<i>P. goodei</i>	72.8
<b>Carcinófagos</b>	<i>L. prorates</i>	78.6
<b>Carcinófagos</b>	<i>C. querna</i>	76.4
<b>Carcinófagos</b>	<i>P. approximans</i>	80
<b>Carcinófagos</b>	<i>O. dovii</i>	97.2
<b>Carcinófagos</b>	<i>Diplectrum spp.</i>	66
<b>Carcinófagos</b>	<i>O. chalceus</i>	82.8
<b>Carcinófagos</b>	Ariidae	56
<b>Carcinófagos</b>	<i>L. guttatus</i>	99

## Ictiófagos

En ese gremio solo se encontró la especie *S. scituliceps* la cual presenta una dieta dominada principalmente por peces siendo la bicuda *S. ensis*, la especie de pez con mayor porcentaje de contribución a la dieta. Crustáceos como los estomatópodos también fueron importantes en la dieta sin embargo no ocuparon un porcentaje tan grande como el grupo de los peces (Fig.10).

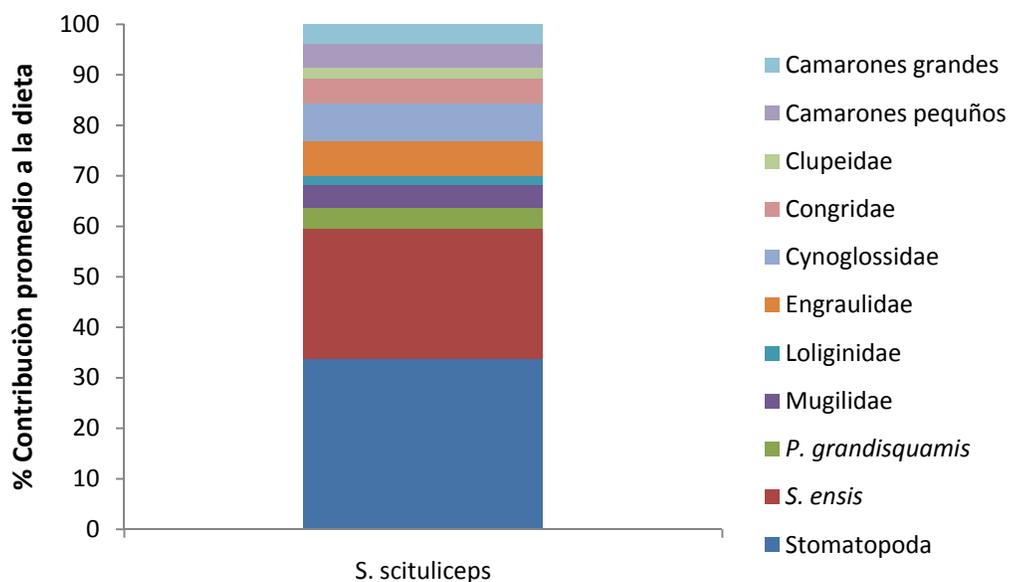
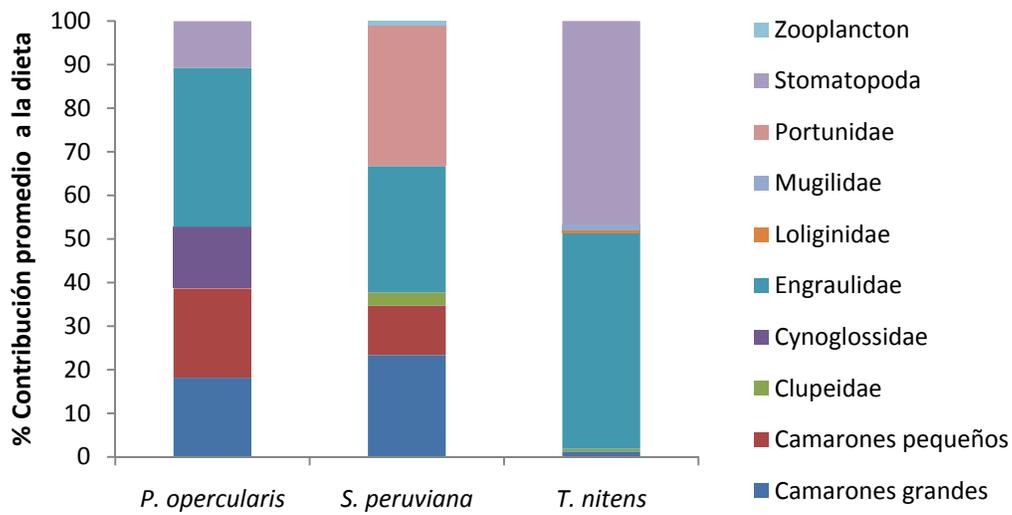


Figura 10. Presas más importantes de las especies ictiófagas obtenidas por el análisis isótopos estables y modelos de mezcla.

## Carcino-ictiófagos

Tres especies estuvieron representando a este gremio, *P. opercularis*, *S. peruviana* y *T. nitens*, las cuales consumieron proporciones similares de peces y crustáceos. Los peces que estuvieron más representados en su dieta fueron de la familia Engraulidae mientras que los crustáceos más importantes resultaron ser los estomatópodos y camarones de tallas grandes (Fig. 11).



**Figura 11. Presas más importantes de las especies carcino-ictiófagas obtenidas por el análisis isótopos estables y modelos de mezcla.**

### Equinodermófagos

En este grupo se encontró a *Haemulopsis spp.*, que en el análisis de contenidos estomacales se clasificó como detritófago. Se encontró que sus presas principales fueron los equinodermos, grupo representado por asteroideos, dos especies del género *Luidia*, y el erizo *Agassizia scrobilobata* (Fig.12).

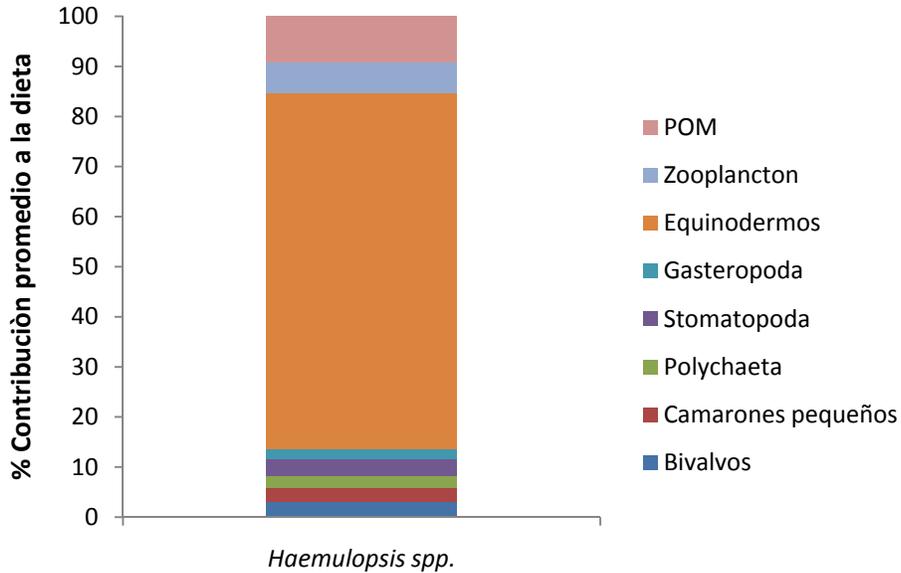


Figura 12. Presas más importantes de la especie equinodermófaga obtenida por el análisis isótopos estables y modelos de mezcla.

### Malacófagos

Estos estuvieron representados por dos especies *B. polylepis* y *E. gracilis* que consumieron principalmente moluscos gasterópodos y en menor medida bivalvos (Fig.13).

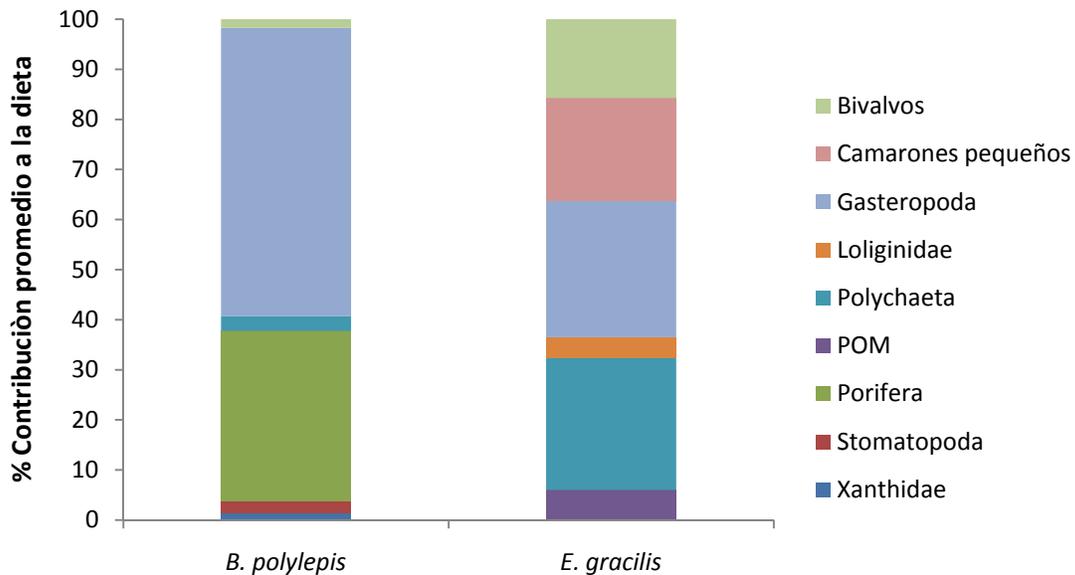


Figura 13. Presas más importantes de las especies malacófagas obtenidas por el análisis isótopos estables y modelos de mezcla.

## Carcinófagos

La mayoría de las especies de peces cayeron dentro de este gremio mediante el análisis de isótopos existiendo en este grupo un total de 12 especies (Fig. 14). Debido a esto se representaron las especies en dos gráficas separadas; en la primera aquellas especies cuya dieta presenta más del 70% de crustáceos (a); es decir, organismos casi exclusivamente carcinófagos; mientras que en el otro se presenta un grupo de especies más omnívoros pero con al menos el 50% de su dieta está representado por crustáceos (b).

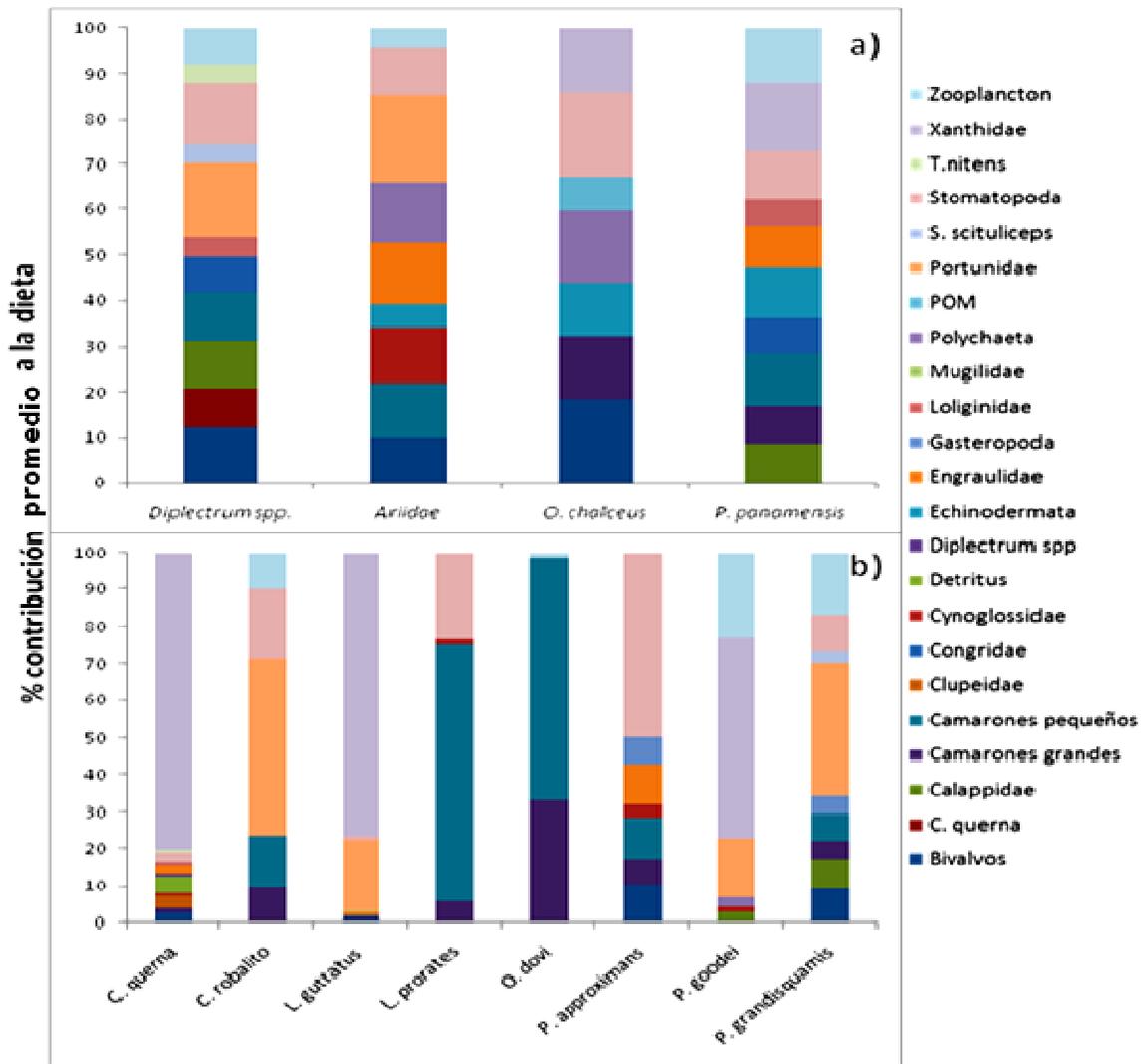


Figura 14. Presas más importantes de las especies carcinófagas obtenidas por el análisis isotópico estable y modelos de mezcla.

### **Sección 3. Caracterización de la estructura Trófica**

Una vez que se obtuvo la información tanto sobre predadores y presas a partir de isótopos estables como de contenidos estomacales se procedió a realizar el análisis comparativo de las redes tróficas; para ello los valores de biomasa en el caso del análisis de contenidos estomacales y el valor promedio de distribución del consumo de presas en el caso de los isótopos estables aunados a modelos de mezcla, fueron usados para construir una matriz de depredadores y presas. En ambos casos la matriz estuvo compuesta por un total de 39 nodos, similares en ambos casos.

#### **Nivel trófico**

Al estimar los niveles tróficos, se encontró que la especie con el valor más alto varió entre redes; en el análisis de contenidos estomacales, la especie con nivel trófico más alto fue *T. nitens* el cual es un organismo ictiófago primordialmente, en cambio en el análisis de isótopos la especie con el nivel trófico más alto fue *B. polylepis* considerada como malacófaga siendo esta diferencia una de las que causan mayores discrepancias en el análisis comparativo. Existen otras especies cuyos valores difieren de un análisis a otro tales como *Haemulopsis spp.* con una diferencia de 1.5 niveles tróficos y *O. chalceus* con una diferencia de 1.3 niveles tróficos. El resto de las especies obtuvieron niveles tróficos similares con ciertas diferencias (Tabla VIII). De manera general la red de isótopos presenta niveles tróficos más altos que la red de contenidos estomacales; se realizó una prueba t a los valores de NIVEL TRÓFICO obtenidos por ambos métodos y ésta nos arrojó una  $t=5.876$ , 18 g.l.,  $p<0.05$ , lo que indica que los valores encontrados por ambas técnicas difieren significativamente, lo que sugiere una estructura trófica diferente por ambos métodos (Fig.15).

Tabla VIII. Niveles tróficos encontrados por el método de contenidos estomacales y análisis de isótopos.

Depredadores	NT ISO	NT CE	DIFERENCIA (ISO-CE)
<i>Paralonchurus goodei</i>	3.1	3.28	0.18
<i>Balistes polylepis</i>	4.8	3.3	1.5
<i>Pomadasys panamensis</i>	3.6	3.69	0.09
<i>Haemulopsis spp.</i>	3.7	2.18	1.52
Ariidae	3.9	3.02	0.88
<i>Synodus scituliceps</i>	4.2	4.33	-0.13
<i>Pseudupenaues grandisquamis</i>	3.5	3.54	-0.04
<i>Trichiurus nitens</i>	4.3	4.31	0.01
<i>Centropomus robalito</i>	3.3	3.6	0.03
<i>Lepophidum prorates</i>	3.6	3.8	0.2
<i>Cyclopsetta querna</i>	3.4	3.9	0.5
<i>Eucinostomus gracilis</i>	4.0	3.06	0.94
<i>Selene peruviana</i>	3.9	3.72	0.22
<i>Lutjanus guttatus</i>	3.5	3.77	-0.27
<i>Orthopristis chalceus</i>	3.6	2.22	1.38
<i>Polydactylus opercularis</i>	4.2	3.71	0.49
<i>Polydactylus approximans</i>	3.9	3.7	0.2
<i>Diplectrum spp</i>	3.9	3.93	-0.03
<i>Ophiopterus dovii</i>	3.9	4.2	-0.3
Rango NT	4.8-3.1	4.33-2.18	
Promedio	3.78	3.57	

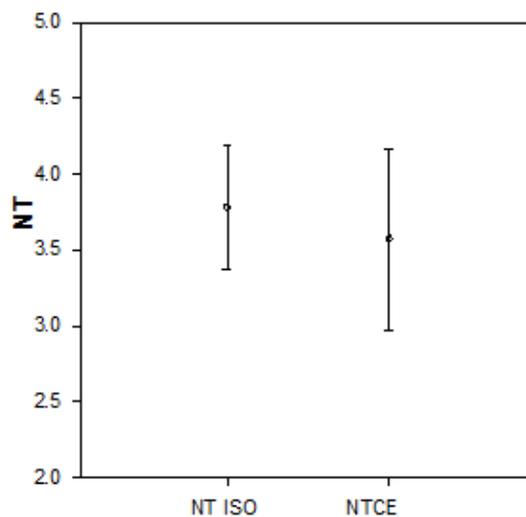


Figura 15. Diferencias en los valores de nivel trófico(promedio  $\pm$  desviación estándar) encontrados por lo diferentes métodos.

### **Red trófica**

Las redes tróficas construidas a partir de las matrices de depredador-presa (Anexo 5) presentaron algunas diferencias, siendo la causa más notable el cambio de nivel trófico de algunas especies. En el caso de la red trófica construida por el análisis de CE (Fig. 16) se encontró que las especies con mayor número de rutas, en este caso consumidores, fueron los estomatópodos y los camarones de tamaños chicos y grandes. En el caso de la red construida por los análisis de isótopos estables (Fig.17) se encontró que las especies más conectadas fueron principalmente los estomatópodos y los camarones chicos y como puede observarse dos de estos nodos son coincidentes entre las redes.

### **Índices de especies clave**

Los indicadores de especies clave (Jordan, 2006) mostraron ciertas similitudes entre las diferentes redes tróficas (Tabla IX). En el caso del índice de intermediación se encontró que las especies con valor más alto fueron los estomatópodos para ambos casos; el resto de las especies cambiaron el orden entre las dos redes tróficas, sin embargo las cuatro especies con los valores más altos fueron las mismas en ambas (*P. panamensis*, *S. scituliceps*, Camarones pequeños y estomatópodos).

El índice de cercanía presentó una tendencia similar, donde 10 especies presentaron los valores mayores del índice en las dos redes tróficas, siendo también la más relevante los estomatópodos.

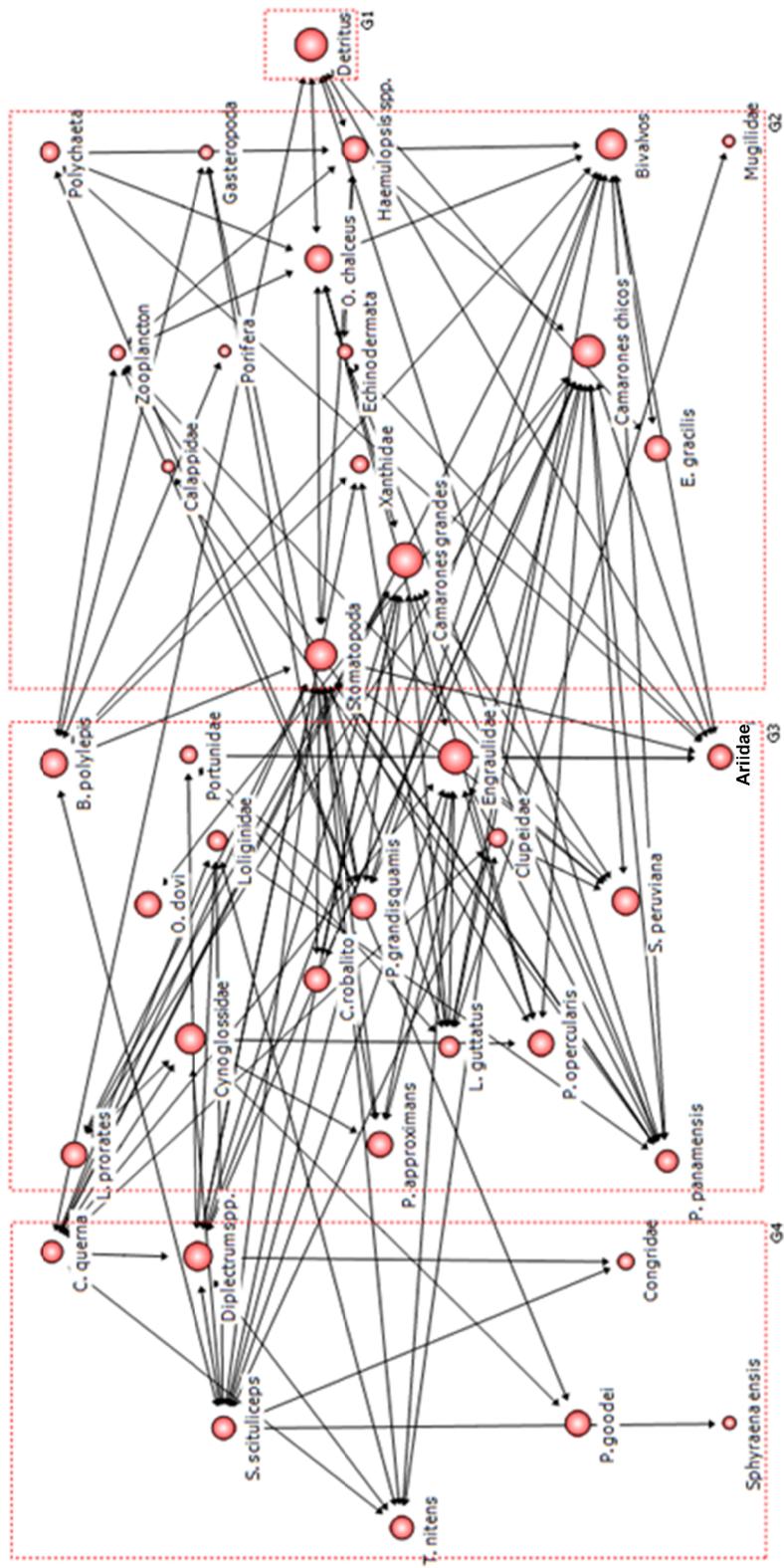


Figura 16. Red trófica construida a partir de los datos obtenidos por medio de la técnica de contenidos estomacales, los nodos se encuentran acomodados de acuerdo con su nivel trófico (G1= NT 1, etc), el tamaño de los nodos representa en el número de conexiones de cada especie o grupo, a mayor tamaño mayor número de conexiones.

