

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL  
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



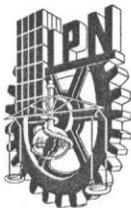
# ALIMENTACIÓN Y MORFOLOGÍA DEL SISTEMA ALIMENTARIO DE LA DAMISELA GIGANTE *Microspatodon dorsalis* (Gill, 1862) EN SUR DEL GOLFO DE CALIFORNIA

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

PRESENTA

LAURA ARELI MORA VALDÉS

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2017



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 01 del mes de Diciembre del 2017 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:

ALIMENTACIÓN Y MORFOLOGÍA DEL SISTEMA ALIMENTARIO DE LA DAMISELA GIGANTE
Microspatodon dorsalis (Gill, 1862) EN EL SUR DEL GOLFO DE CALIFORNIA

Presentada por el alumno:

MORA VALDÉS LAURA ARELI
Apellido paterno materno nombre(s)
Con registro: A 1 6 0 9 9 2

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

Directores de Tesis

Signature of Dr. Xchel Gabriel Moreno Sánchez
DR. XCHEL GABRIEL MORENO SÁNCHEZ
Director de Tesis

Signature of Dr. Leonardo Andrés Abitia Cárdenas
DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS
2º. Director de Tesis

Signature of Dr. Alberto Sánchez González
DR. ALBERTO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

Signature of Dr. Rodrigo Moncayo Estrada
DR. RODRIGO MONCAYO ESTRADA

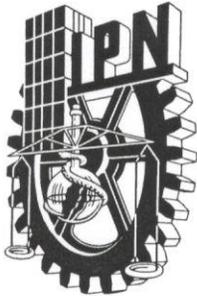
Signature of Dr. José Luis Ortiz Galindo
DR. JOSÉ LUIS ORTIZ GALINDO

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

Signature of Dr. Sergio Hernández Trujillo
DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL  
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 07 del mes de Diciembre del año 2017

El (la) que suscribe BM. LAURA ARELI MORA VALDÉS Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A160992 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. XCHEL GABRIEL MORENO SÁNCHEZ Y DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ALIMENTACIÓN Y MORFOLOGÍA DEL SISTEMA ALIMENTARIO DE LA DAMISELA GIGANTE

*Microspatodon dorsalis* (GILL, 1862) EN EL SUR DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

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: areli\_p4@hotmail.com - xchel.moreno@gmail.com - laabitia@ipn.mx

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

  
BM. LAURA ARELI MORA VALDÉS

*Nombre y firma del alumno*

## Agradecimientos

A la formación y respaldo académico brindado por del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, CICIMAR-IPN. Al apoyo económico proporcionado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI) del IPN mediante la Beca de Estímulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI), al proyecto “Biología trófica y reproductiva de la cabrilla sardinera (*Mycteroperca rosacea*, Streets 1877) en la zona costera de Santa Rosalía, B.C.S., México” con clave: 20170561.

Por brindarme su tiempo, enseñanzas y valiosas observaciones a los miembros de mi comité: Dr. Xchel Gabriel Moreno Sánchez, Dr. Leonardo Andrés Abitia Cárdenas, Dr. José Luis Ortiz Galindo, Dr. Rodrigo Moncayo Estrada y Dr. Alberto Sánchez González.

Agradezco en especial mis directores por su invaluable apoyo, sobre todo en los momentos difíciles durante la realización de este trabajo:

Dr. Xchel G. Moreno Sánchez, gracias por tu espléndida dirección, por tu paciencia y amistad. Fue un placer trabajar con una persona honesta y comprometida como tu.

Dr. Andrés Abitia Cárdenas, gracias también por tu guía y sobre todo por tu confianza, espero haber cumplido las expectativas que depositaste en mi, igualmente fue un placer trabajar contigo.

También al Dr. Abel Sentíes Granados de la Universidad Autónoma Metropolitana, plantel Iztapalapa, por su asesoría en la identificación de macroalgas y sobre todo por su trato paciente y amable.

A mi pescador estrella Abraham Araujo, gracias por darme tu cariño y apoyo incondicional, ¡siempre estás en mi corazón!.

A “BotMar team”, mis cangrejos: Karlita, Betza, Carmen, Tania, Ney, Luisillo, Alex, Chemitita y al buen Jorge, por ser mi familia durante estos años. Gracias por acompañarme y ayudarme en los muestreos y por esas tardes en la playa comiendo ceviche. Recuerden que ¡NADA NOS DETIENE!

A mi familia, mis madres Olga e Isabel, mis padres Víctor y Miguel, a mis hermanos Ayvllis y Víctor, a mi tía Mariana. Ustedes me dan fuerza para seguir mis sueños, ¡los amo!.

A mis amigas y cómplices Valeria Rochín y Karely Grijalva, conocerlas y compartir con ustedes estos dos años académicos es una de las mejores experiencias que me llevo. Espero que nuestra amistad dure muchos años más.

A mi *chinche bella* Ilse Sánchez, por tu amistad, tus consejos y tu compañía, ¡siempre!

A mis roomies Pablito y Pedrito por compartir estos añitos, buena suerte en lo que venga.

A mis amigas y amigos Alextina, Pili, Nurens, Ana, Luis, Melani, Betza, Xchel, Elenita, Gina, Andrés, Rubén, Taylor, Ale, Anto y Betza por su amistad y los buenos momentos que pasamos.

Por último, gracias al Dr. Emigdio Marin Enriquez, por tu amistad y apoyo en las salidas de campo.

Si olvido mencionar a alguien no es mi intención, sino mi mala memoria. Faltarían hojas y palabras para agradecer a todos los que hicieron de esta aventura una mejor experiencia.

## **Dedicatoria**

*A mi mentor, amigo e inspiración Dr. Rafael Riosmena Rodríguez, tu partida al inicio de este proyecto fue una pérdida irreparable. Dónde quiera que estés, quiero que sepas que realice este trabajo con mucho esfuerzo y cariño en tu honor y espero que te sintieras orgulloso de el... nos volveremos a ver.*

*A mi familia, llena de mujeres fuertes e inspiradoras “Las Valdés”.*

# Índice

Índice de figuras	VII
Índice de tablas	XI
Glosario	XIII
Resumen	XVII
Abstract	XVIII
<b>1. Introducción</b>	<b>1</b>
<b>2. Antecedentes</b>	<b>5</b>
2.1. Descripción de la alimentación de <i>Microspathodon dorsalis</i>	5
2.2. Efecto del pH en el proceso digestivo en peces herbívoros	6
2.3. Morfología del tracto alimentario en peces pomacéntridos	8
<b>3. Objetivos</b>	<b>13</b>
3.1. Objetivo general	13
3.2. Objetivos particulares	13
<b>4. Material y Métodos</b>	<b>15</b>
4.1. Área de estudio	15
4.1.1. Zona de captura	15
4.2. Captura y manejo de ejemplares	15
4.3. Tamaño de muestra	17
4.4. Descripción de la alimentación	17
4.5. Determinación de temporadas	19
4.6. Análisis estadístico de variaciones alimentarias	20
4.7. Amplitud trófica y estrategia alimentaria	21
4.8. Determinación del nivel trófico	24
4.9. Caracterización del proceso del pH	24
4.10. Descripción morfológica del aparato cráneo-mandibular	24
4.11. Descripción morfológica del tracto digestivo	25
<b>5. Resultados</b>	<b>27</b>
5.1. Estructura de talla y peso	27
5.2. Proporción de sexos	29
5.3. Tamaño mínimo de muestra	30
5.4. Descripción de la alimentación	31
5.4.1. Alimentación general	31
5.4.2. Alimentación por sexos	39
5.4.3. Alimentación por estadio de madurez sexual	40
5.4.4. Alimentación por temporada	42

5.5. Análisis de variaciones alimentarias . . . . .	44
5.6. Amplitud trófica y estrategia alimentaria general . . . . .	45
5.7. Amplitud trófica y estrategia alimentaria por sexos . . . . .	46
5.8. Amplitud trófica y estrategia alimentaria por estadios de madurez sexual . . . . .	48
5.9. Amplitud trófica y estrategia alimentaria por temporada . . . . .	50
5.10. Nivel trófico . . . . .	52
5.11. Caracterización del proceso de pH . . . . .	52
5.12. Descripción morfológica del aparato cráneo-mandibular . . . . .	53
5.12.1. Mandíbulas y suspensorio . . . . .	53
5.12.2. Serie opercular . . . . .	57
5.12.3. Serie hioidea . . . . .	57
5.12.4. Arcos faríngeos . . . . .	58
5.13. Descripción morfológica del tracto digestivo . . . . .	61
<b>6. Discusión</b>	<b>69</b>
<b>7. Conclusiones</b>	<b>80</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>90</b>
<b>A. Apéndice I. Tinción Azul Alciano - PAS, pH 1.0 y 2.5.</b>	<b>91</b>
<b>B. Apéndice II. Detalle de composición de la alimentación en hembras.</b>	<b>92</b>
<b>C. Apéndice III. Detalle de composición de la alimentación en machos.</b>	<b>96</b>
<b>D. Apéndice IV. Detalle de composición de la alimentación en juveniles.</b>	<b>100</b>
<b>E. Apéndice V. Detalle de composición de la alimentación en adultos.</b>	<b>103</b>
<b>F. Apéndice VI. Detalle de composición de la alimentación en la temporada cálida.</b>	<b>107</b>
<b>G. Apéndice VII. Detalle de composición de la alimentación en la temporada fría.</b>	<b>111</b>

## Índice de figuras

1.	Localidad Punta del Faro, Baja California Sur, México. El área sombreada indica la zona de captura. . . . .	16
2.	Promedio mensual de temperatura superficial del mar en el área de estudio. Los meses correspondientes a la época cálida se muestran en barras negras y los de la época fría en barras grises. . . . .	20
3.	Diagrama de interpretación de la estrategia alimentaria. La importancia de los componentes tróficos crece de abajo-izquierda hacia arriba-derecha. La contribución a la amplitud del nicho con alto componente interespecífico ( <i>ACINTER</i> ) arriba-izquierda y de alto componente intraespecífico ( <i>ACINTRA</i> ) abajo-derecha. La estrategia alimentaria se presenta de generalista abajo a especialista arriba. . . . .	22
4.	Representación de las estrategias alimentarias descritas por Amundsen <i>et al.</i> (1996), de acuerdo al uso de recursos. (A) especialización individual en diferentes tipos de presas, (B) estrategia generalista, (C) especialización en un solo tipo de presa, con el consumo ocasional de otras presas en pequeñas cantidades y (D) estrategia mixta. Los puntos representan los diferentes tipos de presas y las isolíneas los porcentajes de abundancia de las mismas, en la dieta del depredador. . . . .	23
5.	Distribución de frecuencia de tallas de damisela gigante <i>Microspathodon dorsalis</i> . . . . .	28
6.	Distribución de frecuencia de pesos de damisela gigante <i>Microspathodon dorsalis</i> . . . . .	28
7.	Distribución de frecuencia mensual de la damisela gigante <i>Microspathodon dorsalis</i> . . . . .	29
8.	Curva de diversidad acumulada de los recursos tróficos presentes en el alimento de <i>Microspathodon dorsalis</i> . La línea punteada indica un valor $CV < 0.05$ . . . . .	30
9.	Recursos tróficos de <i>Microspathodon dorsalis</i> , porcentaje en biomasa y frecuencia de aparición de los recursos tróficos que acumularon el 90 % del IIR. Se muestra el Índice de Importancia Relativa (%IIR) por grupos taxonómicos (n=100). Las barras representan a los artículos alimentarios, <i>Amphiroa</i> sp. (Am), <i>Ceramium</i> sp. (Cr), <i>Dictyopteris delicatula</i> (Dp), <i>Gelidium refugiensis</i> (Gl), <i>Jania adherens</i> (Jn), <i>Neosiphonia howei</i> (Nh), <i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i> (Pl), restos calcáreos (Rc), <i>Sphacelaria hancockii</i> - <i>S. rigidula</i> (Sp) e invertebrados (Inv). . . . .	32
10.	Principales artículos alimentarios de <i>Microspathodon dorsalis</i> , de acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice gravimétrico específico de las presas (%W). . . . .	33
11.	Principales artículos alimentarios en hembras y machos de <i>Microspathodon dorsalis</i> , de acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice gravimétrico específico de las presas (%W). . . . .	40

12.	Principales artículos alimentarios en juveniles y adultos de <i>Microspathodon dorsalis</i> , de acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice gravimétrico específico de las presas (%W).	41
13.	Principales artículos alimentarios de <i>Microspathodon dorsalis</i> durante las temporadas cálida y fría, de acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice gravimétrico específico de las presas (%W).	43
14.	Gráfico de Costello; porcentaje de abundancia específica de las presas (%PW) por el porcentaje de frecuencia de aparición (%FA) en la alimentación general de <i>Microspathodon dorsalis</i> . Los puntos representan a los artículos alimentarios, <i>Amphiroa</i> sp. (Am), <i>Champia parvula</i> (Cm), <i>Ceramium</i> sp. (Cr), <i>Dictyota</i> sp. (Dc), <i>Dictyopteris delicatula</i> (Dp), <i>Gelidium refugiensis</i> (Gl), <i>Hincksia mitchelliae</i> (Hc), <i>Jania adherens</i> (Jn), <i>Laurencia humilis</i> (Lr), <i>Lophosiphonia obscura</i> (Lp), <i>Neosiphonia howei</i> (Nh), <i>Neosiphonia simplex</i> (Ns), <i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i> (Pl), restos animales (Ra), restos calcáreos (Rc), <i>Sphacelaria hancockii</i> y <i>S. rigidula</i> (Sp).	45
15.	Gráfico de Costello; porcentaje de abundancia específica de las presas (%PW) por el porcentaje de frecuencia de aparición (%FA) en la alimentación de hembras (A) y machos (B) de <i>Microspathodon dorsalis</i> . Los puntos representan a los artículos alimentarios, <i>Amphiroa</i> sp. (Am), <i>Champia parvula</i> (Cm), <i>Ceramium</i> sp. (Cr), <i>Dictyota</i> sp. (Dc), <i>Dictyopteris delicatula</i> (Dp), <i>Gelidium refugiensis</i> (Gl), <i>Hincksia mitchelliae</i> (Hc), <i>Hypnea spinella</i> (Hy), <i>Jania adherens</i> (Jn), <i>Laurencia humilis</i> (Lr), <i>Lophosiphonia obscura</i> (Lp), <i>Neosiphonia howei</i> (Nh), <i>Neosiphonia simplex</i> (Ns), <i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i> (Pl), restos animales (Ra), restos calcáreos (Rc), <i>Siphonocladus rigidus</i> (Sr), <i>Sphacelaria hancockii</i> y <i>S. rigidula</i> (Sp).	47
16.	Gráfico de Costello; porcentaje de abundancia específica de las presas (%PW) por el porcentaje de frecuencia de aparición (%FA) en la alimentación de juveniles (A) y adultos (B) de <i>Microspathodon dorsalis</i> . Los puntos representan a los artículos alimentarios, <i>Amphiroa</i> sp.(Am), <i>Champia parvula</i> (Cm), <i>Ceramium</i> sp. (Cr), <i>Dictyota</i> sp. (Dc), <i>Dictyopteris delicatula</i> (Dp), <i>Gelidium refugiensis</i> (Gl), <i>Hincksia mitchelliae</i> (Hc), <i>Hypnea spinella</i> (Hy), <i>Jania adherens</i> (Jn), <i>Laurencia humilis</i> (Lr), <i>Lophosiphonia obscura</i> (Lp), <i>Neosiphonia howei</i> (Nh), <i>Neosiphonia simplex</i> (Ns), <i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i> (Pl), Parásitos (Pr), restos animales (Ra), restos calcáreos (Rc), <i>Sphacelaria hancockii</i> y <i>S. rigidula</i> (Sp).	49