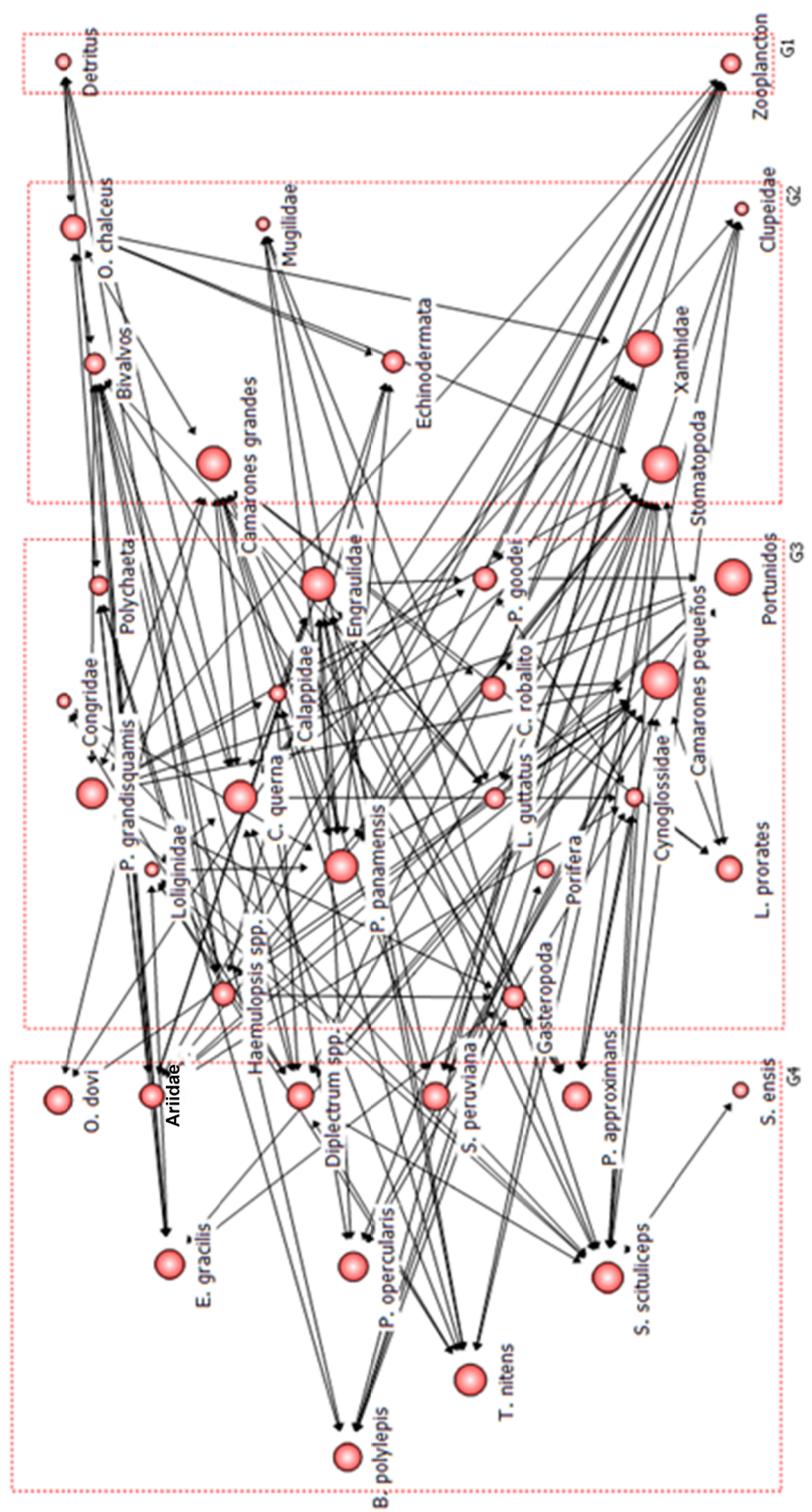


Figura 17. Red trófica construida a partir de los datos obtenidos por medio de la tecnica de isótopos estables aunados a modelos de mezcla, los nodos se encuentran acomodados de acuerdo con su nivel trófico(G1= NT 1, etc), el tamaño de los nodos representa en el número de conexiones de cada especie o grupo, a mayor tamaño mayor número de conexiones.

El índice de grado sugiere que los grupos con mayor número de conexiones en la red construida con CE fueron los camarones de tallas grandes, los peces engraulidos, el detritus, los camarones de tallas pequeñas y estomatópodos (Tabla IX; Fig. 18), mientras que estos últimos resultaron ser los más importantes en la red construida por medio de isótopos seguidos de los cangrejos Xanthidae y Portunidae (Tabla IX; Fig.19). El resto de las especies cambian su posición de importancia relativa dependiendo de la metodología usada, sin embargo los crustáceos son los que tienden a poseer los valores más altos. En todos los índices realizados se muestra que los crustáceos poseen un alto nivel de importancia en la red trófica de la zona.

En el caso del análisis de contenidos estomacales, el índice de fragmentación Kpp1, identificó 12 especies como los grupos más importantes al considerar el percentil del 80%, siendo las principales los camarones de tallas pequeñas y grandes. De acuerdo con la interpretación del índice Kpp1 si estas especies se llegaran a retirar del sistema la fragmentación de la red sería casi total. En el caso de la red de isótopos las especies más importantes fueron 14, en estas solamente se encontraron un conjunto de peces depredadores de diferentes niveles tróficos y por tanto de distintos gremios tróficos (Tabla X).

El índice de propagación Kpp2 tuvo como especies más importantes en el caso de los análisis de CE a siete especies mientras que el de isótopos tuvo a 14 especies (que representan el percentil del 80% de este índice). En ambos casos el conjunto de especies identificadas representa el grupo de especies necesario para mantener conectada toda la red trófica. El orden descendiente de los valores del índice mostrado en la Tabla X representa la importancia relativa de cada especie. Las especies con valores de propagación más altos fueron en CE los bivalvos así como los cangrejos Calappidae, mientras que con isótopos fueron también los cangrejos calappidos y peces de la familia Engraulidae (Tabla X).

Tabla IX. Resultados de los índices topológicos (Jordan *et al.* 2003) para las dos redes tróficas obtenidas por análisis contenidos estomacales (CE) y por análisis de isótopos (ISO), donde Deg=índice de grado, Clo=índice de cercanía, Bee=índice de intermediación

Rótulos de fila	Bee_CE	Bee_ISO	Clo_CE	Clo_ISO	Deg_CE	Deg_ISO
<i>B. polylepis</i>	53.34	44.13	46.91	43.68	100.859	100
<b>Bivalvos</b>	65.00	38.83	51.35	52.78	126.03	83.74
<i>C. querna</i>	43.70	41.83	50.67	53.52	98.279	107.64
<i>C. robalito</i>	0.98	4.77	40.43	44.19	100.124	99.7
<b>Calappidae</b>	0.00	3.13	33.04	41.76	2.26	29.36
<b>Camarones grandes</b>	48.85	36.81	52.78	52.06	336.609	132.15
<b>Camarones pequeños</b>	86.56	79.07	53.52	56.72	176.983	261.228
<b>Clupeidae</b>	2.98	3.16	39.58	41.30	64.751	8.87
<b>Congridae</b>	0.00	0.78	38.38	41.30	17.033	20.24
<b>Cynoglossidae</b>	31.56	20.67	42.70	48.72	150.238	41.47
<b>Detritus</b>	16.77	3.78	41.76	40.86	283.78	27.07
<i>Diplectrum spp.</i>	61.31	43.61	52.06	54.29	121.58	99.94
<i>E. gracilis</i>	0.54	14.32	34.86	44.19	100	100.29
<b>Echinodermata</b>	3.05	5.52	36.89	41.76	8.237	98.28
<b>Engraulidae</b>	28.65	23.81	50.00	50.00	309.269	160.47
<b>Gasteropoda</b>	3.10	8.16	37.26	43.18	6.113	99.29
<i>Haemulopsis spp.</i>	27.92	25.24	46.34	47.50	100	99.838
<b>Ariidae</b>	38.52	25.80	47.50	48.72	99.934	99.88
<i>L. guttatus</i>	56.85	17.46	46.34	47.50	94.073	80.97
<i>L. prorates</i>	5.21	2.35	42.22	43.18	100	99.9
<b>Loliginidae</b>	6.15	9.33	42.70	45.78	66.517	17.59
<b>Mugilidae</b>	0.00	2.56	31.93	42.70	0.71	14.33
<i>O. chalceus</i>	26.63	17.17	45.24	45.78	100.255	99.91

<i>O. dovii</i>	0.00	0.50	35.19	41.76	100	99.99
<i>P. approximans</i>	14.96	13.61	43.18	46.34	100	100
<i>P. goodei</i>	2.33	9.92	33.33	43.68	100	99.4
<i>P. grandisquamis</i>	38.51	33.03	50.00	52.78	100.094	100.79
<i>P. opercularis</i>	7.35	24.94	43.18	48.72	100.092	100.77
<i>P. panamensis</i>	72.08	48.77	48.72	51.35	96.427	107.58
<b>Polychaeta</b>	13.50	10.89	36.19	40.86	65.181	60.68
<b>Porifera</b>	0.00	0.00	32.20	30.65	0.019	34.1
<b>Portunidae</b>	4.52	16.05	41.76	47.50	22.009	167.61
<i>S. peruviana</i>	14.22	10.92	43.18	43.18	100.813	100
<i>S. scituliceps</i>	94.13	77.37	52.78	55.88	99.899	104.41
<i>Sphyraena ensis</i>	0.00	0.00	34.86	36.19	5.809	25.9
<b>Stomatopoda</b>	134.44	89.41	60.32	59.38	174.709	255.39
<i>T. nitens</i>	3.74	27.43	46.34	52.06	99.71	105
<b>Xanthidae</b>	3.42	25.67	38.38	48.72	20.69	249.45
<b>Zooplankton</b>	7.14	15.24	40.86	45.78	12.441	75.01

Tabla X. Resultados de los índices de fragmentación (Kpp1) y propagación (Kpp2) donde se muestran las especies que representan el 80% del efecto.

Kpp1 CE	Kpp2 CE	Kpp1 ISO	Kpp2 ISO
Camarones chicos	Bivalvos	<i>P. goodei</i>	Calappidae
Camarones grandes	Calappidae	<i>B. polylepis</i>	Clupeidae
Cynoglossidae	Engraulidae	<i>P. panamensis</i>	Cynoglossidae
Engraulidae	Mugilidae	<i>Haemulopsis spp.</i>	Echinodermata
Stomatopoda	<i>Sphyraena ensis</i>	Ariidae	Congridae
Zooplankton	Stomatopoda	<i>S. scituliceps</i>	Porifera
<i>B. polylepis</i>	<i>P. opercularis</i>	<i>P. grandisquamis</i>	Portunidos

<i>C. querna</i>	<i>T. nitens</i>	Zooplankton
<i>Diplectrum spp.</i>	<i>C. querna</i>	<i>B. polylepis</i>
<i>L. guttatus</i>	<i>E. gracilis</i>	<i>P. panamensis</i>
<i>P. grandisquamis</i>	<i>L. guttatus</i>	<i>Haemulopsis spp.</i>
<i>P. panamensis</i>	<i>P. approximans</i>	Ariidae
	<i>O. chalceus</i>	<i>P. grandisquamis</i>
	<i>Diplectrum spp.</i>	<i>E. gracilis</i>

#### **Sección 4. Análisis comparativo de estructuras tróficas**

Se realizó una prueba de correlación por rangos de Spearman para determinar si existe correlación significativa entre los valores obtenidos por los diferentes índices de especies clave entre las diferentes redes tróficas (Tabla XI). Esta prueba dió como resultado que los índices que tuvieron mayor correlación entre lo obtenido por CE e isótopos fueron los índices de intermediación (0.87) y de cercanía (0.85), mientras que el índice de grado fue el que obtuvo el menor valor (0.28), para determinar cuál fue la causa de tan bajos valores de correlación en la tabla XII se comparan los valores obtenidos de este índice para cada caso, en ella se puede ver que las especies que tuvieron una diferencia más alta en promedio (marcadas con \*) que el resto de las especies fueron principalmente presas que en el análisis de isótopos estables se encontró que tendían a poseer mayor importancia en la dieta que lo encontrado por contenidos estomacales, esto con excepción del detritus y los peces de la familia Cynoglossidae, los cuales se identificaron con mayor importancia en el análisis de contenidos estomacales.

En cuanto a los índices de especie clave Kpp1 y Kpp2 estos tuvieron una alta correlación siendo los resultados obtenidos por ambos métodos muy similares (0.99 y 0.85), cambiando solamente el orden de algunas de las especies.

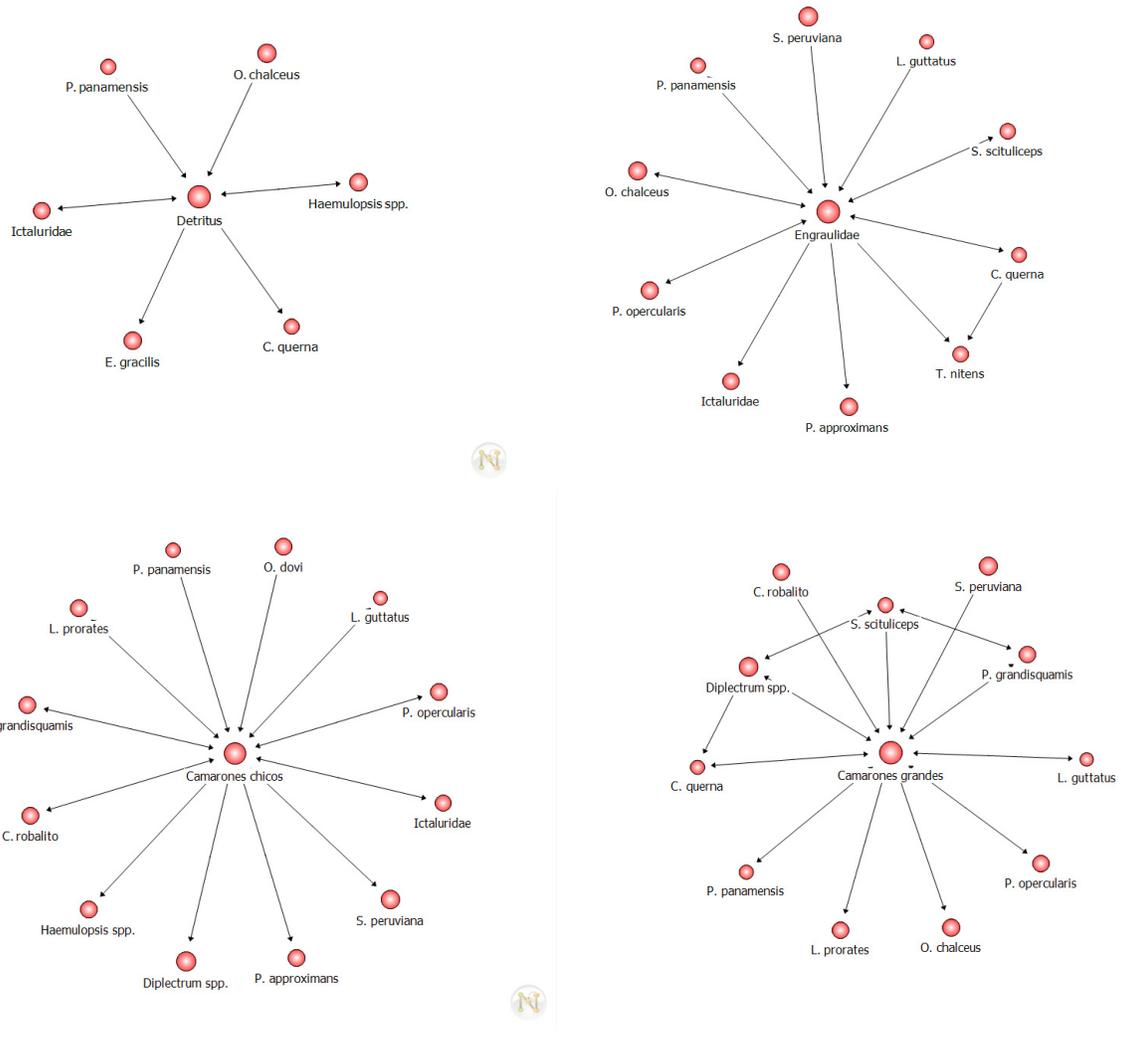
Tabla XI. Resultados de la comparación de los índices de especie clave entre redes tróficas derivadas de contenidos estomacales e isótopos estables. Los valores representan los coeficientes de correlación por rangos de Spearman. Los números subrayados representan correlación significativa ( $p < 0.05$ )

Índice	Valor de Correlación
Intermediación	<u>0.87</u>
Cercanía	<u>0.85</u>
Grado	0.45
Kpp1	<u>0.99</u>
Kpp2	<u>0.85</u>

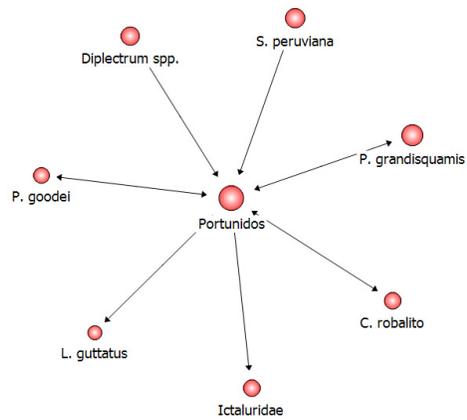
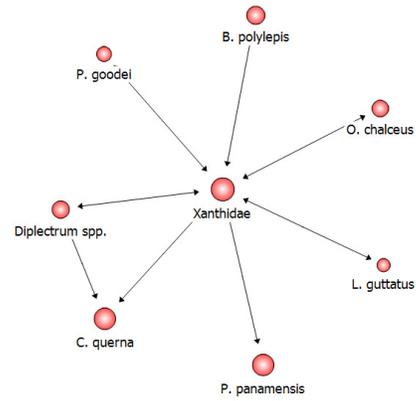
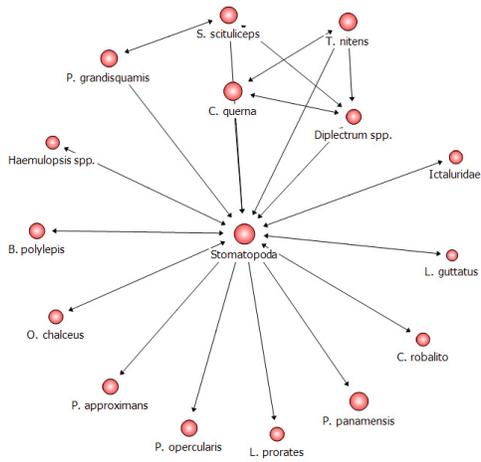
Tabla XII. Diferencias encontradas en el índice de grado (Deg) entre los valores obtenidos por isótopos y modelos de mezcla (Iso) y por contenidos estomacales (CE), se marca con \* la especies con las mayores diferencias.

Especies	Deg_CE	Deg_iso	Diferencia absoluta
Detritus*	283.78	27.07	256.71
Xanthidae*	20.69	249.45	228.76
Camarones grandes*	336.609	132.15	204.459
Engraulidae*	309.269	160.47	148.799
Portunidos*	22.009	167.61	145.601
Cynoglossidae*	150.238	41.47	108.768
Gasteropoda*	6.113	99.29	93.177
Echinodermata*	8.237	98.28	90.043
Camarones pequeños*	176.983	261.228	84.245
Stomatopoda*	174.709	255.39	80.681
Zooplankton*	12.441	75.01	62.569
Clupeidae*	64.751	8.87	55.881
Loliginidae	66.517	17.59	48.927
Bivalvos	126.03	83.74	42.29
Porifera	0.019	34.1	34.081
Calappidae	2.26	29.36	27.1
<i>Diplectrum spp.</i>	121.58	99.94	21.64
<i>Sphyraena ensis</i>	5.809	25.9	20.091
Mugilidae	0.71	14.33	13.62
<i>L. guttatus</i>	94.073	80.97	13.103
<i>P. panamensis</i>	96.427	107.58	11.153
<i>C. querna</i>	98.279	107.64	9.361

<b><i>T. nitens</i></b>	99.71	105	5.29
<b><i>S. scituliceps</i></b>	99.899	104.41	4.511
<b>Polychaeta</b>	65.181	60.68	4.501
<b>Congridae</b>	17.033	20.24	3.207
<b><i>B. polylepis</i></b>	100.859	100	0.859
<b><i>S. peruviana</i></b>	100.813	100	0.813
<b><i>P. grandisquamis</i></b>	100.094	100.79	0.696
<b><i>P. opercularis</i></b>	100.092	100.77	0.678
<b><i>P. goodei</i></b>	100	99.4	0.6
<b><i>C. robalito</i></b>	100.124	99.7	0.424
<b><i>O. chalceus</i></b>	100.255	99.91	0.345
<b><i>E. gracilis</i></b>	100	100.29	0.29
<b><i>Haemulopsis spp.</i></b>	100	99.838	0.162
<b><i>L. prorates</i></b>	100	99.9	0.1
<b>Ariidae</b>	99.934	99.88	0.054
<b><i>O. dovii</i></b>	100	99.99	0.01
<b><i>P. approximans</i></b>	100	100	0



**Figura 18. Especies con los valores más altos del índice de grado (degree) para la red obtenida por el análisis de contenidos estomacales y las especies por las cuales éstas son depredadas.**



**Figura 19. Especies con los valores más altos del índice de grado (degree) para la red obtenida por el análisis de isótopos estables y modelos de mezcla, y las especies por las cuales estas son depredadas.**

## **Discusión**

Las especies analizadas en este trabajo de las cuales se obtuvo información representativa de su dieta corresponden a organismos que fueron relativamente abundantes en las capturas. Algunas especies dominantes y que no fueron seleccionadas para este estudio son especies que quizás sus hábitos alimenticios, como por ejemplo la hora de alimentación o la manera como ingieren a sus presas no permitieron encontrar suficientemente representada su dieta en los estómagos. En algunos casos, aun con pocos estómagos se encontró por medio de la prueba de diversidad acumulada, que la dieta se encontraba bien representada, esto se debe a que en casi todos los estómagos analizados se encontró muy poca variación en la diversidad de presas ejemplo de ello es *B. polylepis* que con solo 11 estómagos la curva de diversidad alcanzó la asíntota y un coeficiente de variación menor a 5%. Otras especies que no resultaron tener un número adecuado de muestras (Anexo 1) fueron utilizadas para representar la red trófica de los niveles tróficos más bajos y altos que los de las especies con dieta bien representada. Esto se hizo con el fin de tener un mayor contraste por niveles tróficos de la red para su eventual análisis y comparación.