17.	Gráfico de Costello; porcentaje de abundancia específica de las presas (%PW) por el porcentaje de frecuencia de aparición (%FA) en la alimentación de <i>Microspathodon dorsalis</i> durante las temporadas cálida (A) y fría (B). Los puntos representan a los artículos alimentarios, <i>Amphiroa</i> sp. (Am), <i>Bryopsis pennata</i> var. <i>minor</i> (Br), <i>Champia parvula</i> (Cm), <i>Ceramium</i> sp. (Cr), <i>Dictyota</i> sp. (Dc), <i>Dictyopteris delicatula</i> (Dp), <i>Gelidium refugiensis</i> (Gl), <i>Hinckesia mitchelliae</i> (Hc), <i>Hypnea spinella</i> (Hy), <i>Jania adherens</i> (Jn), <i>Laurencia humilis</i> (Lr), <i>Lophosiphonia obscura</i> (Lp), <i>Neosiphonia howei</i> (Nh), <i>Neosiphonia simplex</i> (Ns), <i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i> (Pl), restos animales (Ra), restos calcáreos (Rc), <i>Sphacelaria hancockii</i> y <i>S. rigidula</i> (Sp).	51
18.	Valores de pH registrados en el estómago (E), intestino anterior (IA), medio (IM) y posterior (IP) de la damisela gigante <i>Microspathodon dorsalis</i> .	52
19.	Huesos de la mandíbula y suspensorio de <i>Microspathodon dorsalis</i> , vista anteroventral de la premaxila (A), vista ventroposterior de la maxila (B), vista anterolateral del dentario (C), vista mesial del angular (D), vista mesial del palatino (E), y vista lateral del complejo cuadrado-simpléctico-edopterigoides-ectopterigoides (F).	55
20.	Vista ventral del vómer (Vó) fusionado a la base del neurocraneo de <i>Microspathodon dorsalis</i> .	56
21.	Vista lateral del hiomandibular de <i>M. dorsalis</i> .	56
22.	Huesos de la serie opercular <i>Microspathodon dorsalis</i> , vista lateral del preoperculo (P), interoperculo (I), operculo (O) y suboperculo (S).	58
23.	Huesos de la serie hioidea de <i>Microspathodon dorsalis</i> , vista anterodorsal del ceratoepihial (A) y vista lateral del urohial (B).	59
24.	Huesos de los arcos faríngeos de <i>Microspathodon dorsalis</i> , vista ventral del basihial (A) y vista dorsal del quinto ceratobranquial modificado (B).	59
25.	Vista anterior de la premaxila (P) con matriz de tejido conectivo dónde se intertan los dientes insicivos y vista posterimesial del dentario (D) con dientes incisivos.	60
26.	Dientes de la premaxila (A y B) y dentario (C y D) de la damisela gigante <i>Microspathodon dorsalis</i> . Vista posterior (A y C) y vista lateral (B y D).	60
27.	Tracto digestivo de un ejemplar adulto de <i>Microspathodon dorsalis</i> .	61
28.	Correlación entre la longitud total y la longitud del tracto digestivo de <i>Microspathodon dorsalis</i> (n=103).	62
29.	Corte transversal del esófago de <i>Microspathodon dorsalis</i> . Se observa el epitelio cilíndrico simple (punta de flecha), las células caliciformes (1), el tejido conjuntivo laxo (*) y las células de músculo estriado esquelético (flecha larga). Tinción Hematoxilina-Eosina.	63
30.	Sección transversal del estómago de <i>Microspathodon dorsalis</i> . Regiones cárdica (A y B), fúndica (C y D) y pilórica (E y F). Se observa el epitelio cilíndrico simple (punta de flecha), las células paritales (2), las células mucosas del cuello (marco negro), el tejido conjuntivo laxo (*) y las capas de músculo liso (flechas largas). Tinción Hematoxilina-Eosina.	64

31. Sección transversal del intestino de *Microspathodon dorsalis* en las porciones anterior (A y B), media (C y D) y posterior (E y F). Se observa el epitelio cilíndrico simple con microvellosidades (punta de flecha), las células caliciformes con mucopolisacáridos ácidos (1a), sulfatados (1s) y neutros (1n). La reacción sulfatada del citoplasma apical de los enterocitos (marco circular), el tejido conjuntivo laxo (\*) y la membrana basal (flechas largas). Tinción AA-PAS pH 2.5 (izquierda) y AA-PAS pH 1.0 (derecha). . . . . 66
32. Sección transversal del recto de *Microspathodon dorsalis*. Se observa el epitelio cilíndrico simple con microvellosidades (punta de flecha), las células caliciformes con mucopolisacáridos ácidos (1a), sulfatados (1s) y neutros (1n). El tejido conjuntivo laxo (\*) y la membrana basal (flechas largas). Tinción AA-PAS pH 2.5 (izquierda) y AA-PAS pH 1.0 (derecha). . 67

## Índice de tablas

1.	Proporción sexual de <i>Microspathodon dorsalis</i> durante los meses de muestreo. . . . .	29
2.	Tamaño mínimo de muestra estimado por categorías (sexo, madurez sexual y temporada). . . . .	30
3.	Recursos tróficos de <i>Microspathodon dorsalis</i> , porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), biomasa específica de los artículos alimentarios (%PW) e índice gravimétrico específico de las presas (%W). . . . .	34
4.	Resultados del análisis multivariado de permutación de varianza (PERMANOVA) por factores y sus interacciones. . . . .	44
5.	Componentes tróficos de las hembras de <i>Microspathodon dorsalis</i> analizadas, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W). . . . .	92
6.	Componentes tróficos de los machos de <i>Microspathodon dorsalis</i> analizados, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W). . . . .	96
7.	Componentes tróficos de los juveniles de <i>Microspathodon dorsalis</i> analizados, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W). . . . .	100
8.	Componentes tróficos de los adultos de <i>Microspathodon dorsalis</i> analizados, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W). . . . .	103
9.	Componentes tróficos de <i>Microspathodon dorsalis</i> durante la temporada cálida, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W). . . . .	107
10.	Componentes tróficos de <i>Microspathodon dorsalis</i> durante la temporada fría, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W). . . . .	111



## Glosario

**Alimentario:** Propio o relativo a la alimentación, se refiere también a cualquier sustancia que sirva para nutrir por medio de la absorción y de la asimilación, así como a la forma en que los organismos obtienen el alimento del medio (Kennish, 1990; RAE, 2017).

**Amplitud de nicho trófico:** Es la diversidad de presas que componen la alimentación de una especie (Bearhop *et al.*, 2004).

**Carragenano:** Polisacáridos abundantes en las paredes celulares de macroalgas rojas del orden Gigartiales. Es un galactano sulfatado que se presenta extracelularmente (Bold & Wynne, 1978; López-Acuña *et al.*, 2002).

**Celulosa:** Polisacárido compuesto de  $\beta$ -1, 4 moléculas de glucosa enlazadas, que forman la estructura principal de la mayoría de las células de las macroalgas (Lee, 2008).

**Clado:** Grupo de entidades de una filogenia que descienden de un antepasado común, es decir que es un grupo monofilético (Curtis *et al.*, 2008).

**Dieta:** Régimen de alimentos que toma una persona o un animal (RAE, 2017).

**Enzimas:** Proteínas globulares, en ocasiones con cofactores, que catalizan reacciones biológicas (Timberlake, 2013).

**Estrategia alimentaria especialista:** Organismo que se alimenta de un número restringido de recursos tróficos (Gerking, 1994)

**Estrategia alimentaria generalista:** Organismo que se alimenta de un número amplio de recursos tróficos (Gerking, 1994)

**Estrategia alimentaria oportunista:** Organismo que varía su fuente de alimento en el espacio-tiempo, aprovechando aquellos recursos tróficos de mayor abundancia y disponibilidad en cada momento (Gerking, 1994).

**Florotaninos o taninos feofíceos:** Sustancias químicas de defensa almacenadas en vesículas inmersas en el citoplasma de las algas pardas. Son sintetizadas en el aparato de Golgi mediante la polimerización de Floroglusinol (Lee, 2008).

**Gremio trófico:** Conjunto de especies que explotan la misma clase de recursos de forma similar (Root, 1967).

**Hábito:** Modo especial de proceder o conducirse adquirido por repetición de actos iguales o semejantes, u originado por tendencias instintivas ([Becerra, 1989](#)).

**Heterótrico:** Referente a la forma del talo filamentosos, cuando se divide en un sistema postrado y otro erecto ([Covarrubias, 1990](#)).

**Hidrólisis:** División de una molécula por acción del agua. Los ésteres se hidrolizan para producir ácido carboxílico y un alcohol ([Timberlake, 2013](#)).

**Longitud intestinal relativa:** Es la relación entre la longitud del intestinal y la longitud total de un organismo ([Ai-Hussaini, 1947](#)).

**Metabolitos secundarios:** Son compuestos orgánicos sintetizados por los organismos que no tienen una función esencial para el crecimiento y tienden a ser específicos de ciertas especies. Poseen una gama amplia de estructuras químicas y actividades biológicas ([Rao & Ravishankar, 2002](#)).

**Nicho:** Hipervolumen de  $n$ -dimensional en el que cada punto corresponde a un estado del ambiente que permite la existencia de la especie indefinidamente ([Hutchinson, 1957](#)).

**Nivel trófico:** Posición que ocupa un organismo en la red trófica. Categoriza la forma de obtención de energía en los seres vivos ([Gerking, 1994](#)).

**Ontogenia:** Desarrollo de un embrión hasta un adulto ([Coad & McAllister, 2008](#)).

**Pared celular:** Estructura mayormente rígida, a menudo con múltiples capas, que consiste de polisacáridos microfibrilares embebidos en una matriz amorfa compuesta por polisacáridos, lípidos y proteínas, que en conjunto comprenden la capa más externa de la célula propiamente dicha ([Lee, 2008](#)).

**pH:** Potencial de iones Hidronio [ $H_3O^+$ ]. Es una medida del grado de acidez o basicidad en una solución acuosa. Toma valores en una escala de 0 a 14 ([Timberlake, 2013](#)).

**Propágulo:** Estructura en forma de rama pequeña que se desprende del talo y es capaz de formar una nueva planta en las macroalgas pardas esfacelariales ([Lee, 2008](#)).

**Sinapomorfía** Tipo de homología que, de acuerdo con la escuela sistemática cladista, es un carácter compartido pero derivado en un grupo de especies. Se utiliza en

relación al nivel taxonómico considerado. Por ejemplo, las glándulas mamarias constituyen una sinapomorfía del taxón Mammalia, pero son una simplesiomorfía para el taxón Hominidae (Curtis *et al.*, 2008).

**Talo:** Cuerpo no diferenciado del eje caular (tallo), folioso (hojas), y radicular (raíz) debido a la ausencia de tejido vascular. El talo puede ser unicelular, filamentoso, laminar, pseudoparenquimatoso, parenquimoso, etc. (Carmona-Jiménez *et al.*, 2004).

**Taxón:** *Cada una de las subdivisiones de la clasificación biológica, desde la especie, que se toma como unidad, hasta el filo o tipo de organización* (RAE, 2017).

**Teoría del forrajeo óptimo:** La selección favorece una estrategia en la cual un depredador utiliza presas de una manera que optimiza la ganancia neta de energía por unidad de tiempo de alimentación (Gerking, 1994).

**Tufo de macroalgas:** Agrupación de pequeños talos de macroalgas bentónicas que persisten en la zona intermareal media y baja en regiones templadas y tropicales (Stewart, 1982; Littler *et al.*, 1983).



## Resumen

Dentro del Golfo de California, una de las especies de peces herbívoros representativa de los arrecifes rocosos, es la damisela gigante *M. dorsalis*. A pesar de que se ha estudiado su alimentación e impacto sobre las comunidades de macroalgas que se desarrollan en su territorio, hasta el momento no se ha profundizado en las estrategias morfofisiológicas que le permiten asimilar el alimento de origen vegetal. El presente estudio tiene como objetivo caracterizar la alimentación y morfología del sistema alimentario de la damisela gigante *Microspathodon dorsalis* en el Sur del Golfo de California. Mediante la identificación de los artículos alimentarios, de manera general y en función del sexo, la madurez sexual y la temporalidad, así como la descripción de las características morfológicas (anatomía, histología y osteología) y fisiológicas (pH) del tracto alimentario, involucradas en la obtención y asimilación del alimento. Se muestreó un total de 100 organismos con una estructura de tallas que varió de 15.7 a 31.2 cm de longitud total y una proporción sexual 1.0:0.8 H:M. De acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) más del 90% del alimento fueron macroalgas, de las cuales *Gelidium refugiensis* del filo Rhodophyta y *Sphacelaria hancockii* - *Sphacelaria rigidula* del filo Ochrophyta fueron las más importantes. Este mismo patrón se observó con base en el índice gravimétrico específico de las presas (%W). Existieron diferencias significativas en la alimentación entre estadios de madurez sexual (PERMANOVA:  $F = 2.58$ ,  $P < 0.05$ ) y entre temporadas (PERMANOVA:  $F = 5.44$ ,  $P < 0.05$ ), que podrían atribuirse al cambio en la distribución de la especie durante su transición del periodo juvenil al adulto y de la estacionalidad de las macroalgas. La damisela gigante tiene una amplitud trófica estrecha, enfocada en macroalgas filamentosas bentónicas, con la capacidad de aprovechar a las especies de mayor abundancia y disponibilidad en cada momento, por lo que sigue una estrategia oportunista. Asimismo, se determinó un nivel trófico de 2.07 que ubica a *M. dorsalis* como una especie herbívora. Respecto al papel del pH, los valores registrados no son capaces de alterar la estructura de las paredes celulares de las macroalgas. Mientras que la morfología del sistema digestivo presentó una longitud intestinal relativa de 5.93, propio de especies herbívoras, además de una regionalización a nivel epitelial a través del estómago e intestino. Por último, la descripción de la estructura ósea craneal señala que la acción mecánica del quinto certobranquial modificado tiene un papel determinante en el rompimiento del material vegetal durante la alimentación.

**Palabras clave:** Hábitos alimentarios, peces herbívoros, mecanismos digestivos, pH, estructura ósea cráneo-mandibular, ecología trófica, arrecifes rocosos.

## Abstract

In the Gulf of California, one of the most representative marine herbivorous fishes of rocky-shore reefs is the giant damselfish *Microspathodon dorsalis*. Their diet and impact on the macroalgae communities that have developed in their territories have been studied. However, until now, they have not studied the chemical and mechanical strategies that allow them to assimilate the algal food. The aim of the present study was to characterize the feeding habits of the giant damselfish *Microspathodon dorsalis* from the Southern Gulf of California, through diet analysis (sexes, sexual maturity, seasons), as well as the description of the morphology of the alimentary tract (anatomy and histology of the gut, and skull osteology) and physiological (pH), involved in the obtaining and assimilation of the food. A total of 100 organisms were analyzed whose size structure ranged from 15.7 to 31.2 cm total length (LT) and the sex ratio was 1.0: 0.8 H: M. According to the index of relative importance (% IIR) macroalgae *Gelidium refugiensis* of the phylum Rhodophyta as well as by *Sphacelaria hancokii* and *Sphacelaria rigida* of the phylum Ochrophyta, accounted for the largest proportion of the food (90%). This same pattern was observed according to the prey-specific method (% W). There were significant trophic differences between sexual maturity stage (PERMANOVA:  $F = 2.58$ ,  $P < 0.05$ ) and between seasons (PERMANOVA:  $F = 5.44$ ,  $P < 0.05$ ), which could be attributed to the change in the distribution of the species during its growth, and of seasonal variations in the distribution and abundance of algae species throughout the year. The Amundsen charts indicate a specialist nature in filamentous benthic algae. Also, a trophic level of 2.07 was determined, placing *M. dorsalis* as a herbivorous species, in agreement with the results of the dietary analysis. Regarding the role of pH, the recorded values are not able to alter the structure of the cell walls of the algae. While the morphology of the digestive tract presented a relative intestinal length (LIR) of 5.93, typical of herbivorous species, in addition to a regionalization at the epithelial level through the stomach and intestine. Finally, the description of the skull osteology indicates that the mechanical action of the pharyngeal jaw apparatus has a decisive role in the breakdown of plant cells during feeding.

**Keywords:** Feeding habits, herbivorous fishes, digestive mechanisms, pH, cranial osteology, trophic ecology, rocky reefs.

# 1. Introducción

Los peces herbívoros marinos son un componente clave dentro de los ecosistemas de arrecifes tropicales y subtropicales (Ogden & Lobel, 1978; Horn, 1989) que ejercen una gran influencia sobre la distribución, abundancia y evolución de las macroalgas que se desarrollan dentro de su territorio (Bellwood, 2003; Floeter *et al.*, 2005). Se ha reportado que en arrecifes poco profundos llegan a dar más de 100,000 *mordidas/m<sup>2</sup>*, al consumir grandes cantidades de macroalgas bentónicas altamente productivas (Carpenter, 1986), responsables de gran parte de la producción primaria en estos ecosistemas (Smith & Marsh, 1973; Carpenter, 1986). Al ser el primer eslabón de las cadenas tróficas entre los productores primarios y los consumidores secundarios y/o terciarios, los peces herbívoros marinos actúan como reguladores, no sólo de las comunidades de macroalgas, sino también de la estructura biológica del entorno arrecifal (Lobel, 1980; Montgomery, 1980b; Clements *et al.*, 2009).

La complejidad de las interacciones alimentarias en estos ecosistemas de arrecifes y el impacto que pueden tener los herbívoros sobre las comunidades de macroalgas, está en función del requerimiento energético y las adaptaciones morfológicas y fisiológicas en cada especie (Montgomery, 1975, 1980a,b; Horn, 1989; Clements *et al.*, 2009). El estudio de dichas interacciones alimentarias así como de su relación con las adaptaciones que permiten a las especies el aprovechamiento diferencial de los recursos, puede proveer información valiosa acerca de la diversidad, mecanismos de depredación, competencia y flujo energético dentro de un ecosistema (Amundsen *et al.*, 1996; Aguilar-Medrano *et al.*, 2011).

En peces herbívoros este tipo de estudios se han abordado desde diferentes perspectivas. Inicialmente se tomo en cuenta que los miembros de este gremio utilizan adaptaciones químicas y mecánicas para acceder al material contenido en las células vegetales (Lobel, 1980), dado que carecen de enzimas capaces de hidrolizar los polisacáridos de las paredes celulares de las macroalgas. Horn (1989) definió los mecanismos digestivos de peces herbívoros en cuatro categorías: I. acción de ácidos gástricos, II. acción enzimática, III. trituración por placas faríngeas o molleja y IV. fermentación por microflora simbiote. Sin embargo, Zemke-White *et al.* (1999, 2000), demostraron que las enzimas digestivas ( $\alpha$ -amilasas) son incapaces de acceder por si solas en las células algales, por lo que se necesita la acción de la lisis ácida para incrementar la porosidad de la pared y poder entrar a la célula. Estos autores postularon que la lisis ácida más que un proceso de digestión es un facilitador o un proceso previo necesario para la asimilación de los nutrientes intracelulares de las células vegetales.

Las características del tracto digestivo, hablando estrictamente del esófago al ano, también han sido estudiadas con el objetivo de establecer su posible relación con las preferencias alimentarias. En este sentido, una de las herramientas más utilizadas es la longitud intestinal relativa (LIR), es decir la relación entre la longitud del intestino y la longitud total, propuesta por [Ai-Hussaini \(1947\)](#). Así la menor LIR se presenta en planctívoros incrementando en carnívoros y omnívoros hasta llegar a los herbívoros y coralinívoros ([German & Horn, 2006](#)). Sin embargo este coeficiente no se puede usar individualmente, sino en conjunto con las características anatómicas del sistema digestivo, tales como el tipo de mucosa y glándulas secretoras ([Smith, 1989](#)).

En peces damisela la relación *alimentación-morfología* ha sido explorada por autores como [Ciardelli \(1967\)](#); [Emery \(1973\)](#); [Frederich et al. \(2006, 2008\)](#) y [Aguilar-Medrano et al. \(2011\)](#) en busca de patrones morfológicos en la forma corporal, anatomía del tracto alimentario, dientes o estructura ósea cráneo-mandibular que se atribuyan a los hábitos alimentarios de las especies. Han encontrado que las características del cráneo, mandíbula y cavidad faríngea son aquellas que guardan una estrecha relación con el tipo de alimentación. Sin embargo, estas estructuras están involucradas en la obtención del alimento y su preparación previa a su paso al estómago e intestino dónde sucede la absorción de los nutrientes. En este sentido, se ha observado que de manera general en peces damisela se presenta un alto rendimiento intestinal y bajos niveles de fermentación por microbiota simbiote. Esto podría significar que la influencia de otros factores químicos como el pH gástrico, y mecánicos como la trituración por placas faríngeas, tienen un papel relevante en el proceso digestivo de la damisela gigante ([Clements et al., 2014](#)).

En el Golfo de California, que ha sido reconocido como el sexto sitio de mayor biodiversidad o “hot spot” a nivel mundial ([Robertson & Allen, 2002](#)), habitan cerca de 300 especies de peces de arrecifes rocosos ([Thomson et al., 2010](#)), lo que equivale aproximadamente al 24 % de la ictiofauna costera registrada en el Pacífico Oriental Tropical ([Zapata & Robertson, 2007](#)). En la provincia sur del Golfo de California una de las especies más abundantes y representativas de los ecosistemas rocosos es la damisela gigante *Microspathodon dorsalis* (Gill, 1982) ([Hernández-Olalde, 2008](#)). Se ha documentado el impacto de sus altas tasas de consumo sobre la estructura de las comunidades de macroalgas que se desarrollan dentro de su territorio e incluso sobre las poblaciones de invertebrados asociados ([Montgomery, 1980b, 1981](#)). A pesar de esto, son pocos los estudios enfocados a entender la ecología trófica de *M. dorsalis* en el Golfo de California.

En este contexto el presente trabajo se planteó el objetivo de caracterizar la ali-

mentación y morfología del sistema alimentario de *M. dorsalis*. Con esto se aportó nuevo conocimiento sobre la morfología funcional de la misma y su desempeño en el flujo energético en las comunidades de arrecifes marinos rocosos dentro del Golfo de California.



## 2. Antecedentes

### 2.1. Descripción de la alimentación de *Microspathodon dorsalis*

Los estudios sobre la alimentación de la damisela gigante son escasos, las primeras referencias conocidas donde se describen los componentes de la dieta de *M. dorsalis*, son un par de trabajos sucesivos realizados por [Montgomery et al. \(1980\)](#) y [Montgomery \(1980b\)](#). Estos estudios se llevaron a cabo en la localidad de Los Frailes, B.C.S., donde se analizó el material alimentario de 6 ejemplares de la especie. Se reportó la predominancia de macroalgas, siendo los géneros *Polysiphonia* (60.5%), *Gracilaria* (8.19%), *Ceramium* (5.76%), *Amphiroa* (0.92%), *Jania* (0.66%), *Padina* (0.79%) y otros componentes de la clase Cyanophyceae (5.77%) los más importantes, aunque también registraron invertebrados, pero con una importancia menor al 0.3%, en términos de su frecuencia de aparición en el material alimentario.

Esta información es contrastante con lo reportado por [Bermúdez-Almada & García-Laguna \(1985\)](#), quienes analizaron el material alimentario de 10 ejemplares de *M. dorsalis*, provenientes de las localidades de Los Candeleros, Las Ballenas y Punta Mechudo, B.C.S. Ellos encontraron que tanto las macroalgas como los invertebrados tuvieron una alta proporción del volumen en la alimentación, con 63.1% y 36% respectivamente. Además, reportaron como presa más importante a macroalgas del género *Polysiphonia*, aunque no especificaron la proporción de esta.

En la década de los 90's, [Bocanegra-Castillo \(1995\)](#) realizó una descripción de los ítems alimenticios de *M. dorsalis*, a partir del análisis de 27 ejemplares provenientes de las costas de Bahía Navidad, Jalisco. En este trabajo se reportó que el 63.9% del peso del material alimentario correspondió a macroalgas, de las cuales los ítems más importantes fueron *Chonospora* spp. (30.56%), *Polysiphonia denudata* (6.11%), *Jania crassa* (5.04%), *Ulva lactuca* (4.91%), *Agardhia* spp. (3.48%), *Cladophora sakaii* (2.36%), *Ulothrix* spp. (1.94%) y *Bryopsis* spp. (1.32%). El otro 36% del material alimentario correspondió a moluscos gasterópodos (8.24%), bivalvos (2.06%), crustáceos (2.89%) y materia orgánica no identificada (MONI, 21.60%).

Actualmente la posición trófica de *M. dorsalis* es controvertida, de acuerdo con lo mencionado previamente, se le ha descrito como una especie tanto herbívora por [Montgomery et al. \(1980\)](#), [Montgomery \(1980b\)](#) y [Bocanegra-Castillo \(1995\)](#), así como omnívora por [Bermúdez-Almada & García-Laguna \(1985\)](#). Sin embargo, en ninguno de los casos se han estudiado otros aspectos de sus hábitos alimentarios, como los procesos digestivos involucrados en la asimilación de los nutrientes y la morfología del tracto digestivo; características que podrían definir adecuadamente su posición trófica.

## 2.2. Efecto del pH en el proceso digestivo en peces herbívoros

La acción del pH en el proceso digestivo de los peces herbívoros fue registrada por primera vez por Fish (1960), quien realizó un estudio comparativo de la actividad enzimática en el tracto digestivo de *Tilapia mossambica* y *Perca fluviatilis*. A pesar de no haber encontrado enzimas capaces de romper las paredes celulares, reportó que la digestión de carbohidratos podría ser más eficiente en la Tilapia, una especie herbívora que, en la Perca, una especie carnívora. Se sugirió que la degradación de las paredes celulares está más relacionada con el efecto del pH en la Tilapia, que con la actividad enzimática.

La idea propuesta por Fish (1960) fue retomada y confirmada por Moriarty (1973), quien estudió la fisiología de la digestión de cianobacterias en el tracto digestivo de *Tilapia nilotica*. Como parte de su estudio registro el pH en el tracto digestivo de la Tilapia y realizó un experimento, en el cual incubó colonias de cianobacterias del género *Microcystis* bajo condiciones de pH similares a las encontradas en el tracto digestivo. Con base en sus observaciones reportó que el efecto del pH < 2.0 durante dos horas, fue suficiente para lograr la lisis de las cianobacterias. Concluyendo que un pH de 1.4 es eficaz para la lisis de las células, posterior a la cual tiene lugar la acción enzimática en el tracto digestivo de la Tilapia.

Lobel (1981) realizó un experimento semejante al de Moriarty (1973), describió la morfología y el pH en el tracto digestivo de las 17 especies de peces herbívoros marinos procedentes del Pacífico central y el Caribe. Incluyó acantúridos, mugílidos, pomacántidos, pomacéntridos y escáridos. Con base en sus observaciones, incubó algunas macroalgas comunes del Pacífico como: *Lophosiphonia obscura*, *Lyngbya majuscula*, *Schizothrix mexicana*, *Gelidium pulchellum*, *Ulva fasciata*, *Enteromorpha lingulata* (Chlorophyta) y *Dictyota friabilis* (Ochrophyta), entre otras. Las sometió a tratamientos con pH de 2.0 a 6.5, similares a los registrados en el tracto digestivo de los herbívoros. Posteriormente tomó una muestra de 5 ml de cada solución y midió el espectro de absorción a 330 y 620 nm, a los 20 y 60 minutos de incubación.

De acuerdo a los resultados obtenidos, Lobel (1981), señaló que el pH ácido puede ayudar a liberar los nutrientes de las células vegetales, sin embargo, no todas las especies de macroalgas son igualmente susceptibles a la acidez. De tal forma que no se puede generalizar el efecto del pH ácido sobre más macroalgas. Asimismo, mencionó que las especies de peces con tractos digestivos alcalinos, depende mayormente de estructuras especializadas, como placas faríngeas, para el rompimiento mecánico de las células y la posterior acción enzimática.

Casi 20 años más tarde, Martínez-Díaz & Pérez-España (1999) analizaron los me-

canismos involucrados en la digestión de las macroalgas, en el pez angelito *Holocanthus passer* dentro el Golfo de California. Los autores observaron valores de pH desde 3.2 en el esófago, hasta 8.5 en la parte posterior del tracto digestivo y utilizaron esos valores como base para replicar el experimento de [Lobel \(1981\)](#). Incubaron tres especies de macroalgas: *Dictyota vullouvillii* (Ochrophyta), *Caulerpa sertularioides* (Chlorophyta) e *Hypnea cervicorne* (Rhodophyta), presentes en la dieta de *H. passer*, bajo tratamientos con pH de 2.0, 3.0, 4.0 y 4.5 por 60 minutos. Establecieron que *D. vullouvillii* e *H. cervicorne* fueron más susceptibles a pH ácido que *C. sertularioides* y concluyeron que a mayor acidez se observó una mayor liberación del material intracelular. No obstante, los autores destacaron el desconocimiento del efecto específico que tiene el pH ácido sobre las paredes celulares de las macroalgas.

En el mismo año, [Zemke-White et al. \(1999\)](#) analizaron la acción de la lisis ácida en ocho especies de herbívoros provenientes del noreste de Nueva Zelanda. Incluyeron pomacéntridos, aplidactílicos, kifósidos y girélidos. Registraron el pH gástrico y analizaron la susceptibilidad de diez especies de macroalgas al pH ácido: *Enteromorpha* spp., *Ulva rigida*, *Caulerpa geerminata*, *Caulerpa flexilis* (Chlorophyta); *Gigartia livida*, *Osmundaria colensoi*, *Plomacarium costatum*, *Asparagopsis armata*, *Champia novaezelandiae* y *Aphanocladia delicatula* (Rhodophyta). Las incubaron en agua de mar con pH de 1.5, 2.0, 2.5, 3.0, 3.5, 4.0, 4.5, 5.5 y 6.5, durante 60 minutos y midieron la liberación de glucosa y el espectro de absorción de cada solución a 190 y 800 nm. Sus resultados indicaron un mayor efecto lítico en *U. rigida*, después de ser incubada a pH 2.0 durante 20 minutos, por lo que concluyeron que el efecto del pH ácido varió en cada grupo, dependiendo de sus componentes estructurales. Derivado de sus observaciones se cuestionó cuál es el efecto que tienen los valores bajos de pH en las paredes celulares y su realmente se trata de la lisis de la pared celular.

Finalmente, [Zemke-White et al. \(2000\)](#) determinaron el efecto del pH bajo en cuatro especies de macroalgas: *Enteromorpha intestinalis*, *Ulva rigida* (Chlorophyta), *Porphyra* spp. y *Polysiphonia strictissima* (Rhodophyta), reconocidas como componentes de la dieta de peces herbívoros. Encontraron que, en todos los casos, el diámetro en los poros de las paredes celulares incrementó 13.5 nm después de permanecer 20 minutos a un pH 2.0. Con esta evidencia, concluyeron que el pH ácido incrementó la porosidad de la pared celular permitiendo la exposición de los nutrientes contenidos en las células y su aprovechamiento por acción enzimática.

### 2.3. Morfología del tracto alimentario en peces pomacéntridos

Los pomacéntridos son una de las familias de peces más abundantes y ampliamente distribuidas a través de ambientes tropicales y templados (-33° LN a 35° LS), en arrecifes de coral, arrecifes rocosos y bosques de Kelp (Robertson & Allen, 2002). Posee más de 300 especies que exhiben gran diversidad morfológica y alimentaria, lo que suele dificultar su identificación (Nelson *et al.*, 2016). Las variaciones morfológicas en función de los hábitos alimentarios de los peces damisela han sido estudiados por diversos autores, uno de los principales aportes fue realizado por Emery (1973), quien comparó aspectos ecológicos y osteológicos de catorce especies de damiselas en las costas de Florida. Encontró que de manera general, aquellas especies que se alimentan principalmente de plancton tenían procesos premaxilares más largos y extensos, los dientes más pequeños y los arcos faríngeos más eficientes en la captura del alimento. Además, encontró que el proceso angular-retroarticular era más largo en aquellas especies con mandíbulas extensibles como *Chromis* spp., que en peces con mandíbulas menos extensibles como *Abudefduf taurus* y *Stegastes fuscus*.

Posteriormente Gluckmann & Vandewalle (1998), hicieron una comparación de la estructura ósea de la mandíbula y suspensorio entre cuatro especies de pomacéntridos de las subfamilias Chrominae y Pomacentrinae, y determinaron que la boca protráctil se relaciona directamente con la longitud del proceso ascendente de la premaxila. Es decir que mientras más corto sea el proceso ascendente de la premaxila la protractibilidad de la boca será menor. Se asocia la mayor capacidad de protractibilidad a los miembros de la familia Pomacentrinae. Asimismo, reportó una estrecha relación entre el tipo de dientes y la alimentación de los organismos, ya que observaron que los dientes caniniformes se presentan en peces de hábitos planctívoros y los incisivos en peces de hábitos herbívoros. Finalmente, éste autor mencionó que el grosor de las articulaciones en la cabeza del hiomandíbular se relaciona con el desarrollo del músculo aductor. De tal forma que las especies con musculatura más desarrollada tiene articulaciones menos gruesas que aquellas con menor desarrollo del músculo aductor.

Frederich *et al.* (2008) determinaron que las variaciones morfológicas se pueden dar entre y dentro de un mismo gremio trófico, derivadas de la alimentación y la forma de obtener los recursos del medio. Explicaron que las principales variaciones morfológicas relacionadas con las diferencias en la alimentación tienen lugar en la mandíbula y la cavidad faríngea, cuyo análisis permite identificar variaciones entre gremios tróficos y como explicar parte de la diversidad en pomacéntridos.

Ésta idea fue retomada por Aguilar-Medrano *et al.* (2011), quienes aplicaron técnicas de morfometría geométrica y métodos filogenéticos para analizar la región cefálica

de 24 especies de damiselas endémicas del Pacífico Oriental, incluida la damisela gigante *Microspathodon dorsalis*. El objetivo fue determinar si las variaciones en la forma cefálica se pueden explicar por las diferencias en la dieta y su posible relación con la filogenia del grupo. Sus resultados demostraron la existencia de una relación significativa entre la forma del cráneo, los hábitos alimentarios y la filogenia de las especies analizadas. De manera general, los autores postularon a tres grupos tróficos principales: aquellos que se alimentan fundamentalmente de macroalgas, los que se alimentan en mayor proporción de zooplancton y un grupo intermedio que se alimenta de presas pelágicas y bentónicas pequeñas. La damisela gigante se caracterizó como una especie que se alimenta principalmente de macroalgas y su morfología externa se constituyó de un hocico corto, ojos pequeños y un perfil cefálico alto y plano.