## **Análisis de dietas: Contenidos estomacales vs isótopos**

### **Detritófagos**

Se identificaron tres especies como detritófagas en el análisis de contenidos estomacales, debido a que se encontró materia orgánica con características similares a detritus en sus contenidos estomacales, sin embargo cuando se realizó el análisis de isótopos estables de estas especies, la muestra de referencia de detritus no se relacionó de ninguna manera con las especies antes mencionadas. Esto puede ser causado porque el material identificado como detritus se tratase de restos de otras especies presa en estados de digestión sumamente avanzados de los cuales solo quedaban restos de sus proteínas y al no observarse alguna estructura dura que haya permanecido junto a ellas se les haya identificado erróneamente como detritus. Dentro de las especies que claramente presentaron este proceso se encuentra *Haemulopsis spp.* en la cual se encontró detritus en los estómagos sin embargo el análisis de isótopos identificó a los equinodermos como

los principales componentes de la dieta de esta especie. Dentro de estos equinodermos encontramos a los ofiuros y asteroideos, que al parecer el organismo llega a digerir casi completamente, de tal forma que estos fueron clasificados como detritus o materia orgánica no identificada en el análisis de contenidos estomacales. De esta manera este nuevo análisis clasifica a esta especie como un consumidor muy importante del grupo de los equinodermos. En este tipo de fondos resultan abundantes especies pertenecientes a los grupos anteriormente mencionados que según Honey-Escandón, *et al.* (2008) son grupos oportunistas que son capaces de explotar hábitats muy diversos.

Este es un buen ejemplo de cómo la herramienta del análisis de isótopos ayuda a identificar presas que por la metodología tradicional resulta difícil o incluso se puede llegar a conclusiones erróneas. La especie *O. chalceus* presentó el mismo problema ya que en esta se identificó lo que probablemente se trataba de restos muy digeridos de poliquetos como detritus. Estos organismos al tener un cuerpo muy blando son digeridos muy rápidamente y este depredador, a diferencia de los miembros de la familia Ariidae, no se alimentó de familias de poliquetos que presentan espículas, estructuras que sirvieron para su identificación. No obstante, en los tejidos se reflejó en sus valores de isótopos la alta importancia de este grupo lo que representa el alimento que asimiló el depredador.

Otro caso de este gremio es el de *E. gracilis*, el cual es un organismo que se alimenta tomando bocados del fondo para posteriormente separar su alimento (Nelson, 1994). Este comportamiento induce a que parte del sedimento y detritus del fondo pasan a su estómago y aunque este no constituya su alimento principal, desde el punto de vista de asimilación se ve reflejado en el análisis de contenidos estomacales.

### **Malacófagos**

En este gremio fue ubicado por medio de contenidos estomacales a la especie *B. polylepis*. Esta especie como adulto vive asociado a las rocas, pero los juveniles se encuentran en zonas arenosas como las del área de estudio y se ha encontrado que se alimenta tanto de moluscos, como en este estudio, así como de

equinodermos, crustáceos e incluso poliquetos siendo un depredador muy versátil. Su dentadura permite a este organismo utilizar recursos tales como equinodermos y moluscos bivalvos (Allen & Robertson, 1998; Thomson *et al.*, 2000). Los análisis de isótopos confirman lo encontrado por los contenidos estomacales donde al parecer los bivalvos constituyen una de las presas más importantes.

Un organismo que los análisis de isótopos sitúan como malacófago fue *E. gracilis* que como anteriormente se mencionó se alimenta tomando bocados del fondo, lo que llevó a confundir a este organismo como detritófago con el análisis de contenidos estomacales, sin embargo el análisis de isótopos lo situó como malacófago, López-Peralta y Arcila (2002) encontraron en el Pacífico colombiano que este pez se alimentaba principalmente de poliquetos, no obstante otros autores como Fitch & Lavenberg (1975) reportan moluscos como parte de la dieta de este organismo. Es probable que moluscos bivalvos de tallas pequeñas en este caso sean las presas más importantes de esta especie y que sean ingeridos cuando estos se alimentan del fondo.

### **Carcinófagos**

La mayor parte de las especies analizadas tanto con el enfoque de isótopos como con contenidos estomacales en este estudio cayeron dentro de esta categoría por ambos métodos, esto puede ser debido a que en la zona se encuentra una alta abundancia de crustáceos, donde parecen destacar los camarones así como los estomatópodos principalmente e incluso algunas familias de cangrejos braquiuros. Esto es debido a que muchas familias de estos grupos tienen preferencia por los fondos blandos donde suelen alimentarse (Evans, 1983; Hendrickx, 1995). Los crustáceos de la familia Penaeidae, Processidae e incluso ejemplares de la familia Sicyonidae se encuentran habitando sobre fondos blandos y someros como los del área de estudio, donde estos organismos tienden a alimentarse de detritus o del tapete bacteriano o de diatomeas que se encuentran sobre las primeras capas de arena (Hendrickx, 1995; González-Vega y Pintado-Alcalá, 1998; Siqueiros-Beltrones y Argumedo-Hernández, 2006). Debido a las

preferencias que este grupo tienen sobre este tipo de fondos se pueden encontrar en altas abundancias lo que los hace vulnerables a los peces depredadores de la zona. Otra presa importante en el área fueron los estomatópodos los cuales son depredadores de peces, moluscos, anélidos, crustáceos y otros invertebrados, más sin embargo estos a su vez son presas de otros organismos carnívoros, principalmente sus juveniles representando un eslabón importante dentro de las cadenas tróficas de las comunidades bentónicas (Hendrickx, 1995), tal como se observó en este estudio donde se encontró que un alto porcentaje de los peces depredadores consumieron algunas familias de este grupo en sus etapas juveniles.

Si bien muchas especies consumen crustáceos quizás la abundancia de estos permite que la competencia entre ellos se vea reducida, además algunos depredadores se alimentan de especies de las que otros no lo hacen, mientras que otros poseen estructuras que les dan cierta ventaja para localizar cierto tipo de presas, como lo es el caso de los barbillones de la familia Mullidae representada por *P. grandisquamis*, donde estas estructuras les sirven para detectar presas que se encuentran ocultas entre el sedimento (Schneider, 1995). Estructuras similares se observan en la familia Polynemidae los cuales presentan una serie de radios desprendidos en sus aletas pectorales que cumplen con esa función. Una especie de esta última familia (*P. opercularis*) se identificó mediante el análisis de isótopos que presenta además de los crustáceos una tendencia hacia el consumo de peces. Autores como Hobson (1974), en Hawaii para otra especie de la familia y Lopez-Peralta y Arcila (2002) en Colombia, encontraron una tendencia similar a la observada por el análisis de isótopos donde este organismo consumía una proporción similar tanto de peces como de crustáceos, a diferencia de la otra especie de la familia (*P. approximans*) que tanto en este estudio como el realizado en Colombia fue casi estrictamente carcinófago, puede deberse a que de esta manera puede reducirse aun más la competencia que pudiera existir entre estas dos especies, además *P. opercularis* en este trabajo tuvo una talla promedio un poco mayor que las de la otra especie lo que quizás le permitió acceder a presas de mayor movimiento como los peces.

### **Ictio-carcinófagos**

En este gremio se encontraron especies que consumieron tanto crustáceos como peces, el análisis de contenidos estomacales identificó tres especies en este gremio, uno de ellos *P. opercularis* fue ubicado como ictio-carcinófago por ambos métodos, , estando su dieta compuesta principalmente por camarones y peces de las familias Engraulidae y Cynoglossidae. *L. guttatus* presentó mediante este análisis una proporción similar de crustáceos y peces en su dieta, identificándose como presas principales a los peces engraulidos, no obstante el análisis de isótopos indicó que los cangrejos de la familia Xanthidae tienen importancia aun mayor que los engraulidos. El hecho de que en los contenidos estomacales parece no reflejar esta predominancia de cangrejos quizás se deba a que al alimentarse este organismo no consuma a la presa completa sino partes de la misma y en consecuencia exista una subestimación de la proporción de utilización de esta presa. Una especie que en el análisis de isótopos se encontró como carcinófago fue *P. panamensis*, esto se debe a que si bien reportó una alta biomasa de peces en sus contenidos estomacales la frecuencia de ocurrencia de estos fue muy baja; en cambio, los crustáceos, a pesar de encontrarse con menor biomasa se encontraron en la mayoría de los depredadores, siendo mayor la asimilación que en el caso de los peces. Lopez-Peralta & Arcila (2002) encontraron una dieta similar para esta especie en Colombia.

Algunas especies en el análisis de isótopos estables fueron identificados de ictiófagos a ictio-carcinófagos esto debido a que si bien consumen una buena proporción de peces, también hacen uso importante de los crustáceos, más de lo que sugiere el análisis de contenidos estomacales. Al parecer esto se debe a que consumen crustáceos de tallas pequeñas que se digieren relativamente rápido en los estómagos, tales como algunas de las familias de camarones de tallas pequeñas (Ogyrididae y Processidae). Por ejemplo *S. peruviana*, que en los análisis de contenidos estomacales había sido identificado como una especie altamente ictiófaga, se encontró, por isótopos estables, que hace uso importante de crustáceos como camarones e incluso de juveniles de braquiuros. Si bien

gravimétricamente no aportaron valores muy significativos a la dieta, al parecer son asimilados de manera importante por este organismo.

*T. nitens* presentó una tendencia similar donde gravimétricamente los peces en los contenidos estomacales presentaban la mayor importancia. Sin embargo se encontró que los estomatópodos fueron de alta importancia en el análisis de isótopos. Los crustáceos son abundantes en el área de estudio y pueden complementar la dieta de depredadores, ya que a pesar de su menor contenido energético (Steimle y Terranova., 1985), pueden ser más vulnerables a la depredación.

### **Ictiófagos**

Dentro de este gremio el análisis de contenidos estomacales identificó a cinco especies (*S. scituliceps*, *T. nitens*, *C. querna*, *S. peruviana* y *P. goodei*), de las que el análisis de isótopos solo confirmó a *S. scituliceps*, como estrictamente ictiófaga. Otros autores han encontrado que las especies de este género tienen una dieta dominada por peces (Cruz-Escalona, 2004). Las presas más importantes de esta especie fueron peces de la familia Engraulidae de ambiente pelágico, lo que sugiere actividad predatoria alejándose del fondo. Este comportamiento fue descrito por Sweatman (1984) y Esposito *et al.* (2009) para *S. saurus* en el Mediterráneo que consumió preferentemente a peces pelágicos.

*C. querna* fue clasificada por el análisis de isótopos como ictiófaga siendo el componente principal engraulidos mientras que el análisis estomacal los identifica como carcinófago. Debido a su morfología y a su tendencia de permanecer cerca del fondo (Robertson y Allen, 2002), se esperaba que los crustáceos bentónicos serían una presa potencial importante, mayor que los peces pelágicos observados. El análisis de isótopos mostró que los camarones, que gravimétricamente no fueron relevantes, son asimilados por el organismo de manera importante.

*P. goodei* es una especie poco estudiada en el Pacífico, autores como Chao (1995) han clasificado a este organismo como un pez que se alimenta principalmente de poliquetos. En los contenidos estomacales analizados en este trabajo se encontró que la mayor parte de la biomasa consumida pertenecía al

grupo de los peces, aunque debe considerarse que el tamaño de muestra fue reducido, por su parte el análisis de isótopos estables mostró que las presas asimiladas más importantes fueron los crustáceos, principalmente cangrejos brachiuros (Fam. Xanthidae). Esta diferencia tanto en bibliografía como en los análisis de contenidos estomacales e isótopos, sugieren que esta especie es probablemente un organismo oportunista que hace uso de los recursos que les sean más accesibles, lo cual representa un nivel menor de competencia respecto a otros depredadores (Margalef, 1974).

Las diferencias en lo encontrado entre los métodos basados en isótopos y el de contenidos estomacales son atribuidas principalmente al hecho de que los valores que se obtienen de isótopos son un reflejo de lo que el organismo asimila (Peterson y Fry, 1987), en contraste los contenidos estomacales reflejan lo que el organismo ingiere pudiendo así encontrarse presas que quizás el organismo consuma y obtenga valores altos de importancia de biomasa en la dieta, cuyo consumo sea ocasional y por lo tanto no se refleje marcadamente en los tejidos del depredador. En cambio, los valores de isótopos ofrecen un reflejo de las presas cuyo consumo se ha dado por un periodo más amplio y por lo tanto son más importantes, en el caso del músculo tejido utilizado en este trabajo el periodo que refleja se ha calculado ser de varios días a un mes (Tieszen *et al.*, 1983; Rudnick y Resh, 2005),

Otra posible causa de esta variación es que en algunos casos el grupo de ejemplares de los que se obtuvieron las muestras de isótopos no llegaron a ser representativos de todo el intervalo de tallas que se alcanzó con el análisis de contenidos estomacales, lo que puede resultar en que se tenga representado con isótopos solo una parte de la dieta, esto podría ocurrir cuando una especie presente una fuerte variación ontogenética en su dieta. Este caso pudiera darse en especies como *B. polylepis* las cuales presentaron un número de muestra reducido. Muchas especies presentan diferencias en los valores isotópicos durante su ontogenia debido a que se alimentan ya sea en zonas diferentes o bien de presas distintas (Phillips y Eldridge, 2006) por lo que lo más adecuado es tener

muestras representado un intervalo de tallas más o menos amplio. Otra posibilidad para las diferencias de dietas encontradas, es que esta especie presente una dieta con una alta variabilidad, como algunas especies de esta familia presentan (Randall 1967) y debido al reducido tamaño de muestras de estómagos obtenidos en este estudio, es posible que la dieta que se estimó resulte estar sesgada y por ello el análisis de isótopos presente resultados tan distintos a lo encontrado por el otro método.

## **Estructura trófica**

### **Niveles tróficos**

Para el 84% de las especies analizadas los niveles tróficos que se obtuvieron por ambos métodos fueron similares, no obstante la prueba de *t* indicó que existían diferencias significativas entre las dos series de datos. Esto es debido a que existen diferencias grandes en los valores obtenidos por un método y otro en cuatro especies. *B. polylepis* la especie que presentó mayor diferencia en el nivel trófico estimado por ambos métodos con el análisis de contenidos estomacales presentó un nivel trófico de 3.3, sin embargo con el análisis de isótopos este nivel fue de 4.8. Este valor tan alto es típicamente reportado para depredadores tope como tiburones (Estrada *et al.*, 2003; Estrada *et al.*, 2006). Algunas de sus presas presentaron también niveles altos de  $\delta^{15}\text{N}$  (promedio de 14.5‰), lo que al parecer indica que estos peces consumieron presas que se encontraban de alguna manera enriquecidas en este isótopo. Una de las posibles causas es que siendo los moluscos bivalvos una de sus presas más importantes y, al ser la mayoría filtradores, son también bioacumuladores, por lo que probablemente se encuentren filtrando materia orgánica particulada procedente de organismos en descomposición de niveles tróficos más altos (McConnaughey y McRoy, 1979) como pudieran ser partículas de restos de peces que son vertidos durante la captura del camarón. Así también algunas especies de gasterópodos que se identificaron como presas potenciales son consumidoras también de detritus e incluso algunas de las familias encontradas son depredadores de algunas especies de (Reguero y García –Cubas, 1989; Ruppert y Barnes, 1996)

Otra especie con una variación importante en su nivel trófico fue la rasposa *O. chalceus*, la que de acuerdo al contenido estomacal obtuvo un nivel trófico de 2.2 mientras que el análisis de isótopos produjo un nivel trófico de 3.6. Esta diferencia es debido a que como ya se mencionó, la dieta de este organismo estaba dominada por lo que se identificó detritus en el análisis de contenidos estomacales (el cual tiene un valor de 1 en el cálculo de nivel trófico) por el análisis de isótopos se encontró que en realidad estaba compuesta principalmente por crustáceos seguido de moluscos, equinodermos y poliquetos, por lo que el nivel trófico de este organismo efectivamente es más alto que lo reportado para contenidos estomacales. Cruz-Escalona (1998) en Laguna San Ignacio en B.C.S., encontró un tipo de alimentación similar, en la que esta especie consume principalmente poliquetos, equinodermos y crustáceos lo cual coincide con lo encontrado en este trabajo por medio de isótopos y excluyendo el detritus, también por el análisis de contenidos estomacales. Esta especie se alimenta casi exclusivamente de invertebrados bentónicos por lo que el nivel trófico asignado por los valores de isótopos es el más adecuado. Es probable que en este caso el detritus observado en contenidos estomacales fuera realmente alimento en estado muy avanzado de digestión.

*Haemulopsis spp.* también presentó diferencias significativas entre los valores de isótopos y el calculado por contenidos estomacales obteniendo un nivel trófico de 3.7 para el primero y de 2.18 para el segundo. Esto parece ser consecuencia del mismo problema de la especie anterior, donde en este caso se identificaron restos de equinodermos como detritus. Esta especie se alimenta principalmente de equinodermos asteroideos y ophiuroideos, lo cual corresponde al nivel trófico obtenido por isótopos. La dieta encontrada para los individuos de este género difiere un poco a lo encontrado por autores como Ramírez-Luna *et al.* (2008) para *H. leuciscus* en Ecuador, el cual fue definido como un organismo carcinófago. Esto sugiere que en Nayarit la o las especies de este género presentan una alimentación diferente debido a características propias de la estructura de las comunidades. Por lo tanto las diferencias encontradas en los niveles tróficos por ambos métodos parecen ser causados por errores en la

estimación e identificación en los componentes de la dieta encontrada por contenidos estomacales, donde en dos especies uno de los componentes de la dieta es sobreestimado y en otra de ellos al parecer no se tiene una adecuada representación de la misma.

El 84% de las especies presentaron niveles tróficos similares por ambos métodos lo que de alguna manera los convalida mutuamente. Esta correspondencia sugiere además que el valor de fraccionamiento utilizado para este sistema (2.3) fue adecuado donde en la mayoría de otros trabajos se han utilizado valores de 3 a 3.5‰ (Bode *et al.*, 2003). Así mismo, los resultados también sugieren que el organismo que se escogió como base para determinar los niveles tróficos fue también el adecuado, ya que esta elección resulta muy importante en los valores que se obtengan para el cálculo del nivel trófico del resto de las especies del sistema (Post, 2002).

En este trabajo se encontró incluso que los valores de nivel trófico estimados a partir de isótopos resultaron ser en general mucho más precisos que los encontrados con contenidos estomacales ya que para calcular este no se requiere del conocimiento de todas las presas del depredador las cuales podrían estar siendo sub o sobreestimadas lo que parece ser el caso en las especies analizadas en este trabajo que difirieron significativamente entre lo encontrado por ambos métodos.

Además otra ventaja del cálculo del nivel trófico por isótopos es que no se requiere de un número elevado de muestras para su estimación, ya que cada muestra aporta información de la dieta acumulada de un organismo en un periodo dado determinado por el tipo de tejido que se analice. Esto resulta útil con especies para las cuales es difícil obtener muestras y la información obtenida se da a una escala temporal mucho más amplia (Post, 2002; Estrada *et al.*, 2003).

## **Redes tróficas**

El análisis de dietas por ambos métodos permitió definir una serie de gremios tróficos de los cuales dos de ellos, los carcinófagos y los ictiocarcinófagos contenían a la gran mayoría de las especies. Así también, la mayoría de las especies presentaron niveles tróficos muy similares siendo el promedio  $3.7 \pm 0.4$ . De acuerdo con Evans y Tallmark (1985) esta particularidad es común en sistemas de fondos blandos y mencionan que en este tipo de fondos el número de nichos que las especies pueden ocupar son pocos y que estas deben de explotar un conjunto común de recursos ocupando en consecuencia nichos muy amplios con una alta sobreposición entre especies.

En la base de la red se incluyó al detritus para la red trófica estructurada con contenidos estomacales y detritus y zooplancton para la red basada en isótopos estables, debido a que en este último se identificó una mayor importancia del zooplancton en varios depredadores, en contraste con la información obtenida de contenidos estomacales.

Al construir los diagramas de las redes tróficas, en su configuración sobresale la importancia que tienen los camarones como presas en este sistema. Estos organismos son típicamente abundantes en este tipo de sistemas (de ahí el desarrollo de pesquerías altamente especializadas) alimentándose principalmente de invertebrados, detritus, diatomeas y otros productores que se encuentran sobre el sedimento (Luna-Marte, 1980; Luna-Marte, 1982; Wassenberg y Hill, 1993; Siqueiros-Beltrones y Argumedo-Hernández, 2006).

## **Índices de especies clave**

Los indicadores de especies clave fueron utilizados en este caso tanto para identificar la importancia relativa de los elementos de la red trófica dentro del sistema analizado, como para comparar las dos redes tróficas construidas por ambos métodos; contenidos estomacales e isótopos estables. Estos índices mostraron algunas diferencias al ser comparados por medio de la correlación por rangos de Spearman.

Los índices de especies clave proveen información acerca de cuáles son los componentes clave de un sistema, los elementos claves no necesariamente son las especies más dominantes pero son especies que tienen un efecto importante sobre el sistema. sin que necesariamente esto dependa de su abundancia o biomasa. (Benedek *et al.*, 2007)

El índice de intermediación mostró al grupo con mayor importancia relativa a los estomatópodos, sugiriendo que éste actúa como un vínculo entre los diferentes grupos de la red. Es decir, que une a una gran parte del resto de las especies que conforman la red. En términos de relaciones tróficas significa que los estomatópodos intervienen ampliamente en los flujos de energía de la red trófica. Según Hendrickx y Sanchez-Vargas (2005) los estomatópodos llegan a ser muy abundantes en zonas donde se llevan a cabo pesquerías de arrastre sobre el camarón, ya que tienden a sobrevivir a la captura y cuando son devueltos al mar pueden alimentarse de los organismos muertos de la fauna acompañante de camarón. De esta manera la gran cantidad de alimento se traduce en una alta abundancia de este grupo en la zona, siendo altamente disponibles para una gran cantidad de depredadores.

El índice de cercanía, por su parte dio resultados similares en ambos métodos, lo que significa que las especies con valores más altos presentaron un arreglo similar entre ambas redes tróficas, alcanzando una conexión mucho más directa con el resto de las especies. Así el índice señala que los estomatópodos son un grupo muy importante en el sistema, ya que varias especies se encuentran relacionadas directa e indirectamente con él, de manera que los flujos de energía pasan rápidamente de este grupo a otros.

El índice de grado (Degree) es un indicador del número de conexiones que tiene una especie en la red ya sea depredador o presa. Este índice a pesar de ser uno de los indicadores más simples de la estructura brinda información acerca de las características de redes complejas determinando la distribución del número de conexiones que inciden sobre una especie o nodo (Jordan, *et al.*, 2006). En este caso ayuda a identificar fácilmente cuáles son las presas que son consumidas por

el mayor número de depredadores o bien qué depredadores hacen un uso de mayor cantidad de presas. De tal manera se detectó que las presas con mayor número de conexiones fueron para ambos métodos los crustáceos, principalmente los camarones tanto de tallas chicas como grandes, indicando que éstas fueron presas que presentan una biomasa considerable dentro del ecosistema estudiado. Este índice a diferencia del resto, presentó los valores más bajos de correlación entre los dos métodos lo cual nos indica que existen diferencias fuertes en los valores encontrados en estos.

Al analizar la tabla XII nos encontramos que los nodos u especies que presentan las diferencias más fuertes fueron principalmente organismos presa y de las cuales la mayoría se presentaron con mayor importancia en los modelos de mezcla que en el análisis de contenidos estomacales teniendo también un mayor valor del índice de grado. Lo anterior parece ser debido a que estas presas fueron subestimadas por el análisis de contenidos estomacales como ya se mencionó, otras en cambio como el detritus fueron por el contrario sobreestimadas por este análisis, estas situaciones parecen ser las causas más importantes de las diferencias encontradas entre las dos redes.

En este caso el análisis de isótopos posee cierta fiabilidad en el sentido de que éste refleja la dieta que está siendo asimilada por el organismo (Peterson y Fry, 1987) y por tanto presas que pueden dejar poca evidencia de su consumo en el análisis de contenidos estomacales con el análisis de isótopos puede ser adecuadamente asignada su importancia (Benstead, 2006; Hückstädt *et al.*, 2007) mientras que por otra parte ítem como el detritus el cual puede tratarse de restos de materia orgánica de otras presas puede mediante este análisis ser discernido cuál es realmente la presa de la que se alimentó el depredador (Abed-Navandi y Dworschack, 2005).

Los índices de conjuntos clave que identifican a los grupos o conjunto de nodos más importantes de una red trófica, determinaron mediante el índice de fragmentación (Kpp1) en el caso de contenidos estomacales, a 12 especies que en caso de ser retiradas fragmentan o desconectan en más del 80% a la red

trófica. Dentro de estas especies que la mitad de ella son presas dentro de las que destacan los camarones de tallas pequeñas y grandes los cuales, los cuales son importantes en este sistema debido a que son la dieta principal de muchos depredadores. En cierto modo esto podría parecer contradictorio considerando que en el análisis de isótopos se obtuvieron 14 especies representadas únicamente por los peces depredadores del sistema; sin embargo, estas diferencias están asociadas a las proporciones de las presas en las dietas encontradas en las redes tróficas. También, en el análisis de isótopos se identificaron en algunos casos presas que por el análisis de contenidos estomacales no se pudo determinar su importancia y viceversa.

El índice de propagación ( $K_{pp2}$ ) señaló a diferentes grupos como los de mayor importancia dependiendo de la red trófica. En el caso de CE solamente siete especies son suficiente para propagar información a más del 80% de la red trófica, siendo estas especies bivalvos, crustáceos como estomatópodos y calappidos, especies que se ha inferido parecen tener un alta dominancia en el sistema de fondos blandos de la costa de Nayarit; así como también algunas especies de peces como los engraulidos que son las especies de peces más importante en la dieta de los depredadores ictiófagos. Por su parte el análisis de isótopos mostró que se requieren 14 especies para acceder al 80% de la red.

Los anteriores índices resultan interesantes desde el punto de vista de manejo de recursos del ecosistema ya que las medidas de protección no solamente deben orientarse a especies de interés comercial sino también a especies que estructural o funcionalmente resulten igual o más importantes para el sistema (Benedek *et al.*, 2007), pensando desde luego en la sostenibilidad y uso del ecosistema.

La baja correlación encontrada en el índice de grado sugiere una estructura trófica diferente, donde algunos nodos poseen una cantidad significativamente diferente de conexiones con otros. Sin embargo la alta correlación encontrada en el resto de los índices utilizados nos indica que a pesar de que el número de conexiones en algunos nodos es diferente ambos enfoques tienen resultados

similares en cuanto la manera en que la información o energía se transmite dentro de la red, lo que es evidenciado por índices como los Kpp1 y Kpp2. Por lo tanto puede considerarse que las redes construidas por ambos métodos son similares y resulta factible el uso de la técnica de isótopos estables aunada a modelos de mezcla para describir la estructura trófica de zonas que por las particularidades de las especies o el acceso a ellos sea difícil determinar por el método tradicional de contenidos estomacales. No obstante cuando sea posible deberá de complementarse la información por ambos métodos, esto debido por ejemplo que si bien los análisis de isótopos nos dan una buena información acerca de la dieta que es asimilada no lo da así sobre presas que por sus características no pueden ser correctamente digeridos y por tanto asimilados no obstante estos son consumidos siendo esto importante para algunos análisis de redes tróficas evaluar este grado de mortalidad en ese tipo de presas.

### **Conclusiones**

- Los análisis de contenidos estomacales realizados en este estudio si bien contaron en muchos casos con una buena resolución taxonómica, no se vieron exentos de la problemática común en este tipo de análisis como lo es encontrar presas muy digeridas que dificultan su identificación y contabilización.
- Al realizar los modelos de mezcla a pesar de trabajar con una aproximación que permite el uso de varias fuentes alimenticias, se encontró que era necesario realizar agrupaciones de estas fuentes alimenticias en función tanto de sus valores isotópicos como del grupo taxonómico, ya que los valores redundantes de algunas especies impiden hallar una solución al realizar estos modelos.
- Se encontró que para ocho de las especies analizadas, diferencias en la dieta que estas presentaban, donde se detecta que la determinada por medio de isótopos y modelos de mezcla es más acertada puesto que el

análisis de contenidos estomacales subestimaban o sobreestimaban la aportación de algunas presas.

- Se hallaron diferencias significativas entre los niveles tróficos calculados con los distintos métodos (contenidos estomacales e isótopos estables), sin embargo con excepción de *B. polylepis*, se encontró que los valores obtenidos por isótopos resultaban más parecidos a lo reportado en literatura para las especies donde se observaron diferencias, además este método no se encuentra sesgado por subestimaciones o sobrestimaciones de componentes presa.
- El análisis de isótopos y modelos de mezcla resultó ser muy útil para indicar la fuente alimenticia de organismos que presentaban una cantidad alta de materia orgánica no identificable o bien de lo que parecía corresponder a detritus en sus contenidos estomacales. Esta capacidad de identificar así presas de este tipo de organismos supone una ventaja cuando se requiere construir con precisión un modelo con los flujos de energía de un sistema.
- En el análisis de redes se encontró que los crustáceos fueron uno de los componentes más importantes del sistema dentro de los que destacan los camarones y los estomatópodos, especies ambas que son abundantes en el sistema estudiado y son estos grupos importantes en la transferencia de la energía en la cadena trófica del ambiente bentónico.
- Los índices utilizados para detectar especies clave variaron dependiendo del atributo que cada uno de ellos identifica de la red trófica, sin embargo con excepción del índice de grado (degree), todos tuvieron una alta correlación entre ambos métodos, lo que sugiere que si bien las redes no son exactamente iguales poseen propiedades muy similares.

## **Bibliografía**

- Abed-Navandi D. y P. Dworschak. 2005. Food sources of tropical thalassinidean shrimps: a stable-isotope study. *Marine Ecology Progress Series* 291: 159-168.
- Allen, G.R. y D.R. Robertson. 1998. Peces del Pacífico Oriental Tropical. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Agrupación Sierra Madre y CEMEX. México. 327pp.
- Amezcu-Linares, F. 1990. Los peces demersales de la plataforma continental del Pacífico central de México. Tesis de Doctorado en Ciencias del Mar, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- Ben-David, M., R.W. Flynn y D.M. Schell .1997. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. *Oecologia*, 111: 280-291.
- Bendoricchio, G. y L. Palmeri. 2005. Quo vadis ecosystem? *Ecological Modelling*, 184: 5-17.
- Benedek, Z., F. Jordán, y A. Báldi. 2007. Topological keystone species complexes in ecological interaction networks. *Community Ecology*, 8: 1-7.
- Benstead, J.P., J.G. March, B. Fry, K.C. Ewel, y C.M. Pringle. 2006. Testing Isosource: Stable Isotope Analysis of a Tropical Fishery With Diverse Organic Matter Sources. *Ecology*, 87: 326-333.

- Bocherens, H., D.G. Drucker, D. Billiou, M. Patou-Mathis, y B. Vandermeersch. 2005. Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Césaire I Neanderthal: review and use of a multi-source mixing model. *Journal of human evolution*, 49: 71-87.
- Bode, A., P. Carrera y S. Lens. 2003 The pelagic foodweb in the upwelling ecosystem of Galicia (NW Spain) during spring: natural abundance of stable carbon and nitrogen isotopes. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 11-22.
- Borgatti, S. P., M. G. Everett y L. C. Freeman. 2002. Ucinet for Windows: software for social network analysis. Harvard, MA: Analytic Technologies.
- Burton R.K. y P.L. Koch. 1999. Isotopic tracking of foraging and long-distance migration in northeastern Pacific pinnipeds. *Oecologia*, 119: 578–585
- Cabana, G., y J. Rasmussen. 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, 11: 255-257.
- Carabel, S., Godinez-Dominguez, E., Verisimo, P., Fernandez, L., y Freire, J. 2006. An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 336(2), 254-261
- Chao, L.N. 1995. Sciaenidae. Corvinas, barbiches, bombaches, corvinatas, corvinetas, corvinillas, lambes, pescadillas, roncachos, verrugatos., p. 1427-1518. En W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter and V. Niem (eds.) Guia FAO para identificación de especies para los fines de la pesca. Pacifico Centro-oriental. 3 volumes. 1813 p

- Chipps, S., y J. Garvey. 2006. Assessment of Food Habits and Feeding Patterns. En C. S. Guy y M. Brown, *Analysis and interpretation of freshwater fisheries data*: American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, pp. 472-514
- Christensen, V., y D. Pauly. 1992. Ecopath II A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61: 169-185
- Ciancio, J. E., M. A. Pascual, F. Botto, E. Frere, y O. Iribarne. 2008. Trophic relationships of exotic anadromous salmonids in the southern Patagonian Shelf as inferred from stable isotopes. *Methods*, 53(2): 788-798.
- Clarke, M.R. 1962. The identification of cephalopod beaks and their relationship between beak size and total body weight. *Bull. British Mus. (Nat. Hist.)* 8(10): 422-480
- Clarke, R., N. MacLeod y O. Paliza. 1976. Cephalopod remains from the stomachs of Sperm whales caught off Peru and Chile. *J. Zool Lond* 180:477-493.
- Clarke, M. R. 1986. A Handbook for the Identification of Cephalopod Beaks. Oxford: Clarendon Press.
- Clarke, L. R., D. T. Videgar, y D. H. Bennett. 2005. Stable isotopes and gut content show diet overlap among native and introduced piscivores in a large oligotrophic lake. *Ecology of Freshwater Fish*, 14(3): 267-277.
- Clothier, C.R. 1950. A key to some southern California Fishes based on vertebral characters. Calif. Dep. Fish. Game Fish Bull. 79: 1-83.

- Clothier, C.R. y J.L. Baxter. 1969. Vertebral characters of some californian fishes with notes on other Eastern Pacific species. Resource Department Of Fish And Game. State of California. 216 pp.
- Cruz-Escalona, V.H. 1998. Análisis trófico de la ictiofauna de Laguna San Ignacio, B.C.S. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. México. 128 p.
- Cruz-escalona, V. H., M. Peterson, L. Campos-Davila, y M. Zetina-Rejón. 2005. Feeding habits and trophic morphology of inshore lizard fish (*Synodus foetens*) on the central continental shelf of Veracruz, Gulf of Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 525-530
- Deniro, M., y S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45(3): 341-351
- Erhardt, E.B. "SISUS: Stable Isotope Sourcing using Sampling." Retrieved 2009 <<http://statacumen.com/sisus/>>.
- Esposito, V., P. Battaglia, L. Castriota, M. G. Finoia, G. Scotti, F. Andaloro. 2009. Diet of Atlantic lizardfish, *Synodus saurus* (Linnaeus, 1758) (Pisces: Synodontidae) in the central Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 73(2): 369-376.
- Estrada, J. A., A. N. Rice, M. E. Lutcavage, y G. B. Skomal. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 83(6): 1347-1350.
- Estrada, J. A., M. Lutcavage, y S. R. Thorrold. 2005. Diet and trophic position of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) inferred from stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Marine Biology*, 147(1): 37-45.

- Estrada, J. a., Rice, A. N., Natanson, L. J., y Skomal, G. B. 2006. Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks. *Ecology*, 87(4), 829-34.
- Evans, S., y B. Tallmark. 1985. Niche separation within the mobile predator guild on marine shallow soft bottoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser*, 23: 279-286.
- Evans, S. 1983. Production, predation and food niche segregation in a marine shallow soft-bottom community. *Mar. Ecol. Prog. Ser*, 10: 147-157.
- Fantle, M. S., A. I. Dittel, S. M. Schwalm, C. E. Epifanio, y M. L., Fogel. 1999. A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia*, 120(3): 416-426.
- FAO.2008. Fisheries management. 2. The ecosystem approach to fisheries. 2.1 Best practices in ecosystem modelling for informing an ecosystem approach to fisheries. FAO Fisheries Technical Guidelines for Responsible Fisheries. No. 4, Suppl. 2, Add. 1. Rome, FAO. 78p.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter, y V. H. Niem., 1995a. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen I: Plantas e invertebrados. FAO, 1-646 pp.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter, y V. H. Niem., 1995b. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen II: Vertebrados. FAO, 647-1200 pp.

- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter, y V. H. Niem., 1995c. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen III: Vertebrados. FAO, 1201-1813pp.
- Fitch, J. E. y R. J. Lavenberg. 1975. Tidepool and nearshore fishes of California. California Natural History Guides:38. University of California Press. Los Angeles, California.24 p.
- Fry, B. 1991. Stable isotope diagrams of freshwater food webs. *Ecology* 72:2293 - 2297
- Fry, B. y E. B. Sherr. 1984.  $\delta^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science* 27:13–47.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. Instituto de Geografía , Univ. Nac. Auton.de México. 246 p.
- Gearing, J.N. 1991.The study of diet and trophic relationships through natural abundance  $^{13}\text{C}$ . En: Coleman, D.C. y Fry, B., eds. *Carbon isotope techniques*. San Diego, CA: Academic Press. 201–218 p.
- Gendron D., S. Aguiñiga, y J. D. Carriquiry (2001). $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  in skin biopsy samples: a note on their applicability for examining the relative trophic level in three orqual species. *J. Cetacean Res. Manage*, 3 (1): 1-4
- González, G.D. and L.A. Soto 1988 Hábitos alimenticios de peces depredadores del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. *Inst. Cienc. del Mary Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 15(1)97-124.

- Grall, J., F. Leloch, B. Guyonnet, y P. Riera. 2006. Community structure and food web based on stable isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 338: 1-15.
- Gu, B., D.M. Schell, X. Hunag y F. Yie. 1996. Stable isotope evidence for dietary overlap between two planktivorous fishes in aquaculture ponds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 2814–2818.
- Hendrickx, M.E. 1995. Estomatópodos. En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem. (eds.), Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados. FAO, Roma, Italia, 355–382 pp.
- Hendrickx, M.E., M. Demestre, J.A. Esparza-Haro y J. Salgado- Barragán. 1997. Stomatopod and decapod crustaceans collected during the CEEMEX P5 and P7 cruises to the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Oceanides*, 11(2): 1–28.
- Hendrickx, M. y P. Sánchez-Vargas. 2005. Estomatópodos del género *Squilla* (Hoplocarida: Stomatopoda: Squillidae) recolectados frente a la costa de Sinaloa, en el SE del golfo de California, México, en los cruceros CEEMEX C1-C2-C3. *Ciencias Marinas*, 31: 31-41.
- Hobson, K., D. Schell, D. Renouf, y E. Noseworthy. 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 528-533.

- Hooker, S.K., S.J. Iverson, P. Ostrom, y S.C. Smith. 2001. Diet of northern bottlenose whales inferred from fatty acid and stable isotope analyses of biopsy samples. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 1442-1454.
- Honey-Escandón, M., F. Solís-Marín, y A. Laguarda-Figueras. 2008. Equinodermos (Echinodermata) del Pacífico Mexicano. *Rev. Biol. Trop*, 56(3): 57-73.
- Hückstädt, L., C. Rojas, y T. Antezana. 2007. Stable isotope analysis reveals pelagic foraging by the Southern sea lion in central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 347: 123-133.
- Hyslop E.J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411–429.
- Jiménez-Prado P. y P. Béarez. 2004. Peces marinos del Ecuador continental. Sociedad para la Investigación y Monitoreo de la Biodiversidad Ecuatoriana. 531 p.
- Jordán, F., W. Liu, y A.J. Davis. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112: 535-546.
- Kaehler, S. y E. Pakhomov. 2001. Effects of storage and preservation on the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  signatures of selected marine organisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 219: 299-304.
- Kiljunen, M., J. Grey, T. Sinisalo, C. Harrod, H. Immonen, y R.I. Jones. 2006. A revised model for lipid-normalizing  $\delta^{13}\text{C}$  values from aquatic organisms, with implications for isotope mixing models. *Journal of Applied Ecology*, 43: 1213-1222.

- Kurle, C.M. y G.A. Worthy. 2001. Stable isotope assessment of temporal and geographic differences in feeding ecology of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and their prey. *Oecologia*, 126: 254-265.
- Kurle, C.M. y G.A. Worthy. 2002 Stable nitrogen and carbon isotope ratios in multiple tissues of the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: implications for dietary and migratory reconstructions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 236: 289-300.
- Layman, A., D. Arrington, C. Montaña, y D. Post. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88: 42-48.
- López-Ibarra, G.A. 2008. Estructura trófica de los copépodos Pelágicos en el Océano Pacífico Oriental Tropical. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, BCS, México. 92 p.
- Lopez-Peralta, R. y C. Arcila. 2002. Diet Composition of Fish Species from the Southern Continental Shelf of Colombia. *Naga, WorldFish Center Quarterly*, 25: 23-29.
- Luna-Marte, C. 1980. The food and feeding habit of *Penaeus monodon fabricius* collected from makato river, Aklan, Philippines (Decapoda, Natantia). *Crustaceana*, 38: 225-236.
- Luna-Marte, C. 1982. Seasonal Variation in Food and Feeding of *Penaeus monodon fabricius* (Decapoda , Natantia) . *Crustaceana*, 42: 250-255.
- Malseed, T. 2004. Stable Isotope Analysis of the Food Web Supporting *Sardinops sagax* in the waters off Esperance, Western Australia. Tesis Licenciatura. University of Western Australia, Australia. 89 p.

- Margalef, R. 1974. *Ecologia*. Editorial Omega. Barcelona, 951p.
- McCutchan, J. H., W.M. Lewis, C. Kendall, y C.C. McGrath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2): 378-390.
- Melville, A. J., y R. M. Connolly. 2003. Spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish. *Oecologia*, 136(4): 499-507.
- Nelson, J.S. 1994, *Fishes of the world*. Third edition., John Wiley y Sons, Inc., New York. 600 p.
- Newsome, S., C. Martinez Del Rio, S. Bearhop, y D. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8): 429–436.
- Park, R. y S. Epstein, 1961. Metabolic fractionation of C<sup>13</sup> and C<sup>12</sup> in plants. *Plant Physiology* 36: 133–138.
- Peterson, B. J., y B. Fry. 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1): 293-320.
- Phillips, D. L. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia*, 127(2): 166-170.
- Phillips, D. L., y P.M. Eldridge. 2006. Estimating the timing of diet shifts using stable isotopes. *Oecologia*, 147(2): 195-203.
- Phillips, D. L., y J.W. Gregg. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 136: 261-269.

- Pierce, G. C., P.R. Boyle, J. Watt & M. Grisley. 1993. Recent advances in diet analysis of marine mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 66:241-261.
- Pinkas, L., S.M. Oliphant, K.L. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Calif. Dep. Fish Game, Fish. Bull.* 152: 1-105.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumption. *Ecology*, 83: 703–718.
- Post, D. M., C. A. Layman, D.A. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi, C. G. Montaña. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152(1): 179-89.
- Ramírez-Luna, V., A. Navia, y E. 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.
- Randall, J. E. 1967. Food Habits of Reef Fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanography*, 5: 665-847
- Reguero, M. y A. García-Cubas. 1989. Moluscos de la plataforma continental de nayarit: sistemática y ecología (cuatro campañas oceanográficas). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México*, 16(1): 33-58
- Ricklefs, R. E., y G.L. Miller. 2000. *Ecology*. 4 edition. Freeman New York.
- Robertson, D.R. y G.R Allen. 2002. Shore fishes of the Tropical Eastern Pacific: an information system. CD-ROM. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.

- Román-Reyes. J.C. 2003. Preparación de muestras para la determinación de isótopos estables de carbono y nitrógeno en el espectrometro de masas. Reporte estancia de investigación. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, BCS, México. 31p.
- Román-Reyes. J.C. 2005. Análisis de contenidos estomacales y la razón de isótopos estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), delfín manchado (*Stenella attenuata*) y el delfín tornillo (*Stenella longirostris*) del Océano Pacífico oriental. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. La Paz, BCS. México. 143 p.
- Rudnick, D., y Resh, V. 2005. Stable isotopes, mesocosms and gut content analysis demonstrate trophic differences in two invasive decapod crustacea. *Freshwater Biology*, 50(8), 1323-1336.
- Ruiz-Cooley, R., D. Gendron, S. Aguíñiga, S. Mesnick, y J. Carriquiry, (2004). Trophic relationships between sperm whales and jumbo squid using stable isotopes of C and N. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 277: 275-283.
- Ruppert, E.E. y R.D. Barnes. 1996. Zoología de los invertebrados. McGraw-Hill. Sexta ed. 1114 p
- Salgado-Barragán, J., y M.E. Hendrickx, 1986. Los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico mexicano. *Publicaciones especiales del instituto de ciencias del mar y limnología*. 236 p.
- Sánchez, A., S. Aguíñiga, D. Lluch-Belda, J. Camalich-Carpizo, P. Del Monte-Luna, G. Ponce-Díaz, y F. Arreguín-Sánchez. 2009. Geoquímica sedimentaria en áreas de pesca de arrastre y no arrastre de fondo en la

costa de Sinaloa-Sonora , Golfo de California. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61(1):1-6.

Santos, B. M., G.J. Pierce, P.R. Boyle, R.J. Reid, H.M. Ross, I.A.P. Patterson, C.C. Kinse, S. Tougaard, R. Lick, U. Piatkowski y V. Hernández-García. 1999. Stomach contents of sperm whales *Physeter macrocephalus* stranded in the North Sea 1990-1996. *Mar Ecol Prog ser* 183:281-294.

Schneider, M. 1995 . Mullidae; En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V. Niem (Eds). Guía FAO para Identificación de Especies para Fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Roma. 1299 – 1300 pp.