No se tiene información relativa a la estructura ósea de *M. dorsalis*, y la referencia más cercana es la descripción realizada por [Ciardelli \(1967\)](#) para un congénere del Atlántico, *M. chrysurus* de hábitos alimentarios principalmente coralinívoros. Por lo anterior, el estudio de la morfología del aparato alimentario, tanto del intestino como de la estructura ósea, involucrados en la obtención y aprovechamiento del alimento, aporta información valiosa acerca de la especie y la diversidad de los pomacéntridos en el Golfo de California.



## Justificación

Los peces herbívoros marinos juegan un papel crítico dentro de los ecosistemas rocosos poco profundos (Ogden & Lobel, 1978; Horn, 1989). Al ser el primer eslabón de las cadenas tróficas entre los productores primarios y los consumidores secundarios, actúan como reguladores de la estructura biológica del entorno arrecifal (Crawley *et al.*, 1983; Horn, 1989). El estudio de las interacciones alimentarias que tienen lugar en estos ecosistemas, así como de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas que confiere a cada especie la capacidad de aprovechar su alimento, puede proveer información valiosa para comprender el flujo de materia y energía en estas comunidades (Montgomery, 1975; Horn, 1989; Clements *et al.*, 2009).

Dentro del Golfo de California, la damisela gigante *M. dorsalis* es una especie representativa de los sistemas de arrecifes rocosos (Hernández-Olalde, 2008). Tienen un alto impacto sobre las comunidades de macroalgas que se desarrollan en su territorio, así como sobre las especies asociadas (Montgomery, 1980b; Montgomery *et al.*, 1980). A pesar de esto, en la actualidad sigue la controversia acerca de sus preferencias alimentarias y hasta el momento en ningún estudio se han considerado los mecanismos involucrados en la obtención y aprovechamiento del alimento de esta especie en el Golfo de California.

A partir de la caracterización de la alimentación y la morfología del sistema alimentario de *M. dorsalis* en el Sur del Golfo de California, se pretende ampliar el conocimiento sobre la morfología funcional de la misma y su desempeño en el flujo energético en las comunidades de arrecifes marinos rocosos dentro del Golfo de California.



### **3. Objetivos**

#### **3.1. Objetivo general**

Caracterizar la alimentación y morfología del sistema alimentario de la damisela gigante *Microspathodon dorsalis* en el Sur del Golfo de California.

#### **3.2. Objetivos particulares**

1. Identificar los componentes del espectro trófico presentes en el tracto alimentario de *M. dorsalis*.
2. Establecer si existen variaciones alimentarias en función del sexo, madurez sexual y temporalidad.
3. Establecer el nivel trófico de *M. dorsalis* de acuerdo con el contenido del tracto alimentario.
4. Caracterizar el proceso del pH en el tracto alimentario de *M. dorsalis*.
5. Describir la morfología del tracto alimentario y el aparato mandibular de *M. dorsalis*.



## 4. Material y Métodos

### 4.1. Área de estudio

El Golfo de California es un mar subtropical parcialmente cerrado, largo y estrecho, tiene una longitud de 1,400 km y un ancho de 150 a 200 km (Lavín & Marinone, 2003) con una superficie total de 265, 894 Km<sup>2</sup>, que se extiende a través de nueve grados de latitud. Se caracteriza por la presencia de cuencas profundas que llegan a superar los 3,000 m, en la boca del Golfo, además de plataformas continentales y numerosas bahías e islas. La temperatura superficial del Golfo de California oscila entre los 13 y 21 °C en invierno y 28 a 31 °C en verano, siendo considerado uno de los ecosistemas marinos más productivos del mundo (Wilkinson *et al.*, 2009).

De acuerdo a las características oceanográficas del Golfo de California, Lavín & Marinone (2003) propusieron dividirlo en cinco provincias: *Zona de entrada*, comunicada con el Pacífico Oriental Tropical; *Sur del Golfo de California*, desde la línea de Cabo San Lucas – El dorado hasta el sur de las grandes islas; *El Archipiélago*, que comprende la zona de las grandes islas donde se encuentran canales muy estrechos con profundidades de 300 a 600 m; *Norte del Golfo de California*, que posee las características de la plataforma marina y *Alto Golfo de California* la zona más somera, con profundidades menores a 30 m.

En la provincia Sur del Golfo de California, el patrón de vientos anual deriva en la surgencia de aguas profundas ricas en nutrientes a lo largo de la costa continental en invierno y en las costas de la península durante el verano (Lavín & Marinone, 2003).

#### 4.1.1. Zona de captura

En el presente estudio se seleccionó un área de alta abundancia de damisela gigante para su captura, dentro de la provincia Sur del Golfo de California. La zona se ubica dentro del municipio de La Paz, en la localidad conocida localmente como Punta del Faro, a los 24°21'01.3 "N y 110°14'44.9"W (Fig. 1). Tiene una extensión aproximada de 250 m de costa rocosa con tramos cortos de playas arenosas.

### 4.2. Captura y manejo de ejemplares

Se llevarán a cabo salidas mensuales a la localidad Punta del Faro, de abril de 2016 a marzo de 2017, dónde se capturaron ejemplares de damisela gigante entre las 10:00 y las 13:00 h, con arpón. Se capturó un total de 103 organismos, a cada uno

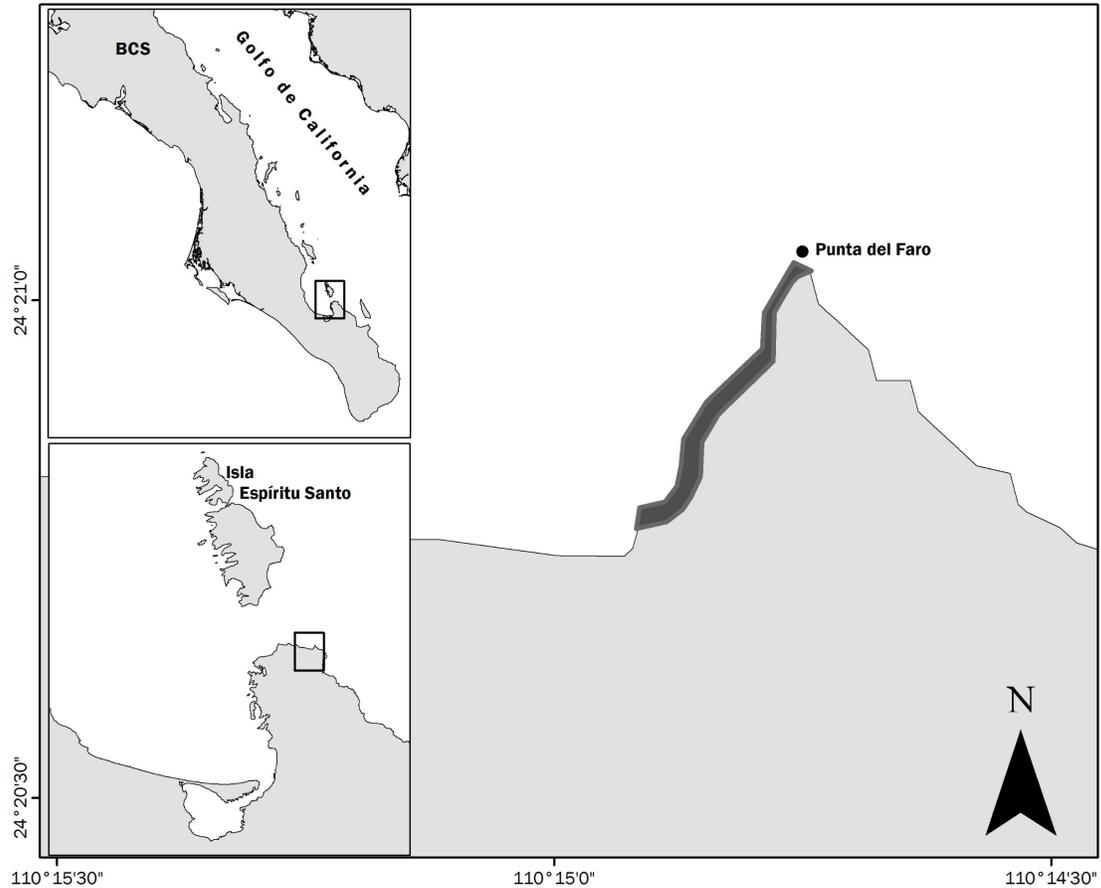


Figura 1. Localidad Punta del Faro, Baja California Sur, México. El área sombreada indica la zona de captura.

se le tomaron medidas de longitud total (LT) y longitud patrón (LP) con un ictiómetro convencional (1 mm) y se registró el peso individual con una balanza semianalítica marca Ohaus (0.01 g). Enseguida se realizó una disección en la parte ventral del individuo, desde el istmo branquial hasta el ano para extraer el tracto digestivo y se registró el peso (0.01 g) y longitud (1 mm) del intestino (LI). Esta última medida se utilizó como referencia para dividir al intestino en tres regiones: anterior, media y posterior, y se tomó el pH por duplicado con tiras indicadoras de pH marca MERCK®, en las tres regiones, así como en el estómago.

Las regiones del intestino se pesaron individualmente (0.01 g) y se extrajo el material alimentario para almacenarlo por separado en bolsas plásticas, con su respectiva etiqueta. Se congelaron y transportaron a las instalaciones del Laboratorio de Ecología de Peces del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR - IPN), donde permanecieron congeladas hasta su posterior análisis.

### 4.3. Tamaño de muestra

La determinación del tamaño de muestra representativa para la caracterización de la alimentación, se realizó mediante la construcción de la curva de diversidad acumulada, de acuerdo al método de Hoffman (1979). Para esto, se determinó el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) de acuerdo con Magurran (1988) utilizando el software EstimateS, a partir de la siguiente formulación:

$$H' = - \sum_{i=1}^s \left( \frac{p_i}{P} \right) \log_2 \left( \frac{p_i}{P} \right)$$

Dónde:  $p$  es la biomasa de cada especie  $i$  y  $P$  es el peso total de todas las especies en la dieta.

Debido a la naturaleza de éste índice, previo a su determinación fue necesario transformar los datos de biomasa (0.001 g) a números enteros, multiplicando los valores por 1,000. Una vez obtenidos los valores de  $H'$ , se graficó el número de ejemplares analizados contra el índice de Shannon-Wiener acumulado. En la gráfica, la diversidad aumenta conforme se incrementa el número de peces analizados, sin embargo en un momento la curva se estabiliza indicando el tamaño mínimo de muestra representativo para el análisis dietario. Adicionalmente se calculó el coeficiente de variación ( $CV$ ) (Krebs, 1989; Zar, 2010), para obtener una estimación cuantitativa del número adecuado de organismos y representativo de la alimentación. El coeficiente divide la desviación de la muestra ( $S$ ) entre la media aritmética de la misma ( $\bar{x}$ ) dando como resultado valores entre 0 y 1. Cuando el  $CV$  es menor a 0.5 se considera que es representativo (Krebs, 1989). Su cálculo se efectuó a partir de la siguiente formulación:

$$CV = \frac{S}{\bar{x}}$$

Dónde:  $S$  es la desviación de la muestra, y  $X$  es la media aritmética.

### 4.4. Descripción de la alimentación

La descripción de la alimentación se realizó tomando una alícuota equivalente al 10% del peso del material alimentario de cada región del intestino (anterior, media y posterior) de los ejemplares, la cual se colocó en una caja de Petri con agua y se analizó bajo el microscopio estereoscópico marca Carl Zeiss modelo Stemi 508. Cada artículo alimentario fue identificado al mínimo taxón posible, con el empleo de guías de identificación especializadas y separado en viales debidamente etiquetados. Las

macroalgas se identificaron con base en la guía general de [Abbott et al. \(1992\)](#), [Norris \(2010\)](#) para la clase Chlorophyceae y Phaeophyceae, mientras que para la clase Rhodophyceae se identificaron de acuerdo con [Norris \(2014\)](#).

Las especies de macroalgas preidentificadas fueron comparadas con el material del Herbario Ficológico de Baja California Sur (HFBCS), ubicado en la Universidad Autónoma de Baja California Sur, para ello se realizaron cortes histológicos de las herborizaciones y su observación al microscopio óptico marca Olympus modelo BX41. Asimismo, para validar la identificación de las macroalgas, se contó con el apoyo de la M. en C. María del Carmen Méndez Trejo, miembro del Proyecto de Investigación en Botánica Marina de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, y la asesoría del Dr. Abel Sentíes Granados en las instalaciones de la Universidad Autónoma Metropolitana, plantel Iztapalapa, en la ciudad de México.

Los crustáceos se identificaron siguiendo las claves de identificación de [Brusca & Hendrickx \(2005\)](#) y para moluscos se utilizaron las guías de [Keen \(1971\)](#).

Una vez identificadas las especies componentes de la alimentación de *M. dorsalis*, se procedió a estimar la importancia relativa de cada componente, mediante el cálculo del Índice de Importancia Relativa ( $\%IIR$ ) de acuerdo a [Pinkas et al. \(1971\)](#), modificado por [Ojeda & Muñoz \(1999\)](#). Su calculo deriva de la multiplicación de la frecuencia de aparición ( $\%FA$ ) por la biomasa ( $\%P$ ) de cada especie que forma parte del alimento, a partir del uso de la siguiente fórmula:

$$IIR(\%) = \%P * \%FA$$

Para calcular la frecuencia de aparición ( $\%FA$ ) de cada componente, respecto al total de tractos digestivos con alimento, se utilizó la siguiente fórmula:

$$FA(\%) = \frac{\text{Número de organismos donde se encontro el ítem}}{\text{Número de organismos totales con alimento}} \times 100$$

Para el método gravimétrico ( $\%P$ ), que corresponde a la biomasa de cada componente respecto al total del peso del material alimentario, se utilizó la siguiente fórmula:

$$P(\%) = \frac{\text{Peso del ítem [g]}}{\text{Peso total de todos los ítems [g]}} \times 100$$

El IIR es una de las herramientas más utilizadas y de gran aceptación en análisis alimentarios, sin embargo en la última década ha entrado en desuso debido a algunos desaciertos matemáticos y metodológicos que pueden influir en la correcta interpreta-

ción de los resultados. En atención a dicha problemática y con la finalidad de optimizar la caracterización de la alimentación de la damisela gigante, se determinó el porcentaje promedio de abundancia específica de las presas en biomasa ( $\%PW$ ) y el índice gravimétrico específico de las presas ( $\%W$ ) para cada artículo alimentario, de acuerdo a [Brown \*et al.\* \(2012\)](#).

$$\%PW_i = \frac{\sum_{j=1}^n \%P_{ij}}{n_i}$$

$$\%W_i = \frac{\sum_{j=1}^n \%P_{ij}}{n}$$

Dónde  $\%P_{ij}$  es la abundancia en biomasa del componente  $i$  en el organismo  $j$ ,  $n_i$  es el número de organismos en los que se registro el componente  $i$  y  $n$  es el número total de organismos analizados.

#### 4.5. Determinación de temporadas

Durante el periodo de captura, las temporadas cálida y fría se determinaron de acuerdo con el promedio de la temperatura superficial del mar en la zona de estudio. Los datos de la temperatura superficial del mar se obtuvieron de imágenes satelitales de los sensores MODIS-Aqua y MODIS-Terra de tipo High Resolution Picture Transmission (HRTP). Las imágenes se analizaron en el software Windows Image Manager © (WIMSoft), para obtener la temperatura superficial del mar. Se obtuvo un promedio general, a partir del cual los meses con variaciones positivas se tomaron como meses cálidos, de junio a noviembre de 2016 y aquellos con variaciones negativas, como meses fríos ([Moreno-Sánchez \*et al.\*, 2014](#)). De esta manera se estableció como época cálida a los meses de junio a noviembre de 2016 y como época fría los meses de abril a mayo de 2016 y diciembre a marzo de 2017 (Fig. 2).

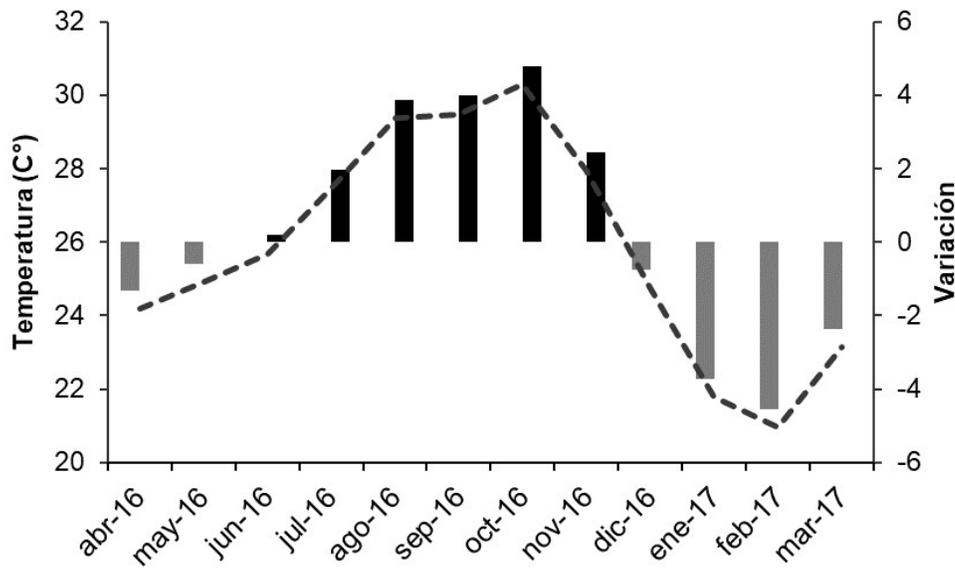


Figura 2. Promedio mensual de temperatura superficial del mar en el área de estudio. Los meses correspondientes a la época cálida se muestran en barras negras y los de la época fría en barras grises.

#### 4.6. Análisis estadístico de variaciones alimentarias

Para establecer si existían variaciones en la alimentación de la damisela gigante *M. dorsalis*, los organismos se agruparon en categorías por sexo: hembras y machos; madurez sexual: maduros e inmaduros, con base en la talla media de madurez ( $L_{50}$ ) reportada para *M. dorsalis* (25 cm LT) por [Hernández-Olalde \(2008\)](#), y por temporada: cálida y fría, de acuerdo con los valores de temperatura promedio, como se describió previamente. Posteriormente, se aplicó un Análisis Multivariado de Permutación de Varianza (PERMANOVA), una prueba no paramétrica que utiliza matrices de distancia o disimilitud para hacer comparaciones entre las categorías y evalúa la significancia mediante permutaciones ([Oksanen et al., 2007](#)). Para este análisis se utilizó la función `adonis` de la paquetería `Vegan` en R versión 3.3.1, con 1,000 permutaciones. Los valores de  $P$  resultantes se consideran significativos cuando  $P < 0.05$ . Al ser un análisis basado en permutaciones el PERMANOVA tienen la bondad de reducir el efecto del fraccionamiento de datos al manejarlos por categorías. Por medio de éste análisis se comparó la dieta de *M. dorsalis* por categorías (madurez sexual, sexo, temporada), evaluando la existencia de diferencias significativas entre éstas y de su interacción.

## 4.7. Amplitud trófica y estrategia alimentaria

Para la determinación de la amplitud y estrategia alimentaria de la damisela gigante *M. dorsalis* se consideraron las categorías de sexos, madurez sexual y temporada. Se calculó el índice estandarizado de Levin's ( $B_i$ ) (Hurlbert, 1978; Krebs, 1989). Este índice toma valores entre 0 y 1, donde los valores bajos ( $< 0.6$ ) indican que la dieta tiene pocos recursos tróficos, es decir, es especialista. Mientras que los valores altos ( $\geq 0.6$ ) son propios de dietas más diversas, de especies generalistas (Cortés, 1999). El cálculo de la amplitud se realizó mediante la siguiente formulación:

$$B_i = \frac{\left(\sum p_j^2 - 1\right)_i}{n - 1}$$

Dónde:  $B_i$  es la amplitud del nicho para cada depredador  $i$ ,  $P_{ij}$  es la proporción de la presa  $j$  en la alimentación del depredador  $i$  y  $n$  es el número de ítems alimentarios.

La evaluación gráfica de la estrategia alimentaria se realizó mediante la construcción de gráficas de Costello (1990) modificadas por Amundsen *et al.* (1996). Este método conjuga la frecuencia de aparición ( $\%FA$ ) en el eje horizontal, con la abundancia específica de los componentes dietarios ( $\%PW$ ) en el eje vertical, los cuales sirven como indicadores de la contribución de los componentes tróficos a la amplitud del nicho, es decir si fueron dominantes o raros, y sobre la estrategia alimentaria, es decir si el consumidor mostró preferencia por pocos recursos (especialista) o tuvo una gama de alimentos amplia (generalista) (Fig. 3).

Amundsen *et al.* (1996) describieron cuatro estrategias tróficas relevantes, con base en el uso de los recursos. La primera se refiere a la (A) especialización individual en diferentes tipos de presas, la segunda es (B) una estrategia más generalista, con variaciones en la amplitud, (C) especialización en un solo tipo de presa, con el consumo ocasional de otras presas en pequeñas cantidades y (D) una estrategia mixta con variación en el grado de especialización y generalización en los diferentes tipos de presas (Fig. 4).

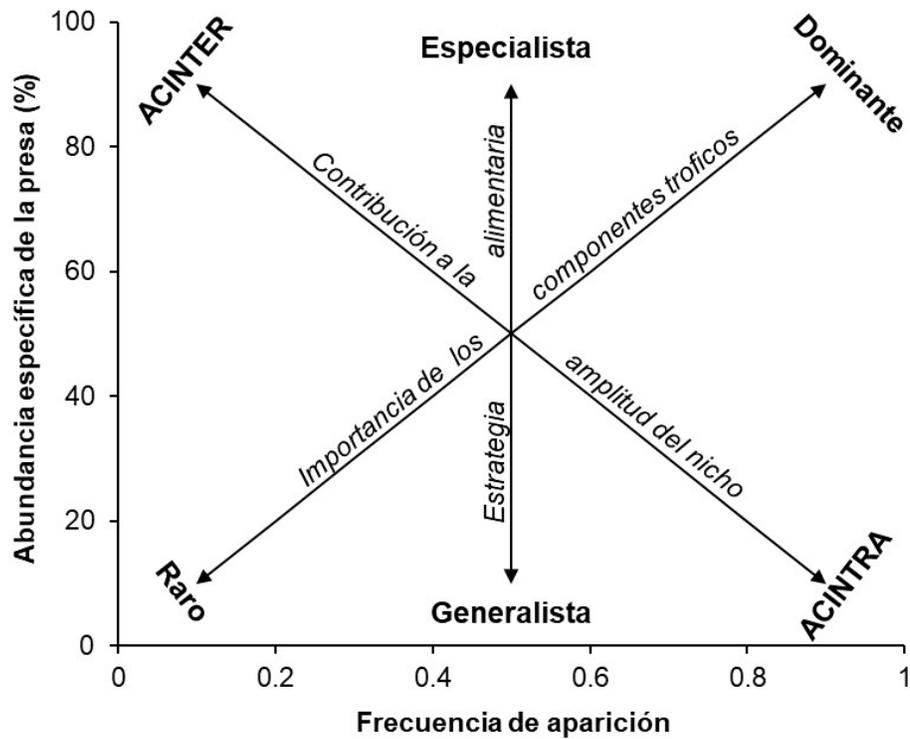


Figura 3. Diagrama de interpretación de la estrategia alimentaria. La importancia de los componentes tróficos crece de abajo-izquierda hacia arriba-derecha. La contribución a la amplitud del nicho con alto componente interespecífico (*ACINTER*) arriba-izquierda y de alto componente intraespecífico (*ACINTRA*) abajo-derecha. La estrategia alimentaria se presenta de generalista abajo a especialista arriba.

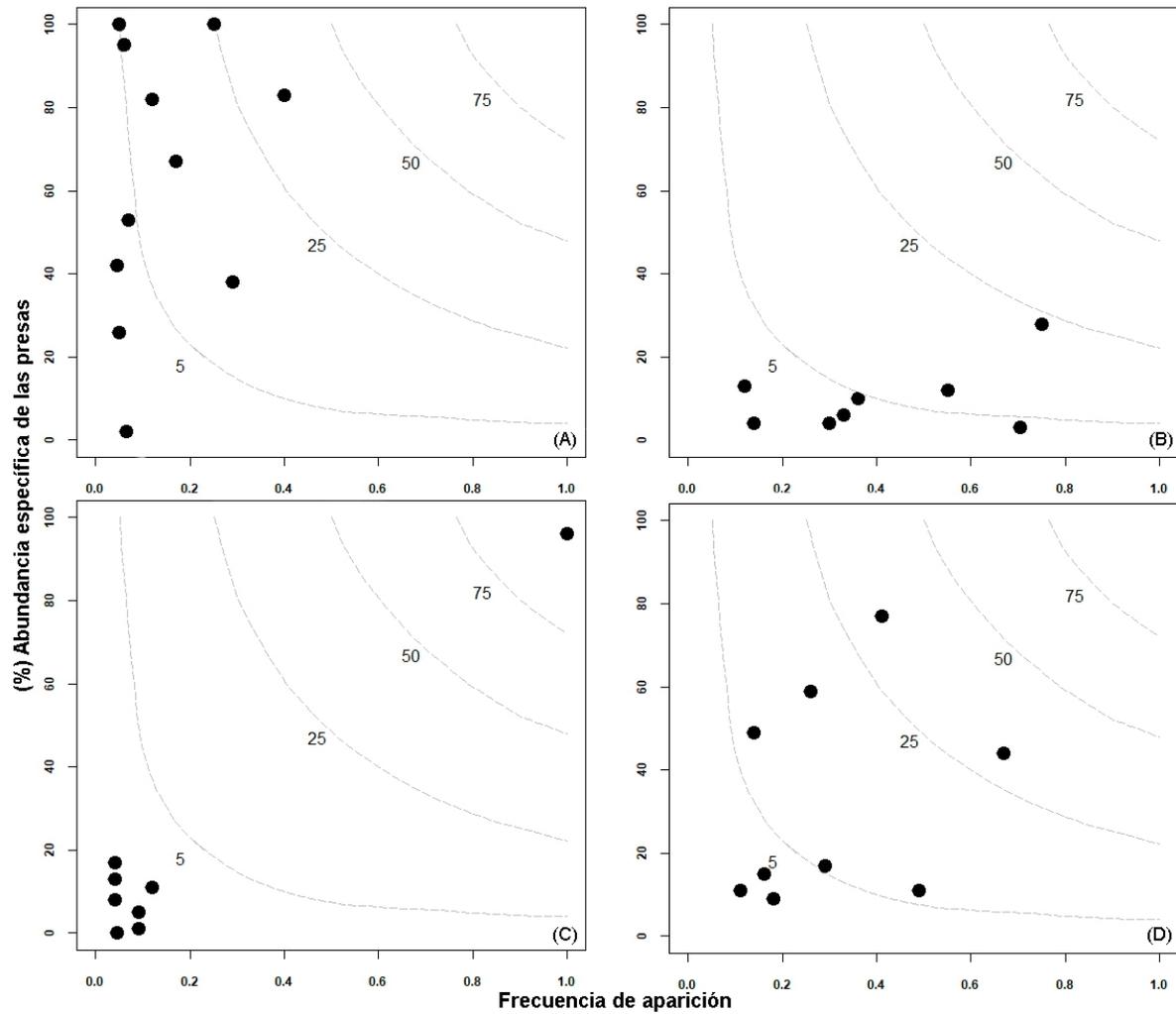


Figura 4. Representación de las estrategias alimentarias descritas por [Amundsen \*et al.\* \(1996\)](#), de acuerdo al uso de recursos. (A) especialización individual en diferentes tipos de presas, (B) estrategia generalista, (C) especialización en un solo tipo de presa, con el consumo ocasional de otras presas en pequeñas cantidades y (D) estrategia mixta. Los puntos representan los diferentes tipos de presas y las isolíneas los porcentajes de abundancia de las mismas, en la dieta del depredador.

#### 4.8. Determinación del nivel trófico

El nivel trófico de *M. dorsalis* se determinó con base en los artículos alimentarios presentes en su alimentación, para lo cual se utilizó la ecuación de nivel trófico ( $NT$ ) propuesta por Cortés (1999).

$$NT = 1 + \left( \sum_{j=1}^{11} P_j * NT_j \right)$$

Dónde:  $P_j$  es la proporción de cada categoría de presa  $j$  en la dieta, que corresponde a los valores absolutos del  $IIR$  para cada presa  $i$ , estimados previamente; y  $NT_j$  es el valor de nivel trófico de cada categoría de presa  $j$ , propuesta por Cortés (1999), Christian & Luczkovich (1999) y Sommer *et al.* (2005).

#### 4.9. Caracterización del proceso del pH

En peces herbívoros marinos se ha reportado que la presencia de pH ácido en el canal alimentario está relacionada con el proceso de exposición de los nutrientes contenidos en las células de las macroalgas y que de esta manera se facilita el proceso de digestión (Pérez-España & Abitia-Cárdenas, 1996; Zemke-White *et al.*, 1999). En peces pomacántidos se ha observado que los valores de pH son menores en el esófago y estómago e incrementan gradualmente conforme se avanza hacia la parte final del tracto digestivo (Pérez-España & Abitia-Cárdenas, 1996).

Para caracterizar el proceso del pH en el tracto digestivo de la damisela gigante *M. dorsalis*, se utilizaron los datos obtenidos de los ejemplares capturados durante abril de 2016 a marzo de 2017. Con estos, se realizó un análisis de regresión lineal para determinar si existía una relación entre el valor del pH y las regiones del tracto digestivo.

#### 4.10. Descripción morfológica del aparato cráneo-mandibular

Las características anatómicas del cráneo, la mandíbula y la cavidad buco faríngea son determinantes del tipo de alimentación de una especie, involucrados directamente en la obtención y preparación del alimento antes de ingresar al estómago (Aguilar-Medrano *et al.*, 2011). Por lo cual, se consideró prioritaria su descripción para la apropiada determinación de los hábitos alimentarios de la damisela gigante.

La descripción morfológica del aparato cráneo-mandibular se realizó a partir de dos ejemplares adultos de *M. dorsalis*, una hembra y un macho de 27 cm LT, que fueron

descarnados siguiendo el protocolo propuesto por [Burns & Everly \(2000\)](#). Éste consistió en colocar los ejemplares en el microondas por tres minutos, dentro de una bolsa hermética con agua, hasta que la cola se desprendiera con facilidad. Posteriormente, los huesos del cráneo y mandíbula de cada ejemplar, se separaron y limpiaron para retirar el tejido restante. Finalmente, se realizó la descripción morfológica y se tomaron fotografías de cada hueso, con apoyo del Dr. José Luis Ortiz Galindo, especialista en sistemática, biología y cultivo de peces marinos del CICIMAR - IPN.

#### 4.11. Descripción morfológica del tracto digestivo

La descripción morfológica del tracto digestivo se dividió en dos secciones: estructura externa o macroscópica e interna o microscópica. La primera se realizó mediante el análisis visual del tracto digestivo, durante el procesamiento de campo se tomaron fotografías y se hicieron anotaciones de la forma, color y textura del tracto digestivo. Los datos de la longitud patrón (LP) e intestinal (LI) se sometieron a un análisis de regresión lineal para conocer la relación entre las variables y se determinó la longitud intestinal relativa (LIR), como una herramienta para la determinación de los hábitos alimentarios de la damisela gigante ([Ai-Hussaini, 1947](#)).

$$LIR = \frac{\text{Longitud intestinal [cm]}}{\text{Longitud patrón [cm]}}$$

Esta medida ha probado ser un indicador eficaz del tipo de alimentación de una especie, siendo ampliamente utilizado en análisis dietarios desde la década de los 50's. Los valores más altos de LIR se asocian a especies de hábitos alimentarios herbívoros (3.7 - 6), seguidos por omnívoros (1.3 - 4.2), carnívoros (0.6 - 2.7) y planctívoros (0.5 - 0.7) ([Ai-Hussaini, 1947](#); [Horn, 1989](#)).

Para la descripción de la estructura microscópica del tracto, se emplearon ocho ejemplares capturados durante el mes de mayo de 2016, cuatro hembras y cuatro machos, los cuales fueron fijados en formol al 10% con agua de mar natural. Los tejidos se trasladaron al Laboratorio de Histología de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, unidad Pichilingue, dónde se sometieron al procesamiento histológico estándar con ala asesoría del B.M. Carlos Augusto Aguilar Cruz. Se deshidrataron los tejidos en una serie de alcoholes de concentración creciente (70°- abs R-OH) y se incluyeron en parafina para realizar cortes a 5 µm de espesor en un micrótopo marca Leica modelo RM 2155. Los tejidos se tiñeron con la técnica Hematoxilina-Eosina (HE) y la técnica histoquímica Azul Alcian-PAS pH 1 y pH 2.5 (Apéndice A).



## 5. Resultados

### 5.1. Estructura de talla y peso

Durante el periodo de estudio de abril de 2016 a marzo de 2017 se capturaron un total de 100 ejemplares de damisela gigante *M. dorsalis* de los cuales, 56 fueron hembras y 44 machos. La estructura de tallas varió de 15.7 a 31.2 cm LT, con media de 26.41 cm LT (Fig. 5), con pesos que oscilaron entre 83 y 626 g con media de 371.4 g (Fig. 6). Los análisis estadísticos mostraron que no se presentaron diferencias significativas en la distribución de tallas y pesos entre hembras y machos (*Hembras* :  $P > 0.05$ , *Machos* :  $P > 0.05$ ) analizados en el presente trabajo.