Siqueiros-Beltrones, D., y U. Argumedo-Hernandez, 2006. Identificación de Diatomeas en Contenidos Intestinales de Camarones para ubicar su sitio de captura, un caso jurídico. *Conversus*, 53: 6-8.

Smith, S. y H. Whitehead. 2001. Reply to R. Clarke and Paliza's comment: 'The food of sperm whales in the Southeast Pacific'. *Mar Mamm Sci* 17: 430–431

Smith, R.I., y J.T. Carlton, 1975. Lights Manual: Intertidal invertebrates of the central California coast. University of California press, Los Angeles, 721 pp.

Steimle, F., y R. Terranova, 1985. Energy equivalents of marine organisms from the continental shelf of the temperate Northwest Atlantic. *J. Northwest Atl. Fish. Sci*, 6: 117-124.

- Sweatman, H. P.A., 1984. A field study of the predatory behavior and feeding rate of a piscivorous coral reef fish, the lizardfish *Synodus englemani*. *Copeia* 1: 187–194.
- Sweeting, C. J., S. Jennings, y N.V. Polunin, 2005. Variance in isotopic signatures as a descriptor of tissue turnover and degree of omnivory. *Functional Ecology*, 19(5): 777-784.
- Szepanski, M. M., M. Ben-David, y V. Van Ballenberghe, 1999. Assessment of anadromous salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotope analysis. *Oecologia*, 120(3): 327-335.
- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G. y Slade, N.A., 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implication for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia*. 57, 32-37.
- Thomson, D. A., L. T. Findley, y A. N. Kerstitch. 2000. Reef fishes of the Sea of Cortez. The rocky-shore fishes of the Gulf of California. The University of Texas, New York. 353p.
- Tollit, D. J., M.J. Steward, P.M. Thompson, G.J. Pierce, M.B. Santos & S. Hughes. 1997. Species size differences in the digestion of otolith and beaks; implications for estimation of pinniped diet composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**:105-119.
- Vander-Zanden, M., B. Shuter, N. Lester, y J. Rasmussen, 1999. Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study. *Am. Nat*, 154(4): 406-416.
- Vander Zanden, M.J., J.D. Olden, y C. Gratton. 2006. Food-web approaches in restoration ecology. P. 165–189 En D. A. Falk, M. A. Palmer, and J. B.

Zedler, (eds). Foundations of restoration ecology. Island Press, Washington, D.C., USA.

Wassenberg, T. y B. Hill, 1993. Diet and feeding behaviour of juvenile and adult banana prawns *Penaeus merguensis* in the Gulf of Carpentaria, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 94: 287-295.

Whitehead, P.J.P. y R. Rodriguez-Sanchez 1995 Pristigasteridae. Arenquillas, sardinetas. p. 1409-1417. In W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter and V. Niem (eds.) Guia FAO para Identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.

Whitledge, G. W. y C. F. Rabeni, 1997. Energy sources and ecological role of crayfishes in an Ozark stream: insights from stable isotopes and gut analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*, 54: 2555-2563.

Wolff, G.A., 1982. A beak key for eight eastern tropical Pacific cephalopod species with relationships between their beak dimensions and size. *Fish. Bull.* 80(2): 1-14.

Wolff, G. A. 1984. Identification and estimation of size from the beaks of eighteen species of cephalopods from the Pacific Ocean. NOAA Tech. Rep. NMFS: 17-50.

# Anexos

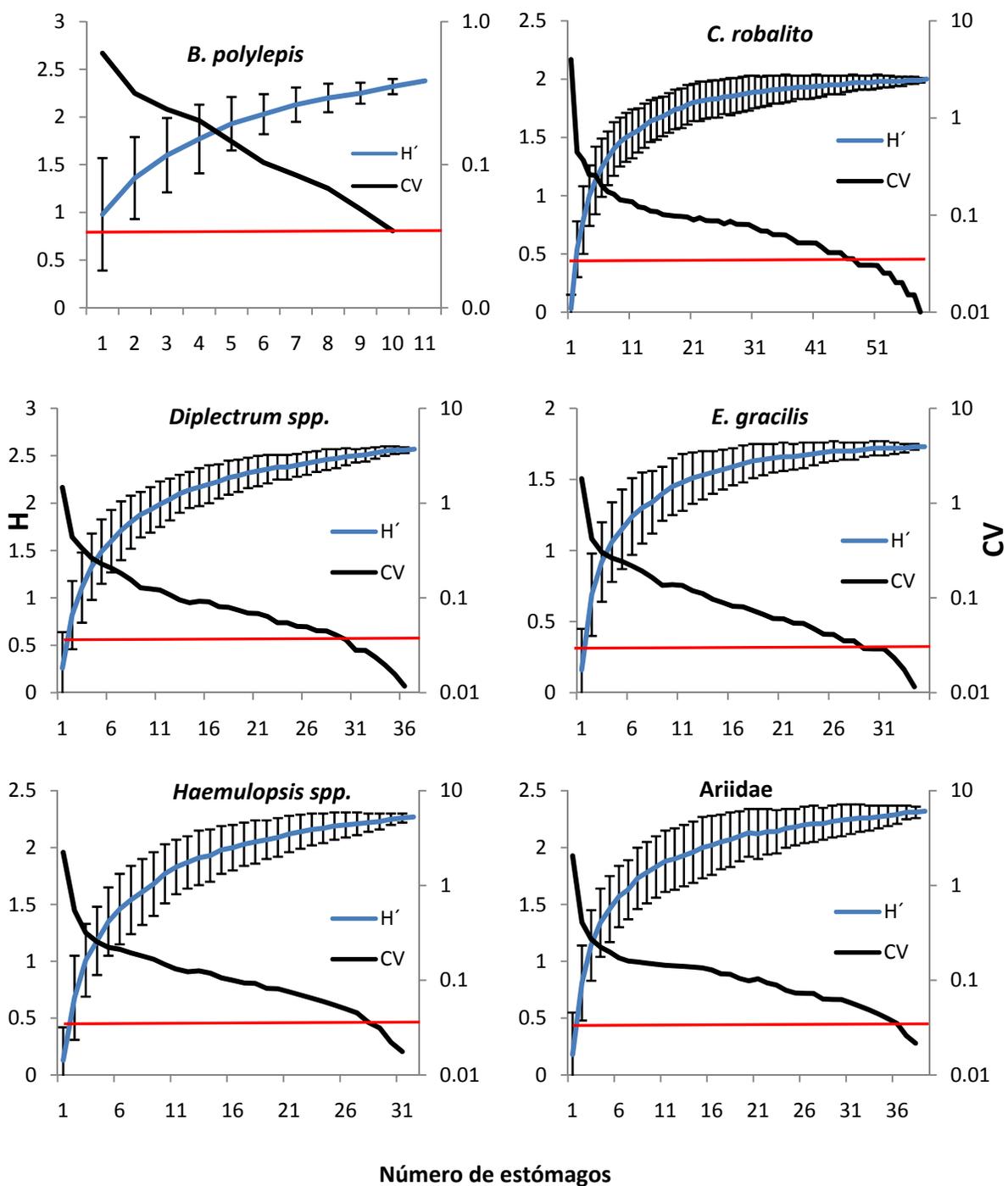
**Anexo 1.** Listado de especies a los cuales se les analizo la dieta, se marca con un \* las especies que fueron seleccionadas para este estudio.

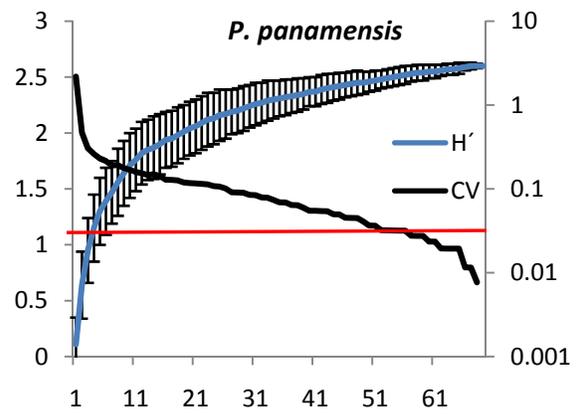
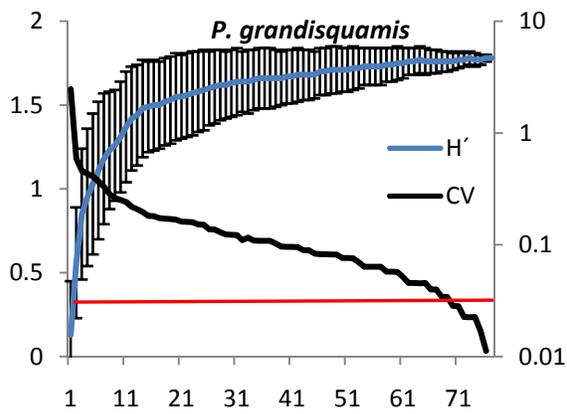
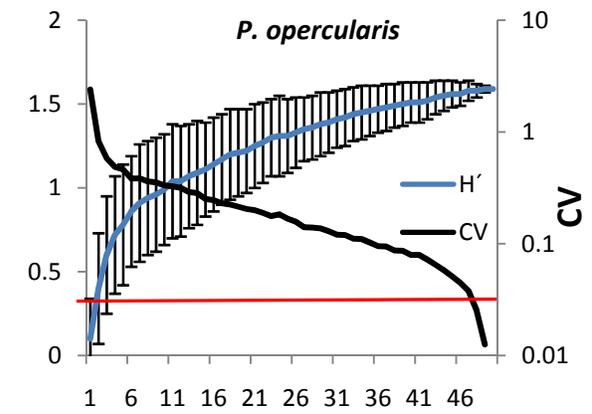
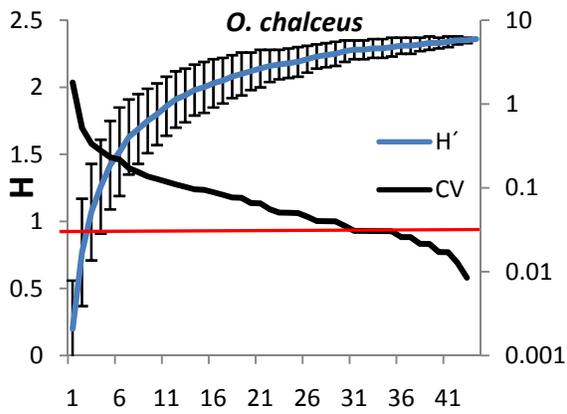
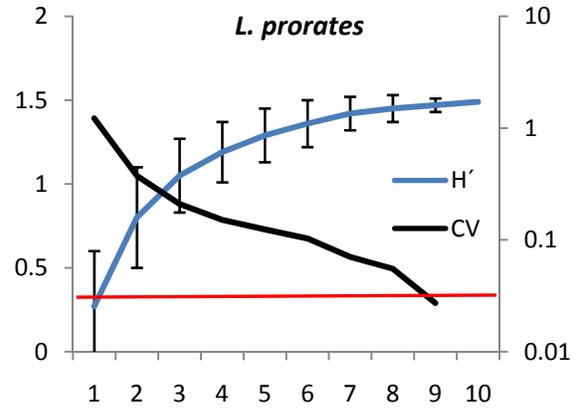
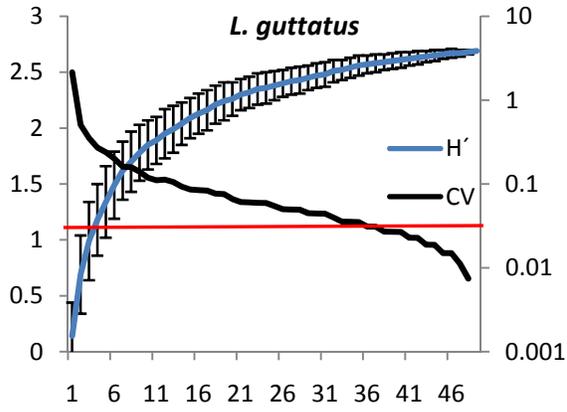
<b>Familia</b>	<b>Nombre científico</b>	<b>Total estómagos</b>	<b>Estómagos con alimento</b>
Achiridae	<i>Achirus mazatlanus</i>	8	2
Albulidae	<i>Albula spp.</i>	14	14
Balistidae	<i>Balistes polylepis*</i>	11	11
Batrachoidae	<i>Porichthys analis</i>	25	2
Bothidae	<i>Bothus leopardinus</i>	9	9
Brotulidae	<i>Lepophidium prorates*</i>	20	10
Carangidae	<i>Chloroscombrus orqueta</i>	107	35
Carangidae	<i>Selene peruviana*</i>	208	114
Carangidae	<i>Caranx caninus</i>	1	1
Centropomidae	<i>Centropomus robalito*</i>	130	59
Clupeidae	<i>Opisthopterus dovi*</i>	9	5
Cynoglossidae	<i>Symphurus elongatus</i>	12	4
Cynoglossidae	<i>Syacium ovale</i>	103	52
Engraulidae	<i>Anchovia macrolepidota</i>	9	2
Gerreidae	<i>Eucinostomus currani</i>	30	17
Gerreidae	<i>Eucinostomus gracilis *</i>	70	35
Gerreidae	<i>Eucinostomus dowii</i>	19	7
Gobidae	<i>Bollmannia chlamydes</i>	14	2
Haemulidae	<i>Pomadasys panamensis*</i>	113	69
Haemulidae	<i>Haemulopsis spp.*</i>	61	32
Haemulidae	<i>Conodon serrifer</i>	16	15
Ariidae	Ariidae*	10	5
Ariidae	Ariidae*	79	30
Ariidae	Ariidae*	10	9
Lutjanidae	<i>Lutjanus guttatus*</i>	83	49
Mullidae	<i>Pseudupeneus grandisquamis*</i>	112	77
Muraenidae	<i>Gymnothorax equatorialis</i>	8	3
Paralichthyidae	<i>Etropus crossotus</i>	1	1
Paralichthyidae	<i>Cyclopsetta panamensis</i>	12	5
Paralichthyidae	<i>Cyclopsetta querna*</i>	115	66
Polynemidae	<i>Polydactylus opercularis*</i>	70	50
Polynemidae	<i>Polydactylus approximans*</i>	23	3
Scianidae	<i>Paralonchurus goodei*</i>	20	10
Scianidae	<i>Stellifer illecebrosus</i>	43	13
Scianidae	<i>Larimus argenteus</i>	35	17

Scianidae	<i>Scianidae</i>	10	2
Scianidae	<i>Larimus effulgens</i>	15	6
Scianidae	<i>Orthopristis chalceus*</i>	69	44
Scombridae	<i>Scomberomorus sierra</i>	33	12
Serranidae	<i>Epinephelus acanthistius</i>	6	0
Serranidae	<i>Rypticus nigripinnis</i>	3	2
Serranidae	<i>Diplectrum spp.*</i>	60	37
Sphyraenidae	<i>Sphyraena ensis</i>	10	0
Stromateidae	<i>Peprilus medius</i>	65	2
Stromateidae	<i>Peprilus snyderi</i>	30	4
Synodontidae	<i>Synodus sechurae</i>	37	19
Synodontidae	<i>Synodus scituliceps *</i>	87	41
Trichiuridae	<i>Trichiurus nitens*</i>	59	29
Triglidae	<i>Prionotus spp</i>	29	5
Urotrygonidae	<i>Urotrygon aspidura</i>	16	5

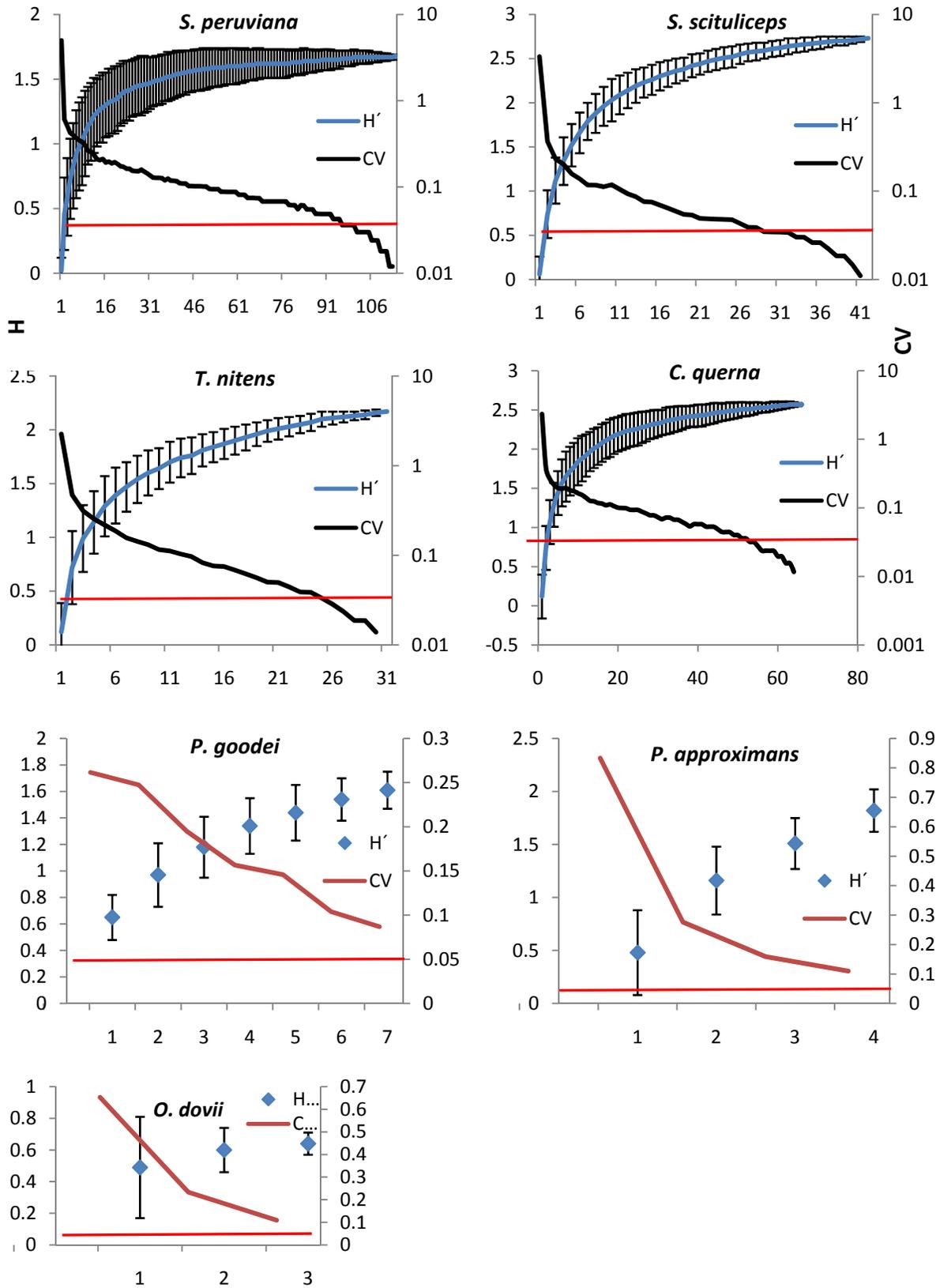
## ANEXO 2

Gráficas de diversidad acumulada de los contenidos estomacales utilizadas para determinar el tamaño de muestra representativa (número de estómagos) tomando como criterio de decisión la asíntota de la curva de diversidad de Shannon ( $H'$ ) y un coeficiente de variación (CV)  $\leq 0.05$  marcado por la línea roja.





Número de estómagos



Número de estómagos

### ANEXO 3

Descripción de las dietas encontrada en los estómagos de peces seleccionados para este estudio, estimados por métodos gravimétricos (G) y frecuencia de ocurrencia (FO). N= número de muestras (estómagos)

Depredador: *Balistes polylepis*

N=11

Especies presa presa	FO	%FO	G	%G
Arcidae	1	9.09	0.36	0.68
Bivalvia	8	72.73	7.3	13.73
Brachyura	3	27.27	0.03	0.06
Gastropoda	2	18.18	0.26	0.49
<i>Crucibulum lignarium</i>	1	9.09	0.1	0.19
Leucosidae	1	9.09	0.14	0.26
Mollusca	1	9.09	3	5.64
Monoplacophora	1	9.09	0.08	0.15
<i>Anomia spp.</i>	2	18.18	2.74	5.15
Pectinidae	3	27.27	6.65	12.51
Porifera	1	9.09	0.01	0.02
Restos de Bivalvia	5	45.45	13.35	25.11
Restos de crustacea	1	9.09	0.07	0.13
Restos de Mollusca	8	72.73	12.55	23.60
Stomatopoda	1	9.09	0.01	0.02
<i>Tellina spp.</i>	1	9.09	0.11	0.21
Tunicados	1	9.09	5	9.40
Veneridae	3	27.27	1.19	2.24
Xanthidae	4	36.36	0.22	0.41

**Depredador: *Centropomus robalito*****N= 59**

<b>Especies presa presa</b>	<b>FO</b>	<b>%FO</b>	<b>G</b>	<b>%G</b>
Camarones (Natantia)	15	25.42	20.24	35.97
Engraulidae	3	5.08	1.19	2.11
<i>Farfantopenaues californiensis</i>	3	5.08	8.1	14.39
MONI	2	3.39	0.2	0.36
<i>Penaeus vannamei</i>	2	3.39	0.84	1.49
<i>Penaeus spp.</i>	2	3.39	0.3	0.53
Penaidae	2	3.39	1.27	2.26
<i>Portunus tuberculatus</i>	2	3.39	0.41	0.73
<i>Processa spp.</i>	2	3.39	0.17	0.30
Restos de Camarones (natantia)	14	23.73	5.58	9.92
Restos de crustacea	6	10.17	0.39	0.69
Restos de peces	2	3.39	0.01	0.02
<i>Solenocera mutator</i>	4	6.78	4.99	8.87
<i>Solenocera spp.</i>	3	5.08	2.19	3.89
Solenoceridae	6	10.17	4.26	7.57
<i>Squilla biformis</i>	6	10.17	5.99	10.65
Squillidae	2	3.39	0.01	0.02
Stomatopoda	2	3.39	0.13	0.23

**Depredador: *Diplectrum spp.*****N= 37**

<b>Especies presa presa</b>	<b>FO</b>	<b>%FO</b>	<b>G</b>	<b>%G</b>
Bivalvia	1	2.70	0.11	0.46
Camarones (natantia)	1	2.70	0.09	0.37
<i>Cloridopsis dubia</i>	1	2.70	1.66	6.91
Crustacea no id	4	10.81	0.62	2.58
Grapsidae	1	2.70	0.32	1.33
Isopoda	1	2.70	0.39	1.62
Loliginidae	1	2.70	3.2	13.33
Majidae	1	2.70	0.06	0.25
MONI	1	2.70	0.08	0.33
Ophichthidae	2	5.41	1.25	5.21
Ocypodidae	1	2.70	0.01	0.04
Osteichthes	2	5.41	1.71	7.12
<i>Portunus asper</i>	3	8.11	0.69	2.87

Processa spp.	8	16.22	4.97	20.70
Restos de crustacea	8	21.62	3.88	16.16
Restos de peces	4	10.81	0.71	2.96
<i>Sicyona spp.</i>	1	2.70	1.01	4.21
<i>Squilla biformis</i>	2	5.41	0.2	0.83
<i>Squilla bigelowi</i>	2	5.41	0.54	2.25
<i>Squilla mantoidea</i>	1	2.70	0.25	1.04
Squillidae	2	5.41	0.41	1.71
Stomatopoda	2	5.41	0.57	2.37
Trichiuridae	1	2.70	0.95	3.96
<i>Vinciguerrria nimberia</i>	1	2.70	0.1	0.42
Xanthidae	2	5.41	0.18	0.75

**Depredador: *Eucinostomus gracilis***

**N=35**

Especies presa	FO	%FO	G	%G
Alga no id	1	2.86	0.01	0.13
Bivalvia	4	11.43	0.06	0.80
Detritus	4	11.43	0.27	3.59
Mollusca	9	25.71	0.49	6.52
MONI	16	45.71	4.92	65.43
Restos de crustacea	6	17.14	0.39	5.19
Restos de Mollusca	2	5.71	1.25	16.62
Restos de peces	3	8.57	0.12	1.60
Scaphoda	1	2.86	0.01	0.13

**Depredador: *Haemulopsis spp.***

**N=32**

Especies presa	FO	%FO	G	%G
Bivalvia	1	3.125	0.01	0.11
Copepoda	1	3.125	0.001	0.01
Euphausiidae	2	6.25	0.011	0.12
Megalopa brachyura	1	3.125	0.01	0.11
Detritus	15	46.875	7.97	85.12
Ogyrididae	3	9.375	0.111	1.19
Ophiura	1	3.125	0.03	0.32
Polychaeta	2	6.25	0.14	1.50

Restos de Bivalvia	1	3.125	0.19	2.03
Restos de Camarones (natantia)	2	6.25	0.02	0.21
Restos de Crustacea	4	12.5	0.24	2.56
Restos de Mollusca	1	3.125	0.03	0.32
Restos de Ophiura	1	3.125	0.44	4.70
Restos de Polychaeta	1	3.125	0.1	1.07
Squillidae	2	6.25	0.03	0.32

**Depredador: Ariidae**

**N= 30**

<b>Especie presa</b>	<b>FO</b>	<b>%FO</b>	<b>G</b>	<b>%G</b>
Detritus	1	3.33	0.37	2.45
Engraulidae	1	3.33	0.86	5.68
Eunicidae	1	3.33	0.01	0.07
Glyceridae	1	3.33	0.01	0.07
Lumbrineridae	1	3.33	0.1	0.66
MONI	10	33.33	2.59	17.12
Ogyrididae	1	3.33	0.01	0.07
<i>Ophiactis simplex</i>	1	3.33	0.01	0.07
Polychaeta	8	26.67	7.83	51.76
Portunidae	1	3.33	1.5	9.91
Restos de Crustacea	4	13.33	0.52	3.44
Restos de Mollusca	7	23.33	1.29	8.53
Restos de peces	1	3.33	0.01	0.07
<i>Squilla biformis</i>	1	3.33	0.01	0.07
Sternaspidae	1	3.33	0.01	0.07

**Depredador: *Lutjanus guttatus***

**N=47**

<b>Especie presa</b>	<b>FO</b>	<b>%FO</b>	<b>G</b>	<b>%G</b>
<b>Bivalvia</b>	2	4.26	0.04	0.06
Camarones (natantia)	1	2.13	0.08	0.12
Engraulidae	5	10.64	13.44	20.00
<i>Engraulis mordax</i>	2	4.26	11.35	16.89
<i>Euphylax robustus</i>	1	2.13	1.17	1.74
<i>Lutjanus guttatus</i>	2	4.26	3.84	5.71
Mollusca	1	2.13	10.32	15.36

Mugilidae	1	2.13	0.48	0.71
Ogyrididae	2	4.26	1.36	2.02
Paralichthyidae	1	2.13	0.06	0.09
Penaeidae	1	2.13	0.25	0.37
Portunidae	3	6.38	1.73	2.57
<i>Processa spp.</i>	3	6.38	2.47	3.68
<i>Pseudosquillaopsis marmorata</i>	1	2.13	0.08	0.12
Restos de crustacea	17	36.17	3.16	4.70
Restos de Mollusca	2	4.26	0.02	0.03
Restos de peces	2	4.26	0.23	0.34
<i>Solenocera florea</i>	2	4.26	0.45	0.67
<i>Solenocera spp.</i>	1	2.13	0.08	0.12
Solenoceridae	1	2.13	0.3	0.45
<i>Squilla acueleata</i>	1	2.13	0.64	0.95
<i>Squilla panamensis</i>	1	2.13	0.65	0.97
Squillidae	2	4.26	0.43	0.64
<i>Squilla spp.</i>	1	2.13	0.44	0.65
Stomatopoda	2	4.26	1.17	1.74
Xanthidae	4	8.51	12.96	19.29

**Depredador:** *Lepophidium prorates*

**N=10**

<b>Especies presa presa</b>	<b>FO</b>	<b>%FO</b>	<b>G</b>	<b>%G</b>
Cynoglossidae	2	20	1.66	21.34
Restos de Camarones (natantia)	2	20	0.48	6.17
Restos de crustacea	2	20	0.06	0.77
<i>Sicyona spp.</i>	2	20	4.68	60.15
<i>Squilla bigelowi</i>	6	60	0.9	11.57

**Depredador: *Orthopristis chalceus*****N=44**

Especies presa presa	FO	%FO	G	%G
Amphipoda	1	2.27	0.01	0.05
<i>Anadara Mazatlanica</i>	2	4.55	0.02	0.10
Asteroidea	1	2.27	0.1	0.51
Bivalvia	6	13.64	0.07	0.36
Brachyura	6	13.64	2.14	10.90
Camarones (natantia)	1	2.27	0.01	0.05
Detritus	9	20.45	9.59	48.87
Euphausiidae	2	4.55	0.02	0.10
Mollusca	1	2.27	0.01	0.05
MONI	16	36.36	6.51	33.17
<i>Ophiactis simplex</i>	1	2.27	0.06	0.31
Ophiura	7	15.91	0.4	2.04
Polychaeta	3	6.82	0.21	1.07
Portunidae	1	2.27	0.01	0.05
Restos de Crustacea	4	9.09	0.31	1.58
Restos de peces	2	4.55	0.095	0.48
Stomatopoda	1	2.27	0.06	0.31

**Depredador: *Polydactylus opercularis*****N=50**

Especie presa	FO	%FO	G	%G
Camarones (natantia)	3	6	2.45	6.12
Engraulidae	7	14	5.52	13.79
Larvas de peces	3	6	0.97	2.42
MONI	4	8	2.05	5.12
Ogyridae	2	4	0.94	2.35
<i>Processa spp.</i>	3	6	2.05	5.12
Restos de Camarones (natantia)	2	4	1.64	4.10
Restos de crustacea	23	46	7.97	19.92
Restos de peces	2	4	0.64	1.60
Solenoceridae	1	2	2.74	6.85
<i>Squilla bigelowi</i>	1	2	1.56	3.90
Squillidae	1	2	0.09	0.22
<i>Squilla spp.</i>	1	2	0.03	0.07
<i>Stellifer sp 1.</i>	1	2	5.19	12.97

Stomatopoda	1	2	1.83	4.57
<i>Symphurus elongatus</i>	1	2	2.95	7.37
<i>Xiphopenaeus riveti</i>	1	2	1.4	3.50

**Depredador:** *Pseudupeneus grandisquamis*

**N= 28**

<b>Especies presa</b>	<b>FO</b>	<b>%FO</b>	<b>G</b>	<b>%G</b>
Bivalvia	1	1.72	0.01	0.03
Brachyura	2	3.45	0.21	0.58
<i>Callinectes bellicosus</i>	1	1.72	0.01	0.03
Coronidae	1	1.72	0.16	0.44
Gastropoda	2	3.45	0.02	0.06
Huevos	1	1.72	2.8	7.78
Lysiosquillidae	1	1.72	0.3	0.83
Megalopa brachyura	1	1.72	0.1	0.28
Mollusca	1	1.72	0.01	0.03
MONI	6	10.34	0.35	0.97
Nannosquillidae	1	1.72	0.11	0.31
Ogyrididae	16	27.59	16.24	45.10
Penaeidae	1	1.72	0.09	0.25
Portunidae	2	3.45	0.03	0.08
<i>Processa spp.</i>	5	8.62	0.2	0.56
Restos de crustacea	23	39.66	11.91	33.07
Restos de peces	3	5.17	0.21	0.58
Restos de stomatopoda	1	1.72	0.74	2.05
<i>Sicyona ingentis</i>	1	1.72	0.07	0.19
<i>Sicyona mixta</i>	1	1.72	0.04	0.11
<i>Sicyona spp.</i>	1	1.72	0.01	0.03
Stomatopoda	3	5.17	2.39	6.64

**Depredador: *Pomadasy panamensis*****N= 66**

<b>Especies presa</b>	<b>FO</b>	<b>%FO</b>	<b>G</b>	<b>%G</b>
Batrachoididae	1	1.52	0.01	0.05
Brachyura	1	1.52	0.09	0.49
Calappidae	1	1.52	0.38	2.06
Camarones (natantia)	2	3.03	0.05	0.27
Congridae	1	1.52	0.02	0.11
Copepoda	1	1.52	0.01	0.05
Crustacea	3	4.55	0.09	0.49
Detritus	2	3.03	0.2	1.09
Engraulidae	1	1.52	2.36	12.82
Euphausiidae	4	6.06	0.09	0.49
Larvas de peces	1	1.52	0.19	1.03
Loliginidae	1	1.52	4	21.73
MONI	12	18.18	1.61	8.75
Ogyrididae	3	4.55	0.15	0.81
Ophiura	1	1.52	0.05	0.27
Penaeidae	1	1.52	0.05	0.27
<i>Processa spp.</i>	2	3.03	0.09	0.49
Restos de Camarones (natantia)	3	4.55	0.57	3.10
Restos de crustacea	19	28.79	2.43	13.20
Restos de Mollusca	1	1.52	0.01	0.05
Restos de peces	3	4.55	0.48	2.61
<i>Squilla biformis</i>	4	6.06	2.59	14.07
<i>Squilla mantoidea</i>	3	4.55	1.41	7.66
Squillidae	1	1.52	0.57	3.10
Stomatopoda	6	9.09	0.91	4.94

**Depredador: *Selene peruviana*****N= 144**

<b>Especies presa</b>	<b>FO</b>	<b>%FO</b>	<b>G</b>	<b>%G</b>	
<i>Anchoa spp.</i>		2	1.75	2.46	2.80
Clupeidae		1	0.88	0.46	0.52
Copepoda		1	0.88	0.01	0.01
Crustacea		3	2.63	0.26	0.30
Engraulidae		59	51.75	78.81	89.55
<i>Engraulis mordax</i>		1	0.88	2.18	2.48
Euphausiidae		2	1.75	0.02	0.02
Megalopa brachyura		1	0.88	0.01	0.01
MONI		7	6.14	1.11	1.26
Ogyrididae		13	11.40	0.24	0.27
Ojos de Crustacea		3	2.63	0.04	0.05
Penaeidae		1	0.88	0.01	0.01
<i>Processa spp.</i>		4	3.51	0.41	0.47
Restos de crustacea		11	9.65	0.77	0.87
Restos de peces		10	8.77	1.03	1.17
Squillidae		1	0.88	0.18	0.20
Zoea		1	0.88	0.01	0.01

**Depredador: *Synodus scituliceps*****N= 42**

<b>Especies presa</b>	<b>FO</b>	<b>%FO</b>	<b>G</b>	<b>%G</b>	
<i>Anchoa spp.</i>		7	16.67	73.49	32.25
Balistidae		1	2.38	1.4	0.61
Camarones (natantia)		1	2.38	0.01	0.00
Cephalopoda		1	2.38	0.11	0.05
Clupeidae		4	9.52	7.6	3.34
Congridae		2	4.76	25	10.97
Cynoglossidae		2	4.76	2.89	1.27
<i>Diplectrum spp</i>		1	2.38	19.2	8.43
Engraulidae		3	7.14	0.5	0.22
<i>Engraulis mordax</i>		8	19.05	9.98	4.38
<i>Harengula thrissina</i>		1	2.38	2.9	1.27
Loliginidae		4	9.52	7.3	3.20
Loligo opalescens		1	2.38	19.1	8.38
MONI		1	2.38	0.11	0.05

Paralichthyidae	1	2.38	7.2	3.16
Pleuronectidae	1	2.38	8.8	3.86
<i>Pseudopenaeus grandisquamis</i>	2	4.76	15.2	6.67
Restos de crustacea	2	4.76	0.21	0.09
Restos de peces	1	2.38	0.88	0.39
<i>Solenocera mutator</i>	3	7.14	12.6	5.53
<i>Sphyaena ensis</i>	1	2.38	13.23	5.81
Squillidae	1	2.38	0.15	0.07

**Depredador:** *Trichiurus nitens*

**N=31**

<b>Especies presa presa</b>	<b>FO</b>	<b>%FO</b>	<b>G</b>	<b>%G</b>
<i>Anchoa spp.</i>	5	16.13	2.57	6.45
<i>Argentina sialis</i>	1	3.23	0.79	1.98
<i>Auxis spp</i>	1	3.23	3.9	9.78
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	1	3.23	0.11	0.28
Clupeidae	2	6.45	12	30.11
Engraulidae	3	9.68	5.01	12.57
<i>Engraulis mordax</i>	1	3.23	0.11	0.28
<i>Ligia spp.</i>	1	3.23	0.01	0.03
Loliginidae	2	6.45	2.41	6.05
MONI	5	16.13	5.95	14.93
Restos de peces	13	41.94	5.3	13.30
Stomatopoda	1	3.23	0.01	0.03
Upogebiidae	1	3.23	0.04	0.10
<i>Vinciguerria nimberia</i>	2	6.45	1.65	4.14

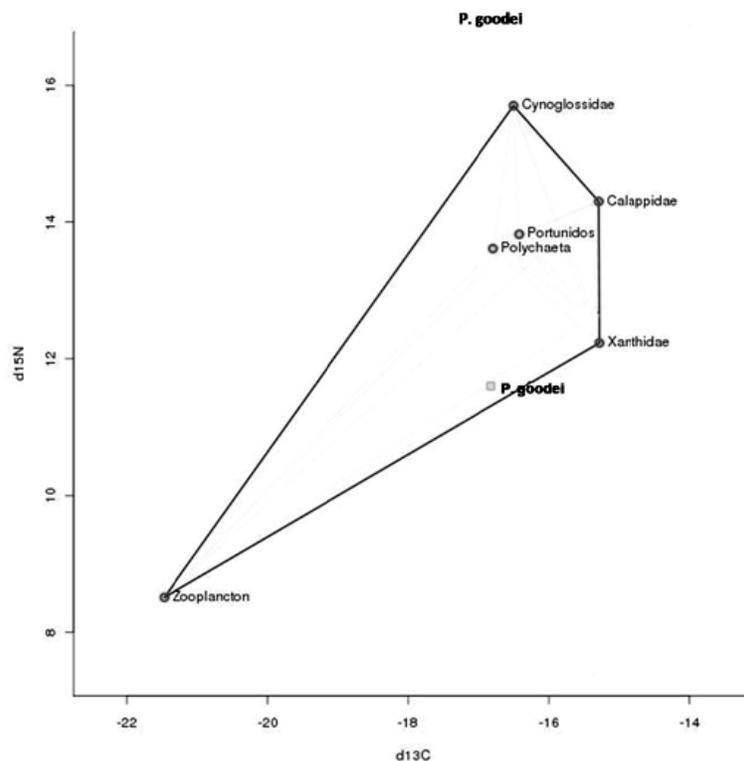
## **Anexo 4**

Resultados obtenidos de los modelos de mezcla donde se observa la proporción de dieta obtenida a través de estos.

Boca Dulce (*Paralanchurus goodei*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 13.5 a los 14.3‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -17.09 a los -16.49‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 13.80‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.82‰  $\delta^{13}\text{C}$ , se asignaron un total de 7 grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 8.51 - 15.70 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.47 a -15.29‰. La presa principal fueron los cangrejos Xanthidae con un valor de importancia promedio de 54.

Especies presa	Dieta promedio
Portunidae	16
Calappidae	2.8
Xanthidae	54.0
Cynoglossidae	1.4
Polychaeta	2.5
Zooplankton	23.2

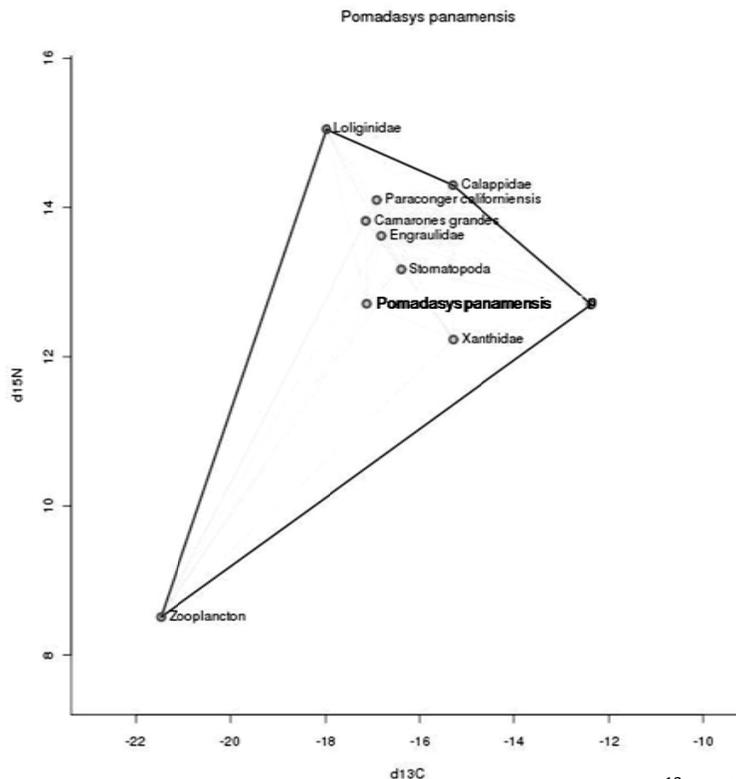


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *P. goodei* y sus presas

Burro blanco (*Pomadasys panamensis*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 13.2 a los 16.5‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -17.24 a los -15.53‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 14.93‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.61‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de ocho grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 8.51 – 14.30 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.47 a -15.29‰. La presa principal fueron los cangrejos de la familia Xanthidae con una contribución promedio a la dieta de 14.9 seguido por el zooplancton con 12.1, los camarones pequeños con un promedio de 11.6 (0 -72.6%) y por los Stomatopoda con un promedio de 11% seguido por la familia Calappidae con un promedio de 8.6%.

Especies presa	Dieta promedio
Camarones pequeños	11.617
Camarones grandes	8.201
Calappidae	8.669
Xanthidae	14.918
Stomatopoda	11.043
Congridae	7.792
Zooplancton	12.117
Engraulidae	9.011
Loliginidae	5.626
Echinodermata	11.006

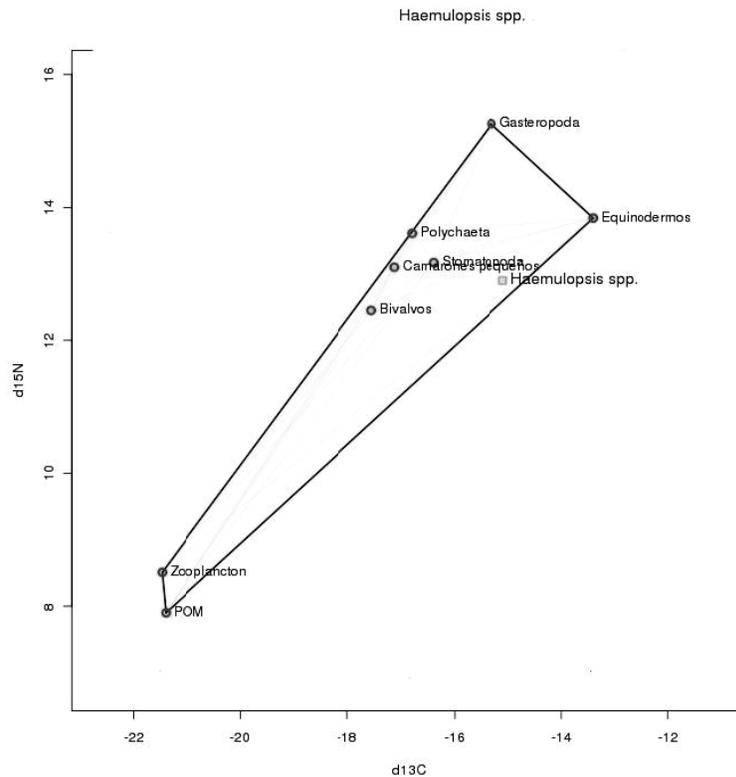


Polígono de mezcla (Convex-Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *P. panamensis* y sus presas

Burro prieto (*Haemulopsis spp.*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 14.5 a los 16‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -16.41 a los -14.25‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 15.1‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -15.09‰  $\delta^{13}\text{C}$ , se asignaron un total de ocho grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 7.90 – 15.26 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.47 a -13.41‰. La presa principal fueron los equinodermos con una contribución promedio a la dieta de 71.08% (66.44 - 74.27%) seguido por la MOP con un promedio de 9.28 (0 - 18.43%).