La estructura de tallas de la damisela gigante observada, coincide con lo reportado por [Hernández-Olalde \(2008\)](#) (n=177) en la localidad de Punta Arenas, BCS y por [Bocanegra-Castillo \(1995\)](#) (n=257) en Bahía de Navidad, Jal. No obstante, destaca la diferencia en las tallas máximas registradas, que fueron de 37.8 cm LT en la localidad de Punta Arenas y de 35 cm LT en Bahía de Navidad. Mientras que en el presente trabajo fue de 31.2 cm LT, inferior a los trabajos citados, a pesar de que el muestreo fue conducido a través de un ciclo anual, por lo que se tuvo disponible a todo el espectro de tallas presente en el área. El arte de pesca utilizado en cada localidad podría explicar las diferencias en las tallas. En Punta Arenas se utilizaron trampas y arpón tipo hawaiana, con los cuales se puede capturar un intervalo de tallas amplio, mientras que en Bahía de Navidad y en Punta del Faro únicamente se utilizó arpón, cuyo uso ocasiona una conducta evasiva en las damiselas, un hecho que no se observa cuando se utilizan trampas. Asimismo, en el presente estudio se encontró una mayor abundancia de hembras (1.0:0.8 H:M), al igual que en los estudios anteriormente citados.

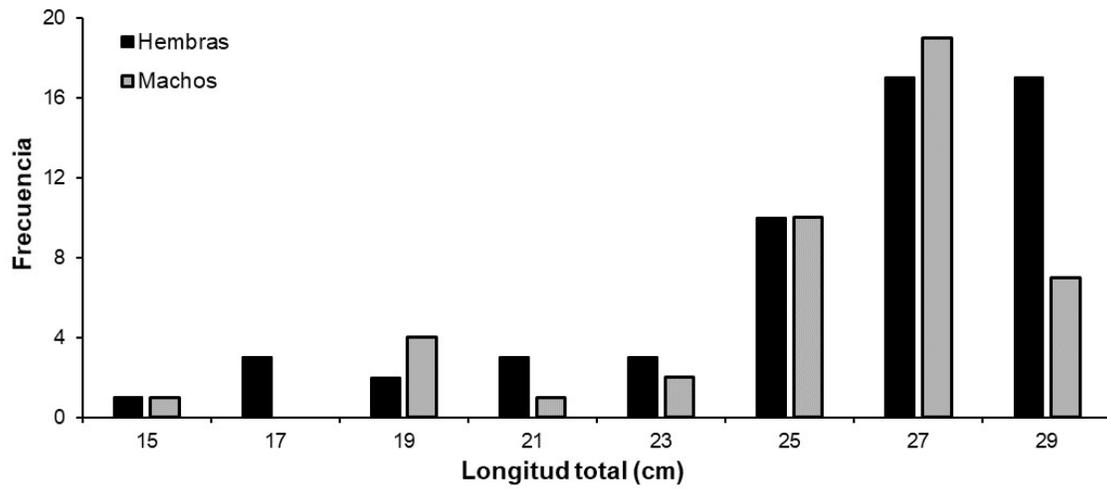


Figura 5. Distribución de frecuencia de tallas de damisela gigante *Microspathodon dorsalis*.

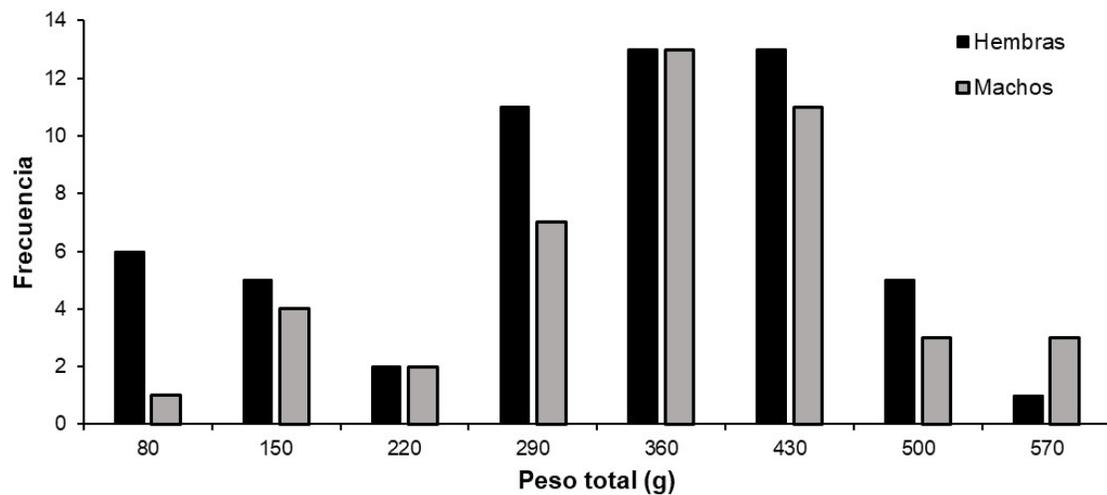


Figura 6. Distribución de frecuencia de pesos de damisela gigante *Microspathodon dorsalis*.

## 5.2. Proporción de sexos

Los ejemplares capturados registraron una proporción sexual de 1.0:0.8 (Hembras : Machos), la cual varió a través de los meses de estudio (Tabla 1). El mes de abril fue el que registró a un mayor número de hembras capturadas, con una proporción sexual de 1.0:0.2 H:M. Mientras que en noviembre y febrero los machos predominaron en la muestra, con una proporción de 1.0:1.5 y 1.0:1.2 H:M, respectivamente. Una cosa a destacar fue que la proporción sexual se mantuvo uniforme 1.0:1.0 H:M durante los meses de julio, agosto y septiembre (Fig. 7).

Tabla 1. Proporción sexual de *Microspathodon dorsalis* durante los meses de muestreo.

Fecha	Hembras	Machos	Total	Proporción (H:M)
Abril - 2016	9	2	11	1.0:0.2
Mayo - 2016	6	4	10	1.0:0.6
Junio - 2016	6	3	9	1.0:0.5
Julio - 2016	5	5	10	1.0:1.0
Agosto - 2016	5	5	10	1.0:1.0
Septiembre - 2016	5	5	10	1.0:1.0
Octubre - 2016	6	4	10	1.0:0.6
Diciembre - 2016	4	6	10	1.0:1.5
Febrero - 2017	4	5	9	1.0:1.2
Marzo - 2017	6	5	11	1.0:0.8
<b>Total</b>	<b>56</b>	<b>44</b>	<b>100</b>	<b>1.0:0.8</b>

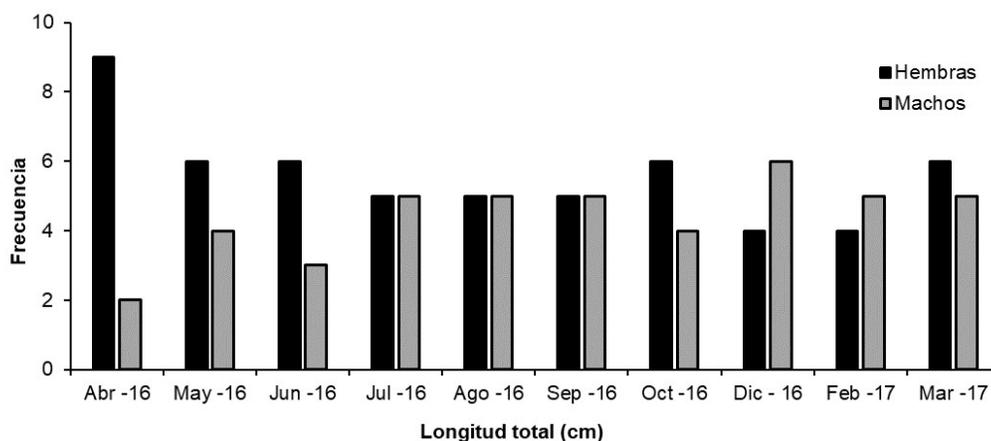


Figura 7. Distribución de frecuencia mensual de la damisela gigante *Microspathodon dorsalis*.

### 5.3. Tamaño mínimo de muestra

Se estimó el tamaño de mínimo de muestra para el análisis dietario, mediante la construcción de curvas de diversidad acumulada para todos los ejemplares ( $n=100$ ) y por categorías de sexos, madurez sexual y temporalidad. De manera general la curva indicó que 32 organismos son representativos para la descripción de la alimentación, al alcanzarse un  $CV < 0.05$  (Fig. 8). Mientras que por categorías, en todos los casos el número de organismos analizados superó el tamaño mínimo de muestra estimado (Tab. 2).

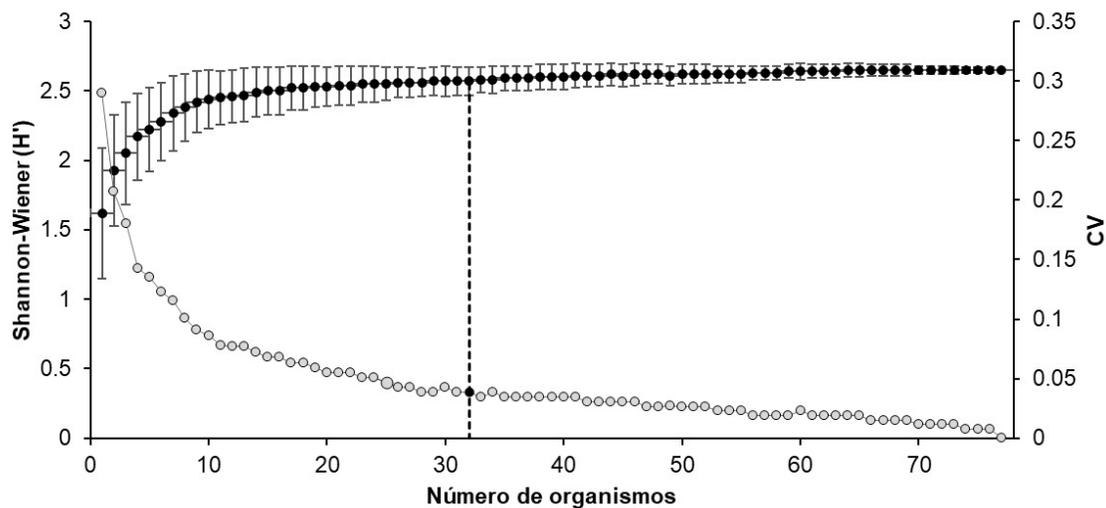


Figura 8. Curva de diversidad acumulada de los recursos tróficos presentes en el alimento de *Microspathodon dorsalis*. La línea punteada indica un valor  $CV < 0.05$ .

Tabla 2. Tamaño mínimo de muestra estimado por categorías (sexo, madurez sexual y temporada).

Grupo	Número de organismos	Tamaño mínimo de muestra
General	100	32
Hembras	56	15
Machos	44	13
Juveniles	23	14
Adultos	77	25
Cálida	49	26
Fría	51	9

## 5.4. Descripción de la alimentación

### 5.4.1. Alimentación general

Para la descripción de la alimentación se analizó el tracto alimentario de 100 ejemplares de *M. dorsalis*, todos ellos con presencia de alimento. En el análisis se encontraron 86 componentes tróficos, de los cuales 34 correspondieron al filo Rhodophyta, 19 a Mollusca, 9 a Chlorophyta, 7 a Ochrophyta, 7 a Arthropoda, 2 a Cyanobacteria, 1 a restos calcáreos y 7 a componentes no identificados. En el caso de los restos calcáreos, estos podrían ser fragmentos de algas coralinas como *Jania* sp., *Amphiroa* sp. y rodolitos, así como restos de conchas ingeridos al raspar las macroalgas que crecen sobre las rocas (Tab. 3).

El contenido alimentario registró una biomasa total de 3108.6 g, de las cuales las macroalgas rojas (Rhodophyta) representaron el 51.23%, pardas (Ochrophyta) el 34.70%, verdes (Chlorophyta) el 2.65%, cianobacterias (Cyanobacteria) el 0.11%, moluscos (Mollusca) aportaron el 1.10%, artrópodos (Arthropoda) el 1.01%, restos calcáreos el 6.81%, restos animales el 2.35% y otros el 0.21%. De acuerdo con el %P los componentes principales fueron *Sphacelaria hancockii* y *Sphacelaria rigidula* (29.27%), estas especies se identificaron mediante sus estructuras reproductivas, sin embargo se reportan en conjunto debido a la dificultad para separación durante el análisis. En segundo lugar se identificó a *Gelidium refugiensis* (19.09%), seguida por *Polysiphonia pacifica* var. *delicatula* (7.30%), restos calcáreos (6.81%), *Ceramium* sp. (5.87%), *Neosiphonia howei* (3.39%), *Amphiroa* sp. (3.27%), *Jania adherens* (2.83%) y *Dictyopteris delicatula* (2.48%) (Tab. 3 y Fig. 9).

De acuerdo con la frecuencia de aparición en la alimentación, los ítems alimentarios más sobresalientes fueron *S. hancockii* - *S. rigidula* (99%), seguida por *G. refugiensis* (98%), *J. adherens* (89%), restos calcáreos (83%), *Amphiroa* sp. (81%), *P. pacifica* var. *delicatula* (73%) y *Ceramium* sp. (70%).

En términos del índice de importancia relativa (%IIR), los principales recursos tróficos fueron *S. hancockii* - *S. rigidula* (37.10%), seguida por *G. refugiensis* (23.95%), restos calcáreos (7.24%), *P. pacifica* var. *delicatula* (6.82%), *Ceramium* sp. (5.26%), *Amphiroa* sp. (3.40%), *J. adherens* (3.23%), *N. howei* (2.69%) y *D. delicatula* (1.69%) (Tab. 3 y Fig. 10).

El índice gravimétrico específico de las presas (%W) mostró resultados similares a los del IIR, donde *S. hancockii* - *S. rigidula* (26.73%) y *G. refugiensis* (18.93%) fueron los principales recursos tróficos, sin embargo en tercer lugar de importancia se encontró a *P. pacifica* var. *delicatula* (7.03%), desplazando al cuarto lugar a los restos

calcáreos con (6.75%), seguidos por *Ceramium* sp. (6.29%), *Amphiroa* sp. (3.34%), *J. adherens* (3.38%), *N. howei* (3.15%) y *D. delicatula* (3.12%), restos animales (2.08%), *Dictyota* sp. (1.85%), *Champia parvula* (1.84%), *Laurencia humillis* (1.67%), *Neosiphonia simplex* (1.55%), *Hincksia mitchelliae* (1.48%) y *Lophosiphonia obscura* con (1.32%) (Tab. 3 y Fig. 10).

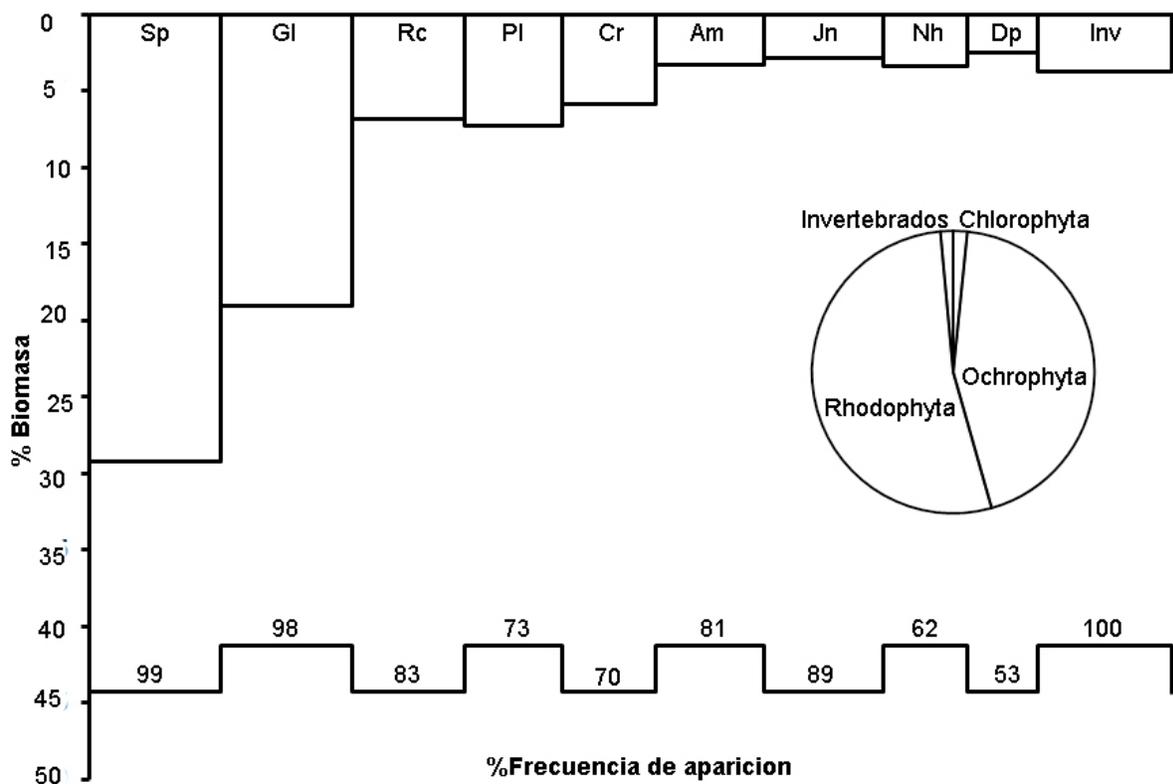


Figura 9. Recursos tróficos de *Microspathodon dorsalis*, porcentaje en biomasa y frecuencia de aparición de los recursos tróficos que acumularon el 90% del IIR. Se muestra el Índice de Importancia Relativa (%IIR) por grupos taxonómicos (n=100). Las barras representan a los artículos alimentarios, *Amphiroa* sp. (Am), *Ceramium* sp. (Cr), *Dictyopteris delicatula* (Dp), *Gelidium refugiensis* (Gl), *Jania adherens* (Jn), *Neosiphonia howei* (Nh), *Polysiphonia pacifica* var. *delicatula* (Pl), restos calcáreos (Rc), *Sphaelaria hancockii* - *S. rigidula* (Sp) e invertebrados (Inv).