Especies presa	Dieta promedio
Camarones grandes	2.628
Stomatopoda	3.497
Equinodermos	71.075
Bivalvos	3.183
Gasteropoda	1.894
Polychaeta	2.382
MOP (detritus)	9.278
Zooplancton	6.063



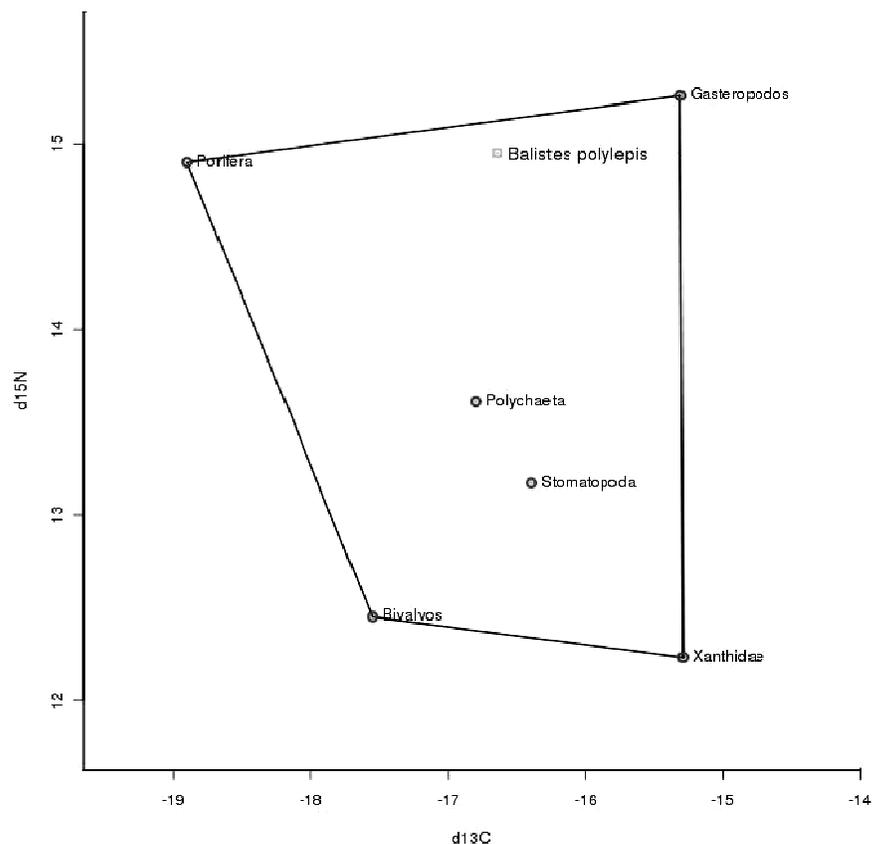
Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *Haemulopsis spp.* y sus presas

Bota común (*Balistes polylepis*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 17.1 a los 17.2‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los 16.64 a los -16.45‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 17.5‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.64‰  $\delta^{13}\text{C}$ , se asignaron un total de seis grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 12.23 – 15.26 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -18.90 a -15.29‰. La presa principal fueron los gasterópodos con una contribución promedio a la dieta de 57.6% seguido por los poríferos con un promedio de 34.1%.

Especies presa	Dieta promedio
Bivalvos	1.7
Gasteropoda	57.6
Polychaeta	3.0
Stomatopoda	2.2
Xanthidae	1.4
Porifera	34.1

Balistes polylepis

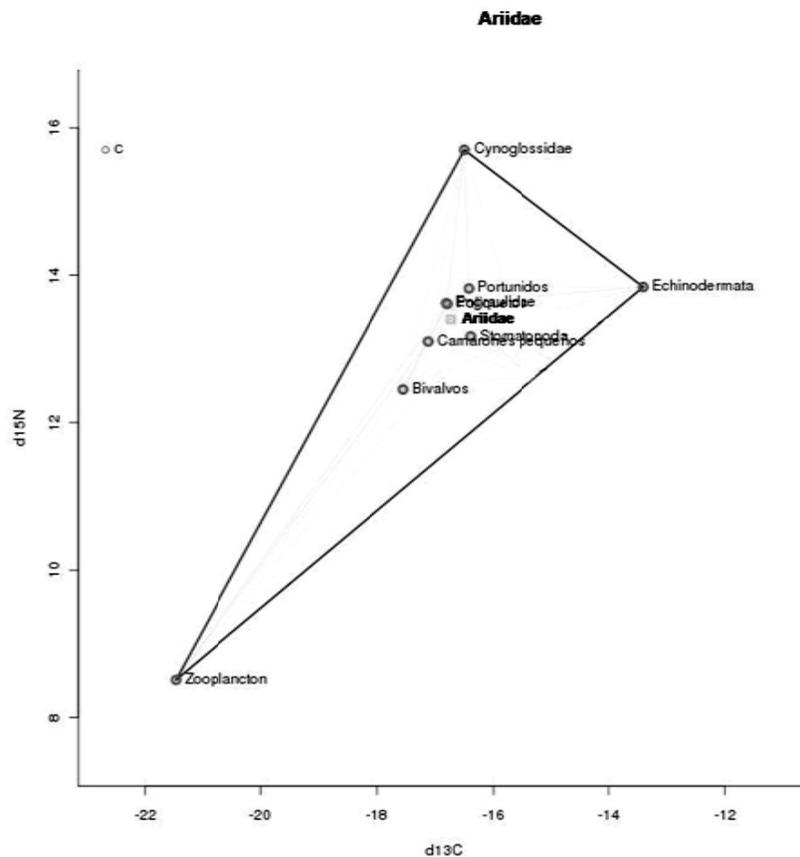


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *B. polylepis* y sus presas

## Chihuil (Ariidae)

Esta especie tuvo valores que van desde los 15 a los 16.1‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -17.6 a los -16.36‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 15.6 ‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.72‰  $\delta^{13}\text{C}$ , se asignaron un total de ocho grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 8.51 – 15.70 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.47 a -15.36‰. La presa principal fueron los cangrejos de la familia Portunidae con una contribución promedio a la dieta de 19% . De ahí en importancia le siguen los peces Engraulidae con 13.6% y los poliquetos con otro 13.2%.

Especies presa	Dieta promedio
Polychaeta	13.12
Camarones pequeños	11.845
Portunidae	19.13
Stomatopoda	10.334
Engraulidae	13.624
Cynoglossidae	12.323
Zooplankton	4.405
Bivalvos	9.977
Echinodermata	4.982

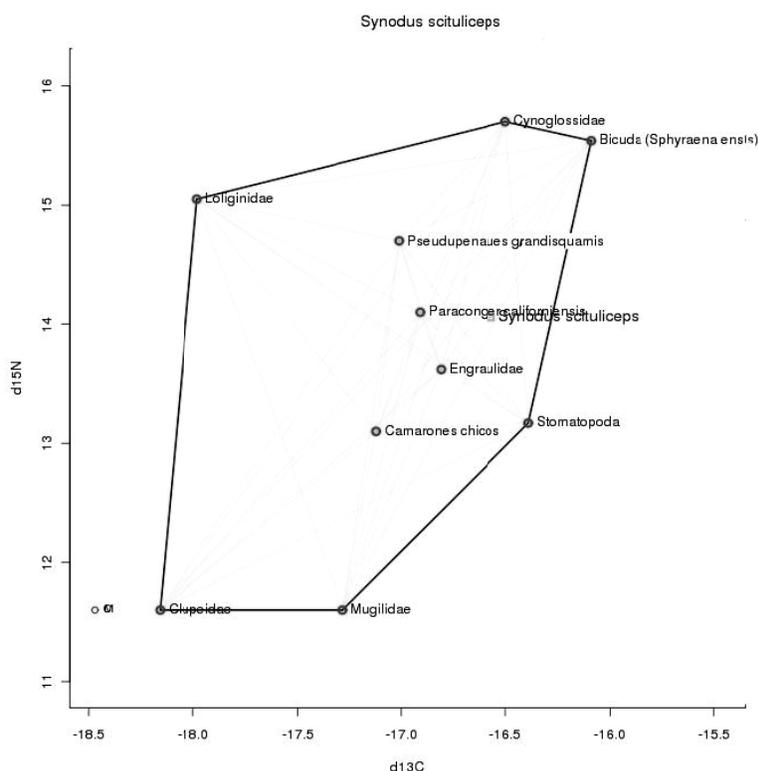


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los *Ariidae* y sus presas

## Chile (*Synodus scituliceps*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 14.9 a los 17.3‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -17.14 a los -15.67‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 16.26‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.57‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de diez grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 11.60 – 15.70 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -18.16 a -16.09‰. La presa principal fueron los estomatópodos con una contribución promedio a la dieta de 33.7% seguido por los peces *Sphyaenaensis* con un promedio de 25.8; por los peces de la familia Cynoglossidae con un promedio de 7.4% por los peces de la familia Engraulidae con un promedio de 6.8 y por último los peces *Paraconger californiensis* con un promedio de 5%.

Especies presa	Dieta promedio
Clupeidae	2.083
Cynoglossidae	7.432
Mugilidae	4.659
<i>Paraconger californiensis</i>	5.063
Engraulidae	6.818
<i>Pseudupenaues grandisquamis</i>	3.996
Loliginidae	1.773
<i>Sphyaena ensis</i>	25.874
Camarones pequeños	4.609
Stomatopoda	33.754
Camarones grandes	3.94

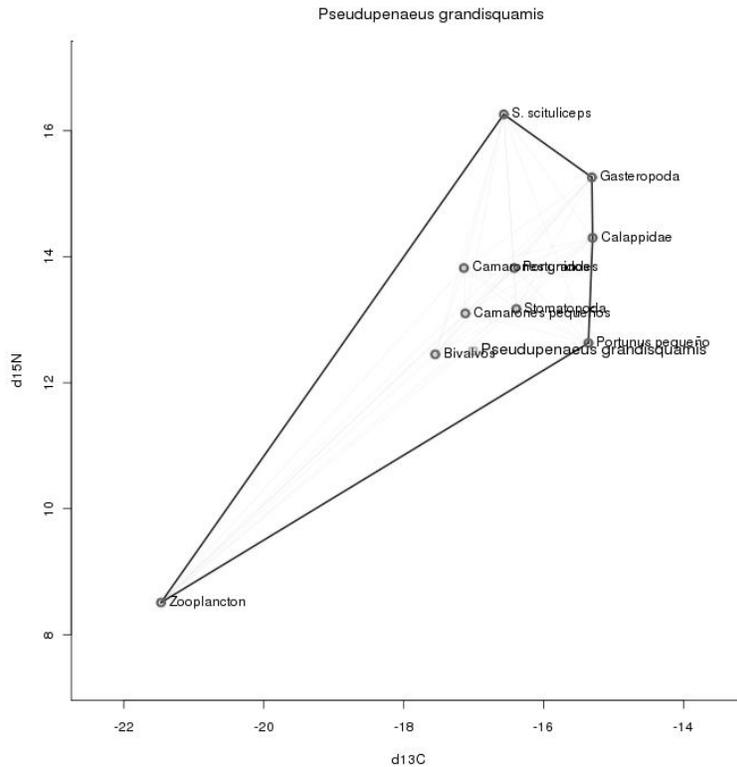


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *S. scituliceps* y sus presas

Chivito (*Pseudopenaeus grandisquamis*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 13.3 a los 16.1‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -17.72 a los -16.6‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 14.7‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -17.01‰  $\delta^{13}\text{C}$ , se asignaron un total de ocho grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 8.51 – 14.30 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.47 a -15.30‰. La presa principal fueron los Portunidae con una contribución promedio a la dieta de 36.3% seguido por el zooplancton con un promedio de 16.7%; por los Stomatopoda con un promedio de 9.9; por los moluscos bivalvos con un promedio de 9.3%.

Especies presa	Dieta promedio
Bivalvos	9.397
Calappidae	7.54
Portunidae	36.282
Camarones pequeños	7.411
Camarones grandes	5.193
Stomatopoda	9.954
Zooplancton	16.755
Gasteropoda	4.69
<i>S. scituliceps</i>	2.779

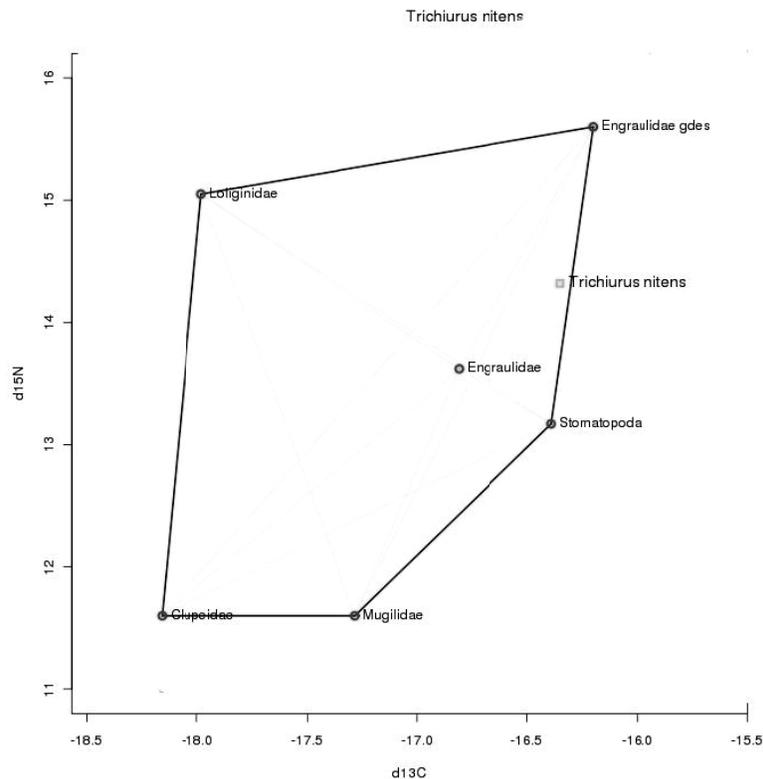


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *P. grandisquamis* sus presas

Cinto (*Trichiurus nitens*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 16.7 a los 17.3‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -16.93 a los -16.4‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 17.03‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.67‰  $\delta^{13}\text{C}$ , se asignaron un total de seis grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 11.60 – 15.60 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -18.16 a -16.20‰. La presa principal fueron los peces de la familia Engraulidae de tallas grandes con una contribución promedio a la dieta de 47.3% y los estomatópodos con un promedio de 46.7%.

Especies presa	Dieta promedio
Engraulidae	2.208
Clupeidae	0.608
Mugilidae	1.299
Loliginidae	0.575
Stomatopoda	46.701
Engraulidaegdes	47.373
Camarones grandes	1.236

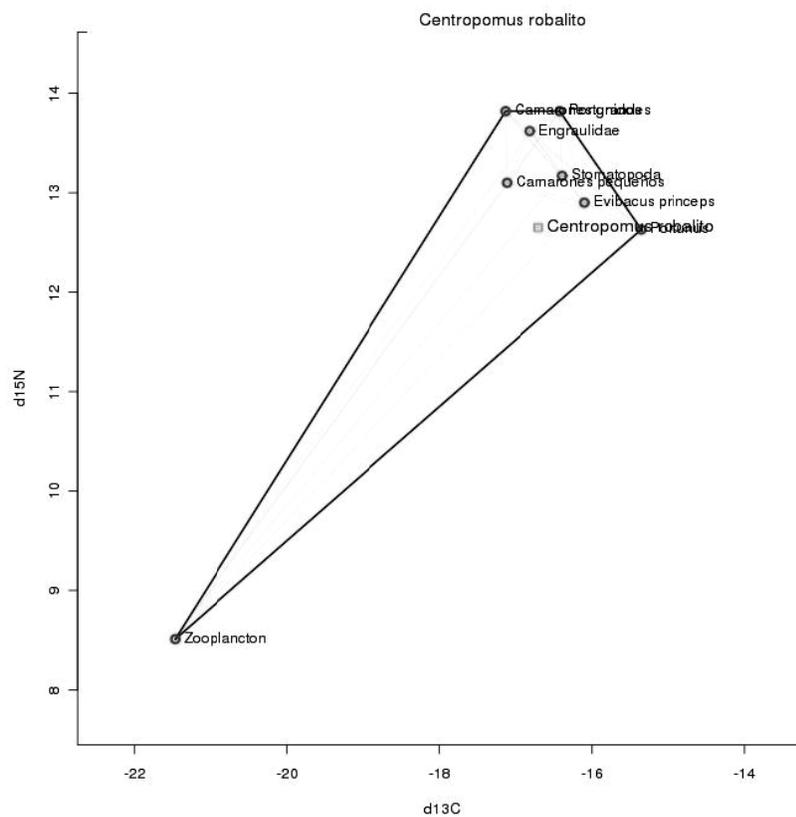


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *T. nitens* sus presas

Constantino (*Centropomus robalito*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 14.6 a los 15.1‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -16.87 a los -16.56‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 14.85‰  $\delta^{15}\text{N}$  y 16.71‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de ocho grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 8.51 – 13.82 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.47 a -15.36. Las presas principales fueron los Portunidae 47.% seguido de los estomatópodos 18.6, así como de camarones pequeños 13.7%.

Especies presa	Dieta promedio
Camarones grandes	9.764
Camarones pequeños	13.782
Stomatopoda	18.661
Zooplankton	9.863
Portunidae	47.929

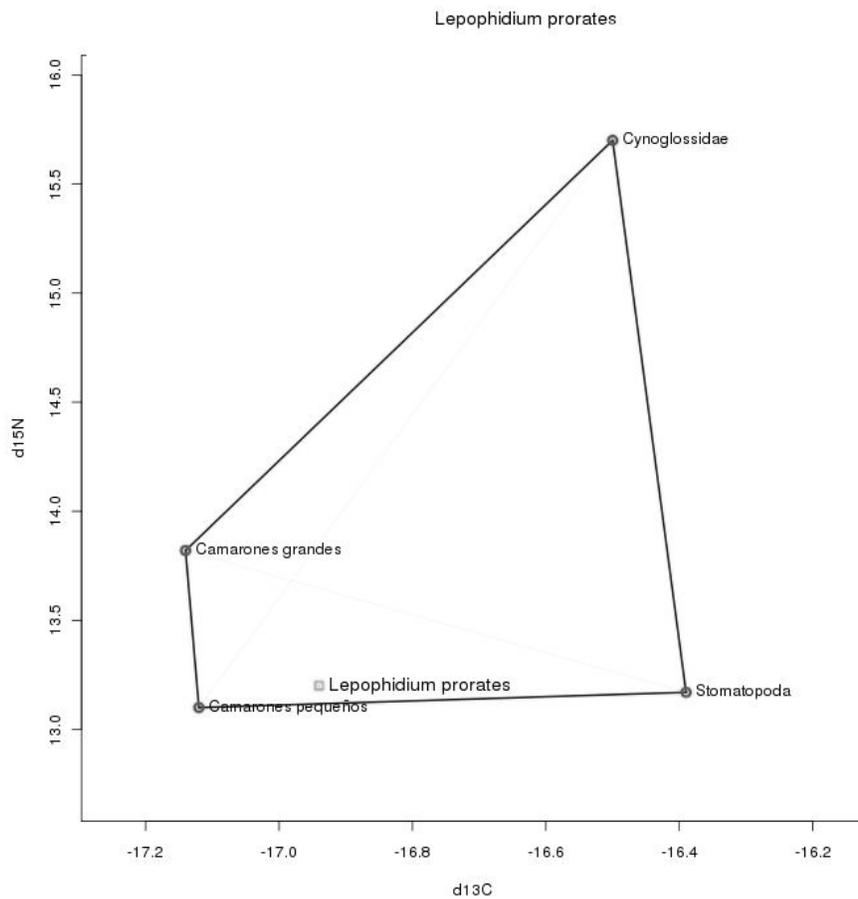


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *C. robalito* y sus presas

Lengua chica (*Lepophidium prorates*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 15.1 a los 16‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -17.9 a los -16.67‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 15.4‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.94‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de cuatro grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 13.10 – 15.70 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -17.14 a -16.39‰. La presa principal fueron los camarones de tallas pequeñas con una contribución promedio a la dieta de 69.2% seguido por los estomatópodos con un promedio de 23.4%.

Especies presa	Dieta promedio
Stomatopoda	23.4
Camarones grandes	5.7
Camarones pequeños	69.2
Cynoglossidae	1.6

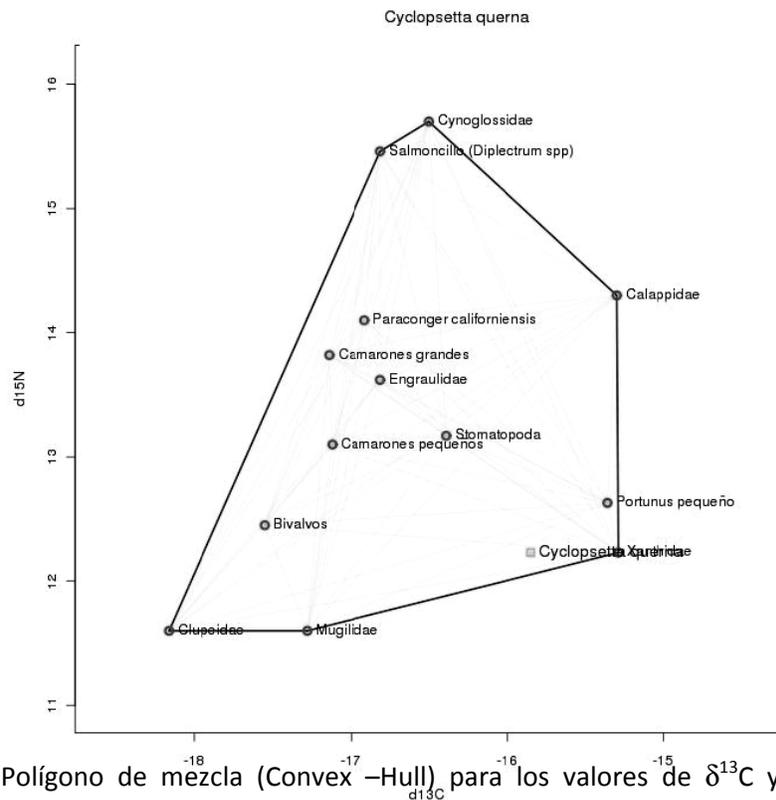


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *L. prorates* y sus presas

### Lenguado común (*Cyclopsseta querna*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 13.9 a los 15.4‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -17.48 a los -14.39‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 14.43‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -15.85‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de 13 grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 11.60 – 15.70 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -18.16 a -15.29‰. La presa principal fueron los cangrejos de la familia Xanthidae con una contribución promedio a la dieta de 80.4%.

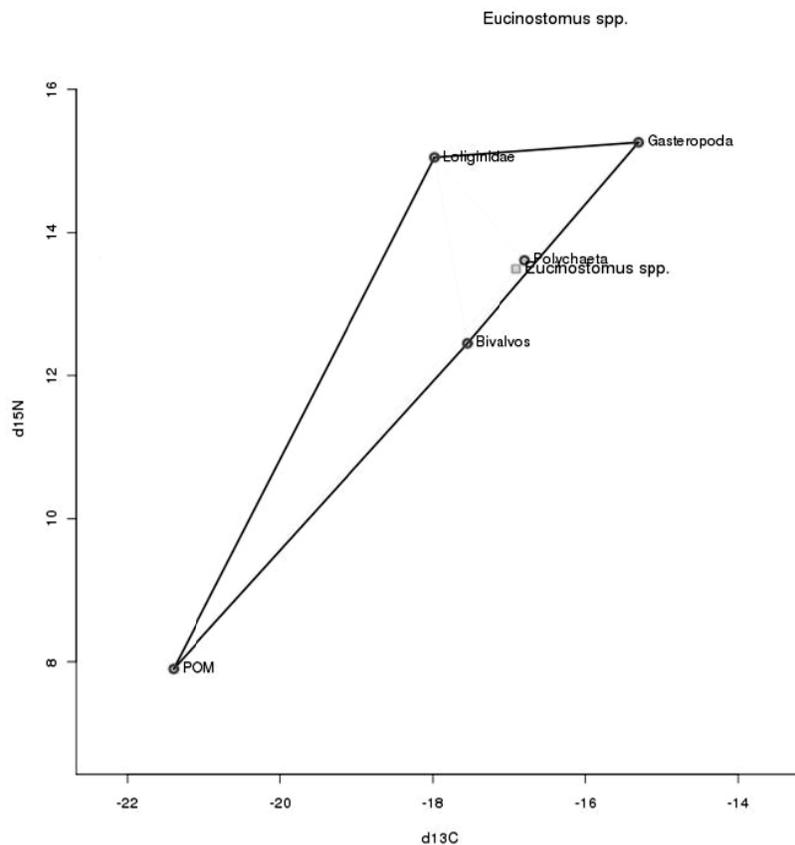
Especies presa	Dieta promedio
Stomatopoda	2.561
Camarones grandes	1.525
Cynoglossidae	1.027
<i>Diplectrum spp.</i>	1.011
Bivalvos	2.428
Engraulidae	1.8
Clupeidae	3.09
Xanthidae	80.45
Loliginidae	0.939
MOP (detritus)	4.404
<i>T.nitens</i>	0.765



Mojarra (*Eucinostomus spp.*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 14.2 a los 17.3‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -18.06 a los -16.22‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 15.69‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.9‰  $\delta^{13}\text{C}$ , se asignaron un total de cinco grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 7.9 – 15.26 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.40 a -15.31‰. La presa principal fueron los moluscos gasterópodos con un valor de 27.2 seguido de los poliquetos con 26.3 y los bivalvos con 15.7.