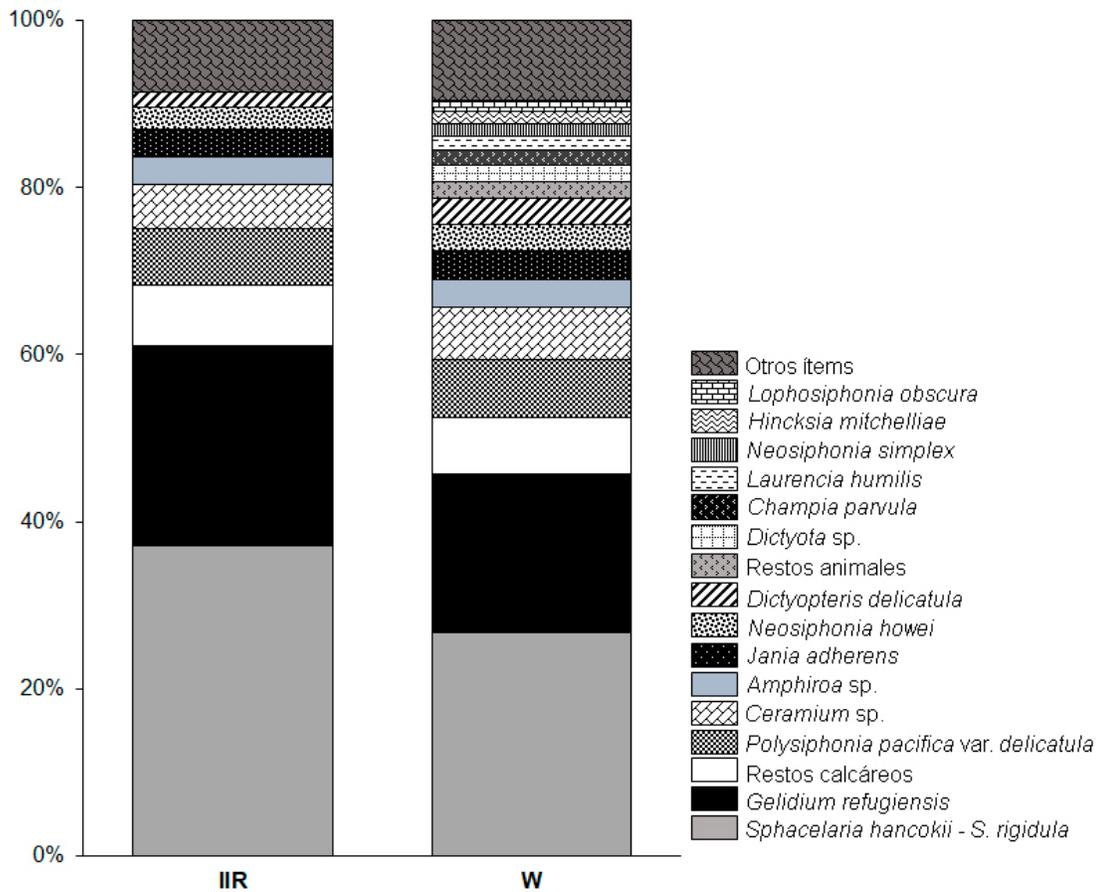


Figura 10. Principales artículos alimentarios de *Microspathodon dorsalis*, de acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice gravimétrico específico de las presas (%W).

Tabla 3. Recursos tróficos de *Microspathodon dorsalis*, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), biomasa específica de los artículos alimentarios (%PW) e índice gravimétrico específico de las presas (%W).

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
<b>Rhodophyta</b>				100	51.23	49.06	100	52.02	52.02
Florideophyceae	Ceramiales	Ceramiales	<i>Ceramium</i> sp.	70.00	5.87	5.26	70.00	8.98	6.29
			Ceramial A	16.00	0.14	0.03	16.00	0.95	0.15
			Ceramial B	3.00	0.07	<0.01	3.00	3.29	0.10
			<i>Grateuloupia</i> sp.	3.00	0.06	<0.01	3.00	2.63	0.08
		Dasyaceae	<i>Dasya</i> sp.	33.00	0.12	0.05	33.00	0.43	0.14
		Delesseriaceae	<i>Taenioma perpusillum</i>	40.00	0.29	0.15	40.00	0.87	0.35
		Rhodomelaceae	<i>Herposiphonia secunda f. secunda</i>	7.00	0.03	0.00	7.00	0.40	0.03
			<i>Herposiphonia</i> sp.	4.00	0.01	<0.01	4.00	0.12	<0.01
			<i>Laurencia humilis</i>	63.00	1.67	1.34	63.00	2.66	1.67
			<i>Lophosiphonia obscura</i>	42.00	1.52	0.82	42.00	3.14	1.32
			<i>Neosiphonia howei</i>	62.00	3.39	2.69	62.00	5.08	3.15
			<i>Neosiphonia simplex</i>	7.00	1.74	0.16	7.00	22.10	1.55
		<i>Polysiphonia pacifica var. delicatula</i>	73.00	7.30	6.82	73.00	9.62	7.03	
		Rodofita A	13.00	0.26	0.04	13.00	2.02	0.26	
	Rodofita B	4.00	0.32	0.02	4.00	8.90	0.36		
	Corallinales	Corallinaceae	<i>Amphiroa</i> sp.	81.00	3.28	3.40	81.00	4.12	3.34
			<i>Jania adherens</i>	89.00	2.84	3.23	89.00	3.80	3.38
	Gelidiales	Gelidiaceae	<i>Gelidium refugiensis</i>	98.00	19.09	23.95	98.00	19.32	18.93
			Gelidial A	6.00	0.09	0.01	6.00	1.24	0.07
			Gelidial B	8.00	0.08	0.01	8.00	0.94	0.08

Continua en página siguiente.

Tabla 3 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
			Gelidial C	5.00	0.19	0.01	5.00	4.45	0.22
			Gelidial D	3.00	0.03	<0.01	3.00	1.26	0.04
			Gelidial E	1.00	0.05	<0.01	1.00	5.86	0.06
		Gelidillaceae	<i>Gelidiella hancockii</i>	6.00	0.07	0.01	6.00	1.36	0.08
	Gigartinales	Cystocloniaceae	<i>Hypnea spinella</i>	19.00	0.62	0.15	19.00	6.54	1.24
	Gracilariales	Gracilariaceae	<i>Gracilaria</i> sp.	5.00	0.03	0.00	5.00	0.48	0.02
	Rhodymeniales	Champiaceae	<i>Champia parvula</i>	37.00	1.85	0.88	37.00	4.96	1.84
		Lomentariaceae	<i>Ceratodictyon tenue</i>	4.00	0.03	<0.01	4.00	1.08	0.04
			<i>Lomentaria hakodatensis</i>	5.00	0.01	<0.01	5.00	0.14	0.01
		Wrangeliaceae	<i>Lejolisia</i> sp.	1.00	0.00	<0.01	1.00	0.32	<0.01
			Rodofita C	1.00	0.02	<0.01	1.00	2.68	0.03
			Rodofita D	1.00	<0.01	<0.01	1.00	0.07	<0.01
			Rodofita E	11.00	0.17	0.02	11.00	1.48	0.16
			Rodofita F	2.00	0.09	<0.01	2.00	5.47	0.11
<b>Ochrophyta</b>				100	34.70	40.81	100	33.43	33.43
Phaeophyceae	Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyopteris delicatula</i>	53.00	2.49	1.69	53.00	5.89	3.12
			<i>Dictyota</i> sp.	49.00	1.35	0.85	49.00	3.77	1.85
			<i>Padina</i> sp.	20.00	0.15	0.04	20.00	1.03	0.21
	Ectocarpales	Acinetosporaceae	<i>Hincksia mitchelliae</i>	63.00	1.41	1.14	63.00	2.35	1.48
	Sphacelariales	Sphacelariaceae	<i>Sphacelaria hancockii</i> y <i>S. rigidula</i>	99.00	29.28	37.10	99.00	27.00	26.73
			Esfacelarial A	6.00	0.01	<0.01	6.00	0.45	0.03
			Esfacelarial B	3.00	0.02	<0.01	3.00	0.84	0.03
<b>Chlorophyta</b>				100	2.65	1.33	100	3.05	2.62

Continua en página siguiente.

Tabla 3 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
Ulvophyceae	Bryopsidales	Bryopsidaceae	<i>Bryopsis pennata</i> var. <i>minor</i>	24.00	0.53	0.16	24.00	3.18	0.76
		Codiaceae	<i>Codium</i> sp.	2.00	0.03	<0.01	2.00	1.16	0.02
	Cladophorales	Cladophoraceae	<i>Cladophora albida</i>	2.00	0.00	<0.01	2.00	0.06	0.00
			<i>Cladophora</i> sp. 1	1.00	0.00	<0.01	1.00	0.10	<0.01
			<i>Cladophora</i> sp. 2	38.00	1.23	0.60	38.00	2.37	0.90
			<i>Siphonocladus rigidus</i>	63.00	0.64	0.52	63.00	1.23	0.77
			<i>Ulva</i> sp.	18.00	0.22	0.05	18.00	0.87	0.16
	Ulvales	Ulvaceae	Ulval A	2.00	<0.01	<0.01	2.00	0.17	<0.01
			Ulval B	1.00	<0.01	<0.01	1.00	0.23	<0.01
				23	0.11	0.01	21	0.52	0.10
<b>Cyanobacteria</b>									
Cyanophyceae	Nostocales	Symphyonemataceae	<i>Brachytrichia quoyi</i>	13.00	0.06	0.01	13.00	0.32	0.04
		Rivulariaceae	<i>Calothrix</i> sp.	10.00	0.05	0.01	10.00	0.68	0.07
				100	1.10	0.46	81	1.15	0.52
<b>Mollusca</b>									
Bivalvia	Imparidentia	Mactridae	<i>Mactra californica</i>	10.00	0.01	0.00	10.00	0.14	0.01
	Arcoida	Arcidae	<i>Anadara tuberculosa</i>	14.00	0.02	<0.01	14.00	0.15	0.02
Bivalvo (22)			2.00	0.06	<0.01	2.00	3.29	0.07	
Gastropoda	Littorinimorpha	Tornidae	Gasterópodo (01)	23.00	0.03	0.01	23.00	0.12	0.03
		Assimineidae	<i>Assiminea californica</i>	3.00	0.09	0.00	3.00	6.16	0.18
		Barleeiidae	<i>Barleeia</i> sp. A	35.00	0.07	0.03	35.00	0.23	0.08
			<i>Barleeia</i> sp. B	18.00	0.03	0.01	18.00	0.18	0.03
			<i>Barleeia</i> sp. C	13.00	0.01	0.00	13.00	0.12	0.02
			Gasterópodo (04)	3.00	<0.01	<0.01	3.00	0.06	<0.01
	Cephalaspidea	Bullidae	<i>Bulla</i> sp.	4.00	0.01	<0.01	4.00	0.14	0.01
Caenogastropoda	Cerithiopsidae	<i>Selia assimilata</i>	2.00	<0.01	<0.01	2.00	0.39	0.01	

Continua en página siguiente.

Tabla 3 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
			<i>Cerithium</i> sp.	3.00	<0.01	<0.01	3.00	0.21	0.01
	Neogastropoda	Marginelidae	<i>Volvarina</i> sp.	3.00	0.01	<0.01	3.00	0.93	0.03
		Columbellidae	<i>Anachis</i> sp.	9.00	0.01	0.00	9.00	0.14	0.01
			<i>Mitrella caulerpae</i>	1.00	<0.01	<0.01	1.00	0.16	<0.01
	Hypsogastropoda	Triphoridae	<i>Aclophora robusta</i>	1.00	0.01	<0.01	1.00	0.89	0.01
			Gasterópodo (18)	1.00	<0.01	<0.01	1.00	0.32	<0.01
			Gasterópodo (21)	3.00	<0.01	<0.01	3.00	0.05	<0.01
			Gasterópodo (25)	1.00	<0.01	<0.01	1.00	0.05	<0.01
<b>Arthropoda</b>				100	1.01	0.45	65	1.41	0.91
Hexanauplia	Calanoida	Pontellidae	<i>Calanopia</i> sp. A	57.00	0.33	0.24	57.00	0.50	0.28
			<i>Calanopia</i> sp. B	6.00	0.01	<0.01	6.00	0.09	0.01
			Copépodo A	18.00	0.05	0.01	18.00	0.32	0.06
			Copépodo B	7.00	0.01	<0.01	7.00	0.12	0.01
Malacostraca	Decapoda	Strahlaxiidae	<i>Neaxius</i> spp.	43.00	0.06	0.03	43.00	0.17	0.07
Crustacea			Crustáceo	24.00	0.56	0.17	24.00	2.04	0.49
			Crustáceo (15)	4.00	<0.01	<0.01	4.00	0.08	<0.01
<b>Restos calcáreos</b>			Restos calcáreos	83.00	6.81	7.24	83.00	8.13	6.75
<b>Otros</b>				3.00	0.21	<0.01	3.00	17.80	0.53
			No identificado	11.00	0.33	0.05	11.00	3.01	0.33
			No identificado	1.00	0.09	0.00	1.00	21.38	0.21
			Parásitos	3.00	0.22	0.01	3.00	17.81	0.53
<b>Animal</b>				50.00	2.35	0.96	47	5.16	2.42
			Huevos	4.00	<0.01	<0.01	4.00	0.19	0.01
			No identificado	1.00	0.02	<0.01	1.00	4.69	0.05

Continúa en página siguiente.

Tabla 3 – *Continuación*

<b>Filo y clase</b>	<b>Orden</b>	<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>%FA</b>	<b>%P</b>	<b>%IIR</b>	<b>%FO</b>	<b>%PW</b>	<b>%W</b>
			No identificado	11.00	0.18	0.03	11.00	2.67	0.29
			Restos animales	34.00	2.15	0.94	34.00	6.12	2.08

#### 5.4.2. Alimentación por sexos

En el análisis de la dieta en las hembras de damisela gigante ( $n = 56$ ) se registró un total de 79 recursos tróficos, siendo los más importantes de acuerdo con %IIR, *S. hancockii* - *S. rigidula* (39.25 %), seguido por *G. refugiensis* (21.79 %), *P. pacifica* var. *delicatula* (7.79 %), restos calcáreos (6.69 %), *Amphiroa* sp. (4.45 %), *Ceramium* sp. (4.44 %), *J. adherens* (3.16 %), *N. howei* (2.39 %) y *L. humilis* (1.72 %), acumulando el 90 % del IIR (Tab. 5 y Fig. 11).

De acuerdo con el método gravimétrico específico de las presas %W, los principales componentes en la dieta de las hembras fueron, *S. hancockii* - *S. rigidula* (26.04 %), seguido por *G. refugiensis* con (17.42 %), *P. pacifica* var. *delicatula* (7.93 %), restos calcáreos (7.51 %), *Ceramium* sp. (6.22 %), *Amphiroa* sp. (4.41 %), *J. adherens* (3.75 %), *N. howei* (2.59 %), *N. simplex* (2.69 %), *D. delicatula* (2.66 %), *Dictyota* sp. (2.20 %), *L. humilis* (2.19 %), restos animales (1.90 %) y *C. parvula* (1.77 %), los cuales representaron el 90 % del %W (Tab. 5 y Fig. 11).