Especies presa	Dieta promedio
Bivalvos	15.717
Gasteropoda	27.289
Polychaeta	26.326
Loliginidae	4.164
MOP (detritus)	6.014
Camarones pequeños	20.49

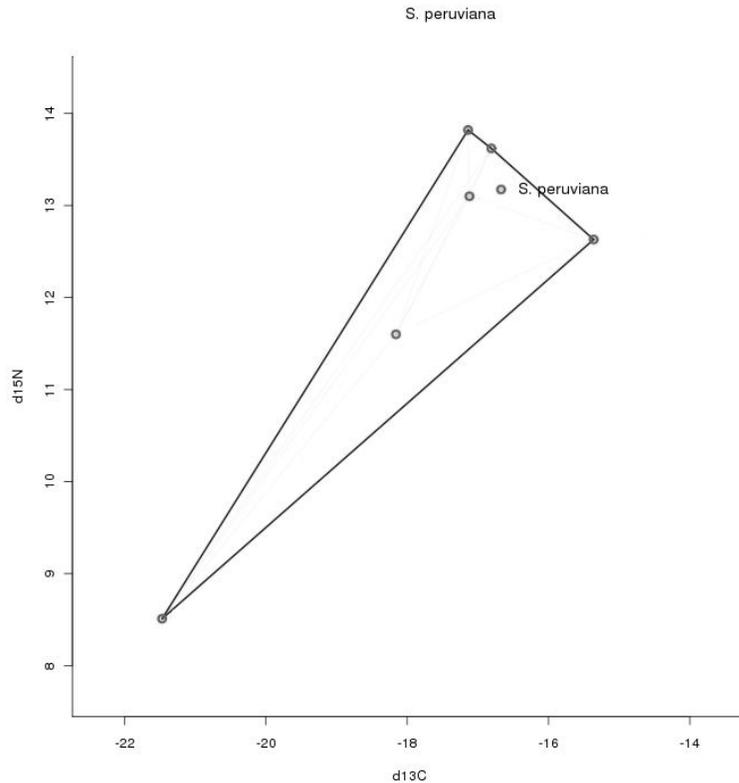


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *Eucinostomus spp.* y sus presas

Papelillo (*Selene peruviana*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 13.5 a los 17.2‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -17.71 a los -15.47‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 15.47‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.53‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de 11 grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 8.51 – 15.70 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.47 a -15.36‰. La presa principal fueron los cangrejos Portunidos con una contribución promedio a la dieta de 32.1% seguido de los Engraulidae con 28.9 y los camarones de talla grande con 23.3%.

Especies presa	Dieta promedio
Engraulidae	28.96
Clupeidae	3.08
Camarones grandes	23.37
Camarones pequeños	11.29
Zooplankton	1.12
Portunidae	32.18

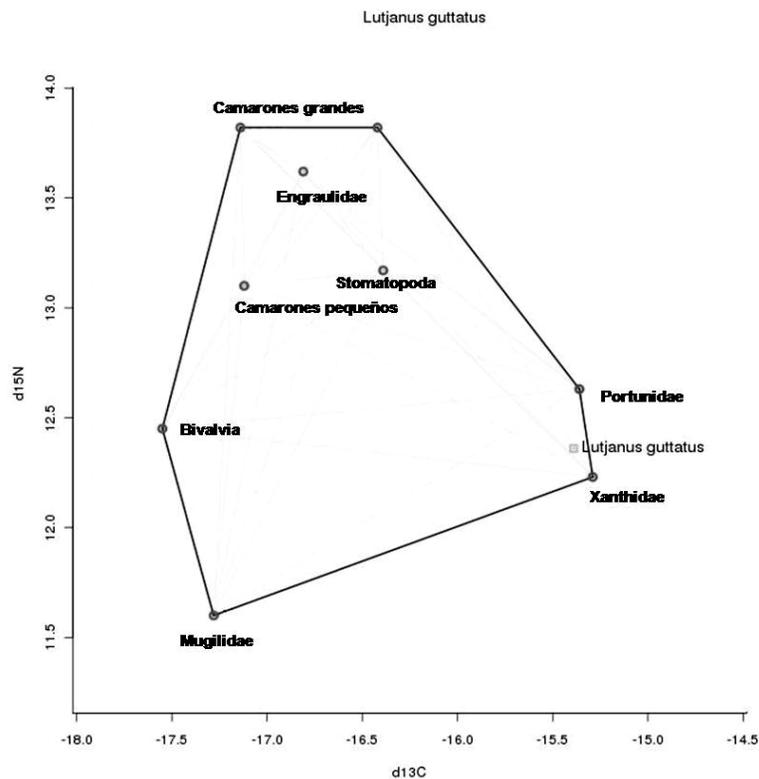


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *S. peruviana* y sus presas

Pargo lunarejo (*Lutjanus guttatus*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 13.3 a los 16.4‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -16.31 a los -14.44‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 14.56‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -15.38‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de nueve grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 12.23 – 14.04 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -17.14 a -15.29‰. La presa principal fueron los cangrejos de la familia Xanthidae con una contribución promedio a la dieta de 76.3%.

Especies presa	Dieta promedio
Camarones grandes	0.707
Camarones pequeños	0.652
Stomatopoda	1.171
Portunidae	19.19
Xanthidae	76.383
Engraulidae	0.869
Mugilidae	0.531
Bivalvos	0.491

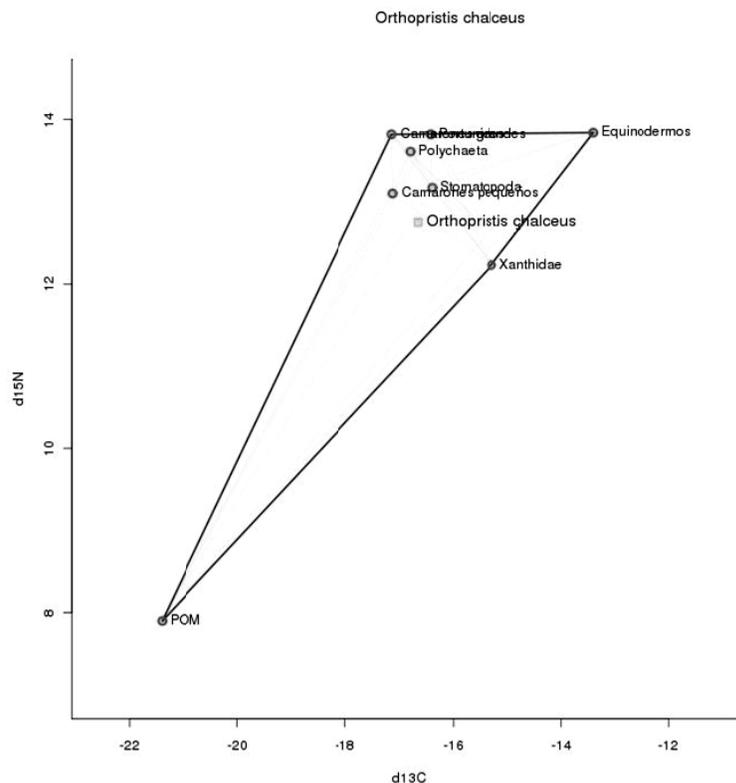


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *L. guttatus* y sus presas

Rasposa (*Orthopristis chalceus*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 14.1 a los 15.4‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -18.11 a los -15.99‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 14.95‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.65‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de ocho grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 7.90 – 13.84 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.40 a -13.41‰. Las presas principales fueron los estomatópodos 18.7 y los bivalvos 18.3 seguido de los poliquetos 15.8.

Especies presa	Dieta promedio
Camarones grandes	14.06
Xanthidae	14.192
Stomatopoda	18.721
MOP (detritus)	7.432
Echinodermata	11.351
Bivalvos	18.364
Polychaeta	15.881

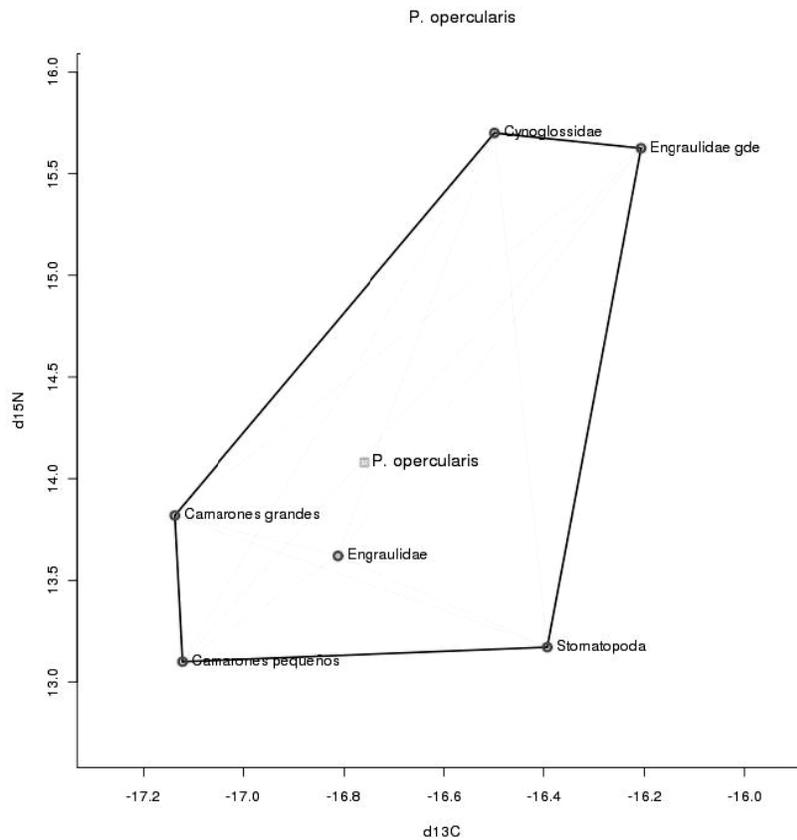


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *O. chalceus* y sus presas

Ratón amarillo (*Polydactylus opercularis*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 13.9 a los 17.4‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -17.04 a los -16.52‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 16.28‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.76‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de cinco grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 13.10 – 15.63 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -17.14 a -16.21‰. La presa principal fueron los engraulidos con 36.4% de la importancia seguidos de los camarones de tallas pequeñas 20.4 y de tallas grandes 18%.

Especies presa	Dieta promedio
Camarones grandes	18.179
Camarones pequeños	20.499
Stomatopoda	10.755
Engraulidae	36.431
Cynoglossidae	14.135

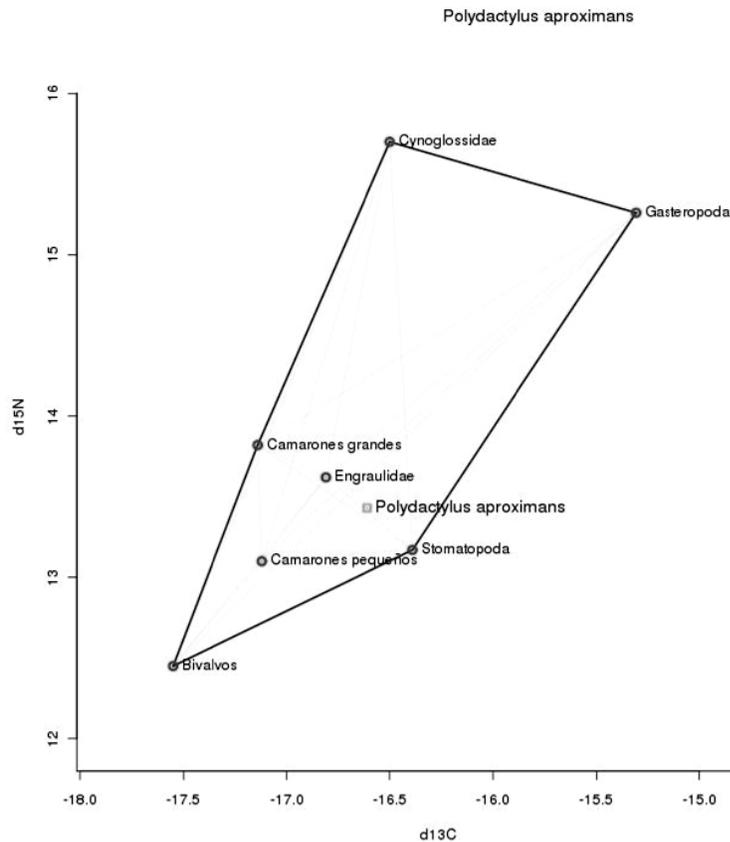


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *P. opercularis* y sus presas

Ratón blanco (*Polydactylus aproximans*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 14.9 a los 16.4‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -16.76 a los -16.37‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 15.63‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.61‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de siete grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 12.45 – 15.70 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -17.55 a -15.31‰. La presa principal fueron los estomatópodos con una contribución promedio a la dieta de 49.60% seguido por los camarones de tallas pequeñas con un promedio de 11.31, por los peces de la familia Engraulidae con un promedio de 10.92% y por último los moluscos bivalvos con un promedio de 10.30% .

Especies presa	Dieta promedio
Camarones grandes	6.7
Camarones pequeños	11.3
Stomatopoda	49.6
Engraulidae	10.9
Cynoglossidae	3.6
Gasteropoda	7.6
Bivalvos	10.3

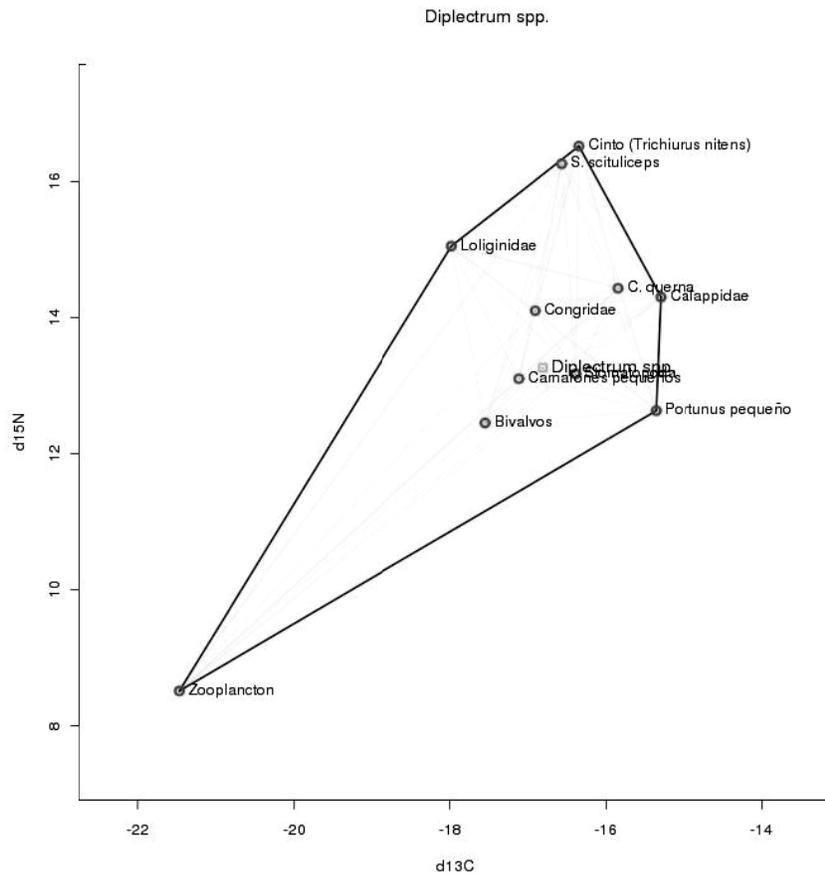


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *P. aproximans* y sus presas

Salmoncillo (*Diplectrum spp.*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 14.5 a los 17‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -17.49 a los -16.17‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 15.46‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -16.81‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de diez grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 8.51 – 16.52 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.47 a -15.29‰. La presa principal fueron los Portunidae con 16.34% seguido de los Stomatopoda con 13.1 % y los bivalvos con 12.1%.

Especies presa	Dieta promedio
<i>T. nitens</i>	4.208
Camarones pequeños	10.756
Stomatopoda	13.172
Portunidae	16.343
Bivalvos	12.173
Zooplancton	8.131
Calappidae	10.4
Loliginidae	4.462
<i>C. querna</i>	8.651
Congridae	7.438
<i>S. scituliceps</i>	4.265

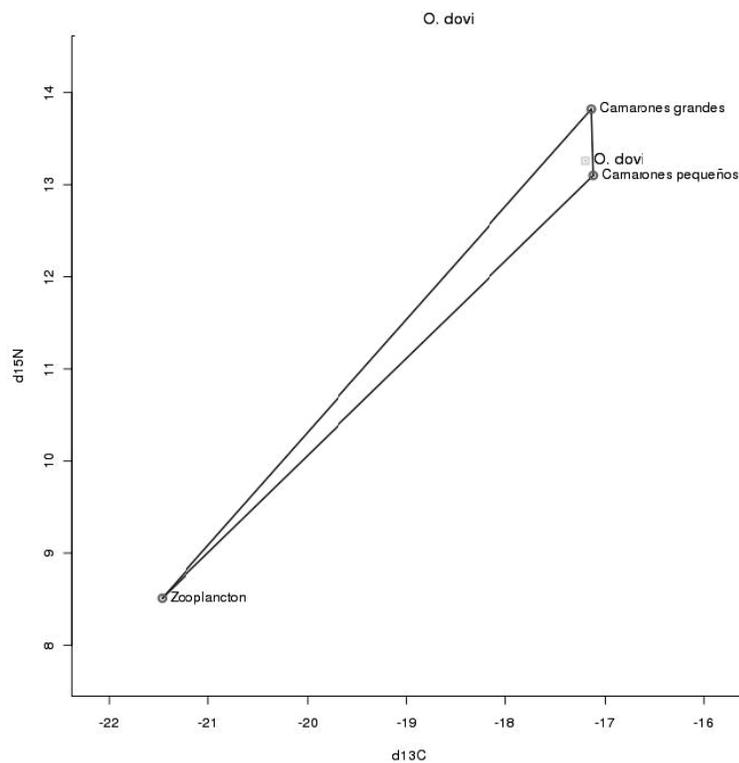


Polígono de mezcla (Convex –Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *Diplectrum spp.*s y sus presas

### Sardina machete (*Ophiopterus dovi*)

Esta especie tuvo valores que van desde los 14.9 a los 16.2‰ en el caso del  $\delta^{15}\text{N}$  y de los -18.41 a los -16.12‰ para el  $\delta^{13}\text{C}$  (n=3) con un valor promedio de 15.46‰  $\delta^{15}\text{N}$  y -17.11‰  $\delta^{13}\text{C}$ . Se asignaron un total de cuatro grupos presa para este organismo cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  van de 8.51 – 14.80 ‰ mientras que los de  $\delta^{13}\text{C}$  van de -21.47 a -17.10‰. La presa principal fueron los camarones de tallas pequeñas con una contribución promedio a la dieta de 65.33% seguido por los camarones de tallas grandes con un promedio de 32.98.

Especies presa	Dieta promedio
Zooplankton	1.687
Camarones grandes	32.98
Camarones pequeños	65.333



Polígono de mezcla (Convex-Hull) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *O. dovi* y sus presas



Matriz depredador-presa usada para la construcción de la red trófica utilizando los valores obtenidos por el análisis de isótopos estables (promedio de de consumo). Los nodos son los siguientes, 1. Sphyraena ensis, 2. Bivalvos, 3. Calappidae, 4. Camarones grandes, 5. Camarones pequeños, 6. Clupeidae, 7. Cynoglossidae, 8. Engraulidae, 9. Echinodermata, 10. Gasteropoda, 11. Loliginidae, 12. Mugilidae, 13. Congridae, 14. Polychaeta, 15. Detritus, 16. Porifera, 17. Portunidos, 18. Stomatopoda, 19. Xanthidae, 20. Zooplancton, 21. P. goodie, 22. B. polylepis, 23. P. panamensis, 24. Haemulopsis spp., 25. Ariidae, 26. S. scituliceps, 27. P. grandisquamis, 28. T. nitens, 29. C. robalito, 30. L. prorates, 31. C. querna, 32. E. gracilis, 33. S. peruviana, 34. L. guttatus, 35. P. opercularis, 36. P. approximans, 37. O. chalceus, 38. Diplectrum spp., 39. O. dovi

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	
1																										26														
2																						2	0	3	10		9				3	16		1		10	18	12		
3																					3		9			8													10	
4																							8		4	5	1	10	6	2		23	1	19	7	14	0	33		
5																							12	3	12	5	7	14	69	21	11	1	21	11			11	65		
6																									2		1			3										
7																					1			12	7			2	1					14	4					
8																					3		9		14	7		50		2		29	1	36	11					
9																							11	71	5													11		
10																							58		2		5					28				8				
11																							6			2		1		1	4							5		
12																							8			5		1					1							
13																							8			5													7	
14																							3		2	13					26							16		
15																								0	9				4	6								7		
16																																								
17																						16				19	36	48			32	0							16	
18																							2	11	4	10	34	10	47	19	23	3		1	11	50	19	13		
19																						54	1	15					81			76					14	8		
20																						23		12	6	4		17	10			1							2	
21			3				1	3								16																								
22		2								58				3		34								2	1															
23		0	9	8	12			9	11		6	8	8		0									11	15	12														
24		3			3				71	2				2	9									4		6														
25		10			12		12	14	5						13								19	10	4															
26	26			4	5	2	7	7			2	5	5											34																4
27		9	8	5	7					5														36	10	17			3											
28				1		1		50			1	1												47						1										4
29				10	14																			48	19	10														
30				6	69		2																		23															
31		3		2		3	1	2			1				4										3	81			1											9
32		16			21					28	4			26	6																									
33				23	11	3		29																															1	
34		1		1	1			1				1												0	1	76														
35				19	21		14	36																																
36		10		7	11		4	11		8																														
37		18		14					11					16	7																									
38		12	10	0	11					4		7																4		4								9		
39				33	65																																			2