En la dieta de los machos ( $n = 44$ ) se observó un total de 73 ítems. Dónde los más importantes en términos del IIR fueron *S. hancockii* - *S. rigidula* (33.71 %), seguido por *G. refugiensis* (27.33 %), restos calcáreos (8.01 %), *Ceramium* sp. (6.52 %), *P. pacifica* var. *delicatula* (5.06 %), *Amphiroa* sp. (2.11 %), *J. adherens* (3.33 %), *N. howei* (3.12 %) y *L. humilis* (0.80 %) (Tab. 6 y Fig. 11).

Mientras que, de acuerdo con el %W, los principales componentes de la dieta en machos fueron, *S. hancockii* - *S. rigidula* (27.60 %), seguido por *G. refugiensis* (20.85 %), restos calcáreos (7.08 %), *Ceramium* sp. (6.37 %), *P. pacifica* var. *delicatula* (5.62 %), *N. howei* (3.86 %), *J. adherens* (2.92 %), *D. delicatula* (2.51 %), restos de animales (2.31 %), *Amphiroa* sp. (1.97 %), *C. parvula* (1.91 %), *Dictyota* sp. (1.40 %), *H. mitchelliae* (1.83 %), *Siphonocladus rigidus* (1.18 %), *L. humilis* (1.02 %) y *N. simplex* (0.09 %), que en conjunto suman el 90 % del %W (Tab. 6 y Fig. 11).

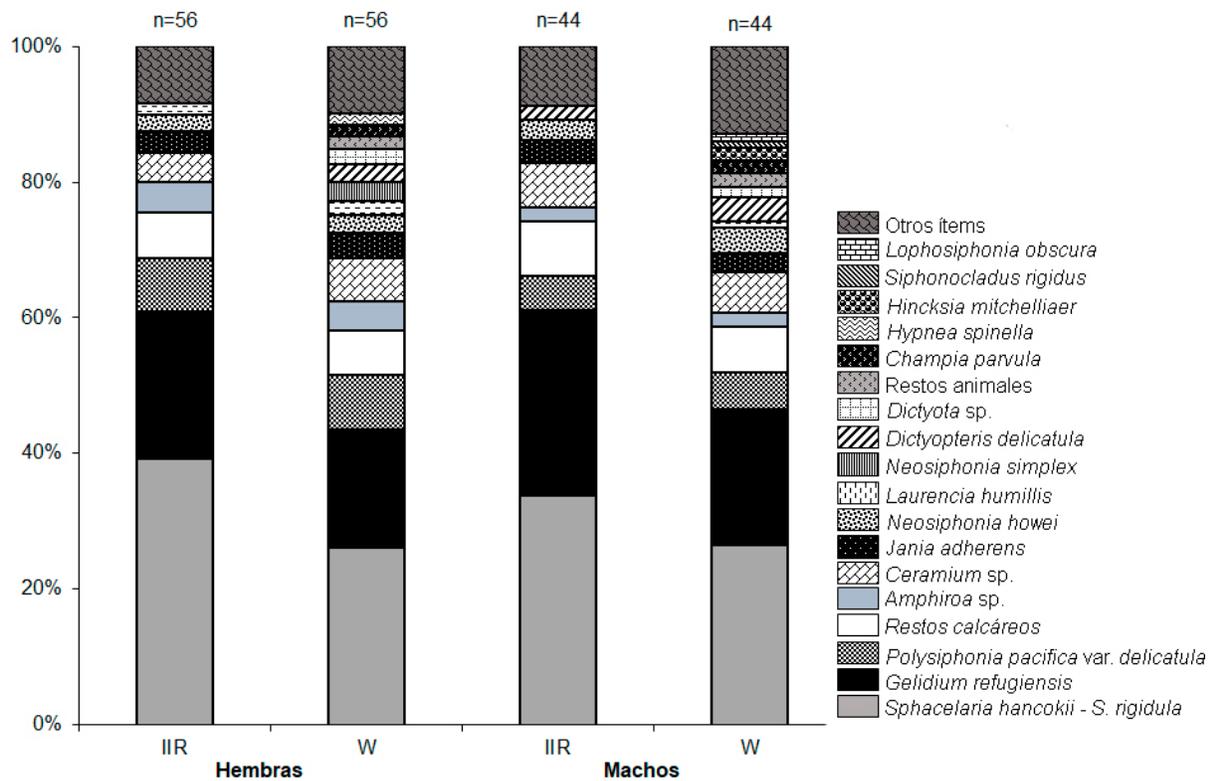


Figura 11. Principales artículos alimentarios en hembras y machos de *Microspathodon dorsalis*, de acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice gravimétrico específico de las presas (%W).

### 5.4.3. Alimentación por estadio de madurez sexual

En el análisis de la alimentación por madurez sexual, los ejemplares juveniles de damisela gigante (n = 23) tuvieron un total de 59 componentes alimentarios. Dónde los más importantes de acuerdo con el IIR fueron, *S. hancockii* - *S. rigidula* (32.85%) seguido por *G. refugiensis* (25.75%), *Ceramium* sp. (8.53%), *Amphiroa* sp. (6.85%), *J. adherens* (4.45%), restos calcáreos (4.13%), *D. delicatula* (3.60%), *P. pacifica* var. *delicatula* (3.07%) y *H. mitchelliae* (2.21%), constituyendo el 90% de importancia relativa en la alimentación de las damiselas juveniles (Tab. 7 y Fig. 12).

Respecto al %W los componentes de mayor relevancia fueron, *S. hancockii* - *S. rigidula* (20.21%) seguido por *G. refugiensis* (17.53%), *Ceramium* sp. (10.87%), *Amphiroa* sp. (6.03%), *D. delicatula* (5.18%), *Dictyota* sp. (4.21%), restos calcáreos (4.20%), *P. pacifica* var. *delicatula* (3.98%), *J. adherens* (3.89%), restos animales (2.85%), *H. spinella* (2.77%), *H. mitchelliae* (2.75%), *C. parvula* (1.91%), *L. obscura* (1.82%) y parásitos (1.78%) (Tab. 7 y Fig. 12).

Para los ejemplares adultos de *M. dorsalis* (n = 77), se registró un total de 83 re-

cursos tróficos en la alimentación. De los cuales, se consideran los más importantes con base en el IIR a *S. hancockii* - *S. rigidula* (37.47%) seguido por *G. refugiensis* (23.54%), *Ceramium* sp. (4.66%), *Amphiroa* sp. (2.82%), *J. adherens* (3.01%), restos calcáreos (7.93%), *P. pacifica* var. *delicatula* (7.49%) y *N. howei* (3.22%) (Tab. 8 y Fig. 12).

Mientras que, de acuerdo con el %W los principales recursos tróficos en los ejemplares adultos fueron, *S. hancockii* - *S. rigidula* (28.68%) seguido por *G. refugiensis* (7.93%), restos calcáreos (7.51%), *Ceramium* sp. (4.92%), *N. howei* (3.73%), *J. adherens* (3.23%), *Amphiroa* sp. (2.53%), *D. delicatula* (2.51%), *N. simplex* (1.98%), restos animales (1.85%), *C. parvula* (1.81%), *L. humilis* (1.76%), *L. obscura* (1.17%) y *Dictyota* sp. (1.14%) (Tab. 8 y Fig. 12).

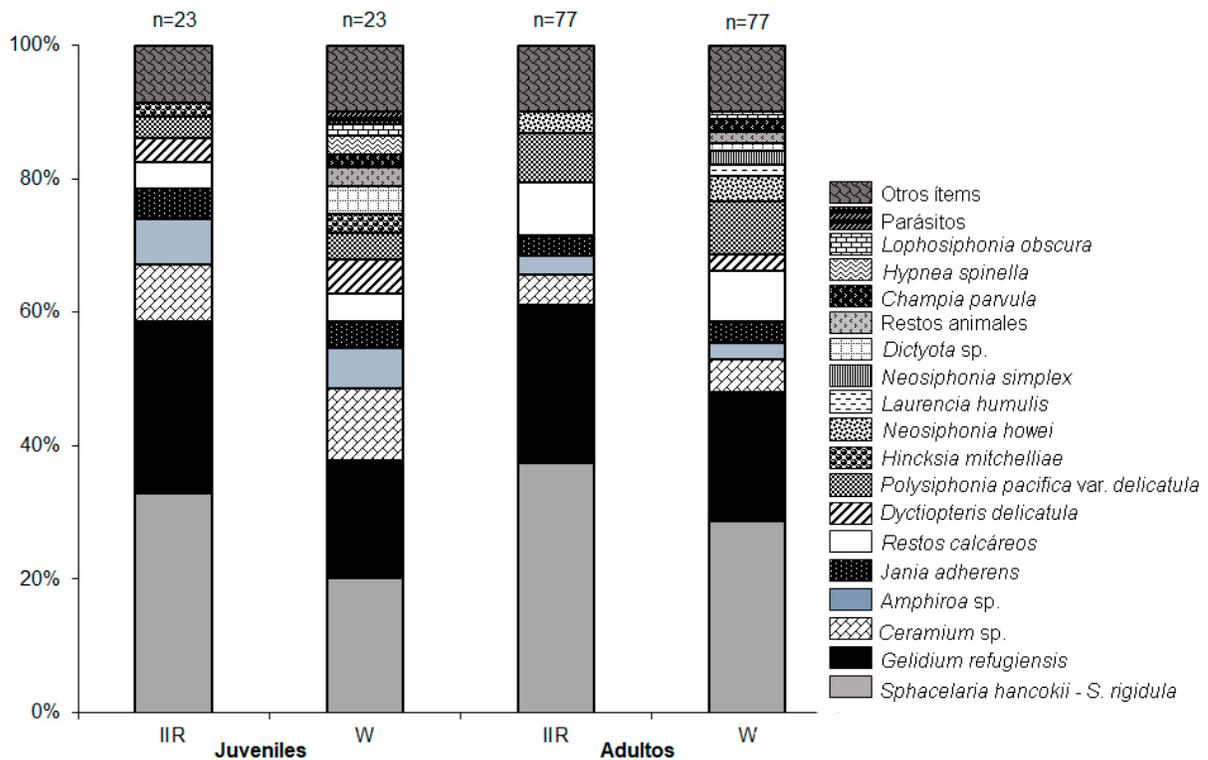


Figura 12. Principales artículos alimentarios en juveniles y adultos de *Microspathodon dorsalis*, de acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice gravimétrico específico de las presas (%W).

#### 5.4.4. Alimentación por temporada

En la alimentación de los ejemplares de *M. dorsalis* capturados durante la temporada cálida (n=49) se registró un total de 69 recursos tróficos. Con base en el IIR los artículos alimentarios de mayor importancia fueron, *S. hancockii* - *S. rigidula* (49.09 %) seguido por *G. refugiensis* (25.31 %), restos calcáreos (7.93 %), *P. pacifica* var. *delicatula* (4.31 %), *J. adherens* (2.80 %) y *Amphiroa* sp. (1.62 %) (Tab. 9 y Fig. 13).

Mientras que de acuerdo con el %W para los ejemplares en la temporada cálida, se presento el siguiente orden de importancia, *S. hancockii* - *S. rigidula* (36.10 %) seguido por *G. refugiensis* (22.28 %), restos calcáreos (8.16 %), *P. pacifica* var. *delicatula* (5.62 %), *J. adherens* (3.20 %), *Ceramium* sp. (2.64 %), *D. delicatula* (1.58 %), *H. mitchelliae* (1.85 %), *Amphiroa* sp. (1.63 %), *Dictyota* sp. (1.58 %), restos animales (1.39 %), *Bryopsis pennata* var. *minor* (1.22 %), *N. howei* (1.21 %) y *L. humilis* (Tab. 9 y Fig. 13).

En las damiselas capturadas durante la temporada fría (n=51) se registraron 74 recursos tróficos en la alimentación, entre los cuales destacan, *S. hancockii* - *S. rigidula* (22.93 %) seguido por *G. refugiensis* (21.69 %), *Ceramium* sp. (10.70 %), *P. pacifica* var. *delicatula* (9.64 %), restos calcáreos (6.16 %), *Amphiroa* sp. (5.27 %), *N. howei* (4.91 %), *J. adherens* (3.55 %), *C. parvula* (2.86 %) y *D. delicatula* (2.81 %), en términos del IIR (Tab. 10 y Fig. 13).

Mientras que, de acuerdo con los valores del %W para las damiselas en la temporada fría, los artículos alimentarios mas importantes fueron *S. hancockii* - *S. rigidula* (17.72 %), seguido por *G. refugiensis* (15.70 %), *Ceramium* sp. (9.79 %), *P. pacifica* var. *delicatula* (8.36 %), restos calcáreos (5.39 %), *N. howei* (5.00 %), *Amphiroa* sp. (4.96 %), *D. delicatula* (4.23 %), *J. adherens* (3.55 %), *C. parvula* (3.50 %), restos animales (2.73 %), *N. simplex* (2.49 %), *L. humilis* (2.23 %), *Dictyota* sp. (2.10 %), *L. obscura* (1.77 %) e *H. spinella* (1.40 %) (Tab. 10 y Fig. 13).

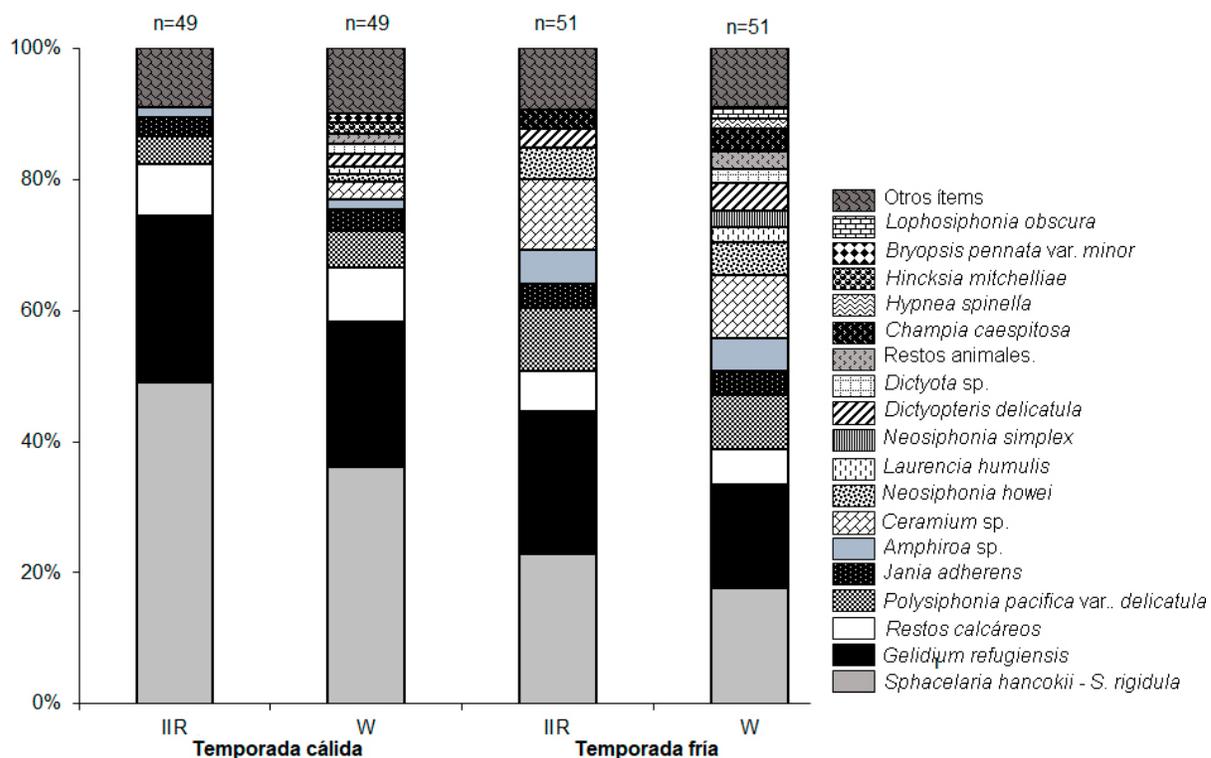


Figura 13. Principales artículos alimentarios de *Microspathodon dorsalis* durante las temporadas cálida y fría, de acuerdo con el índice de importancia relativa (%IIR) e índice gravimétrico específico de las presas (%W).

## 5.5. Análisis de variaciones alimentarias

El análisis multivariado de permutación de varianza (PERMANOVA) de la alimentación de *M. dorsalis* por categorías, registró la existencia de diferencias alimentarias significativas entre estadios de madurez sexual y entre temporadas (Tab. 4), más no en su interacción. Tampoco se presentaron diferencias alimentarias significativas entre sexos, su interacción con los factores de madurez sexual y temporada, ni en la interacción de todos los factores analizados.

Tabla 4. Resultados del análisis multivariado de permutación de varianza (PERMANOVA) por factores y sus interacciones.

<b>Factor</b>	<b>F</b>	<b>r</b>	<b>p</b>	<b>significativo</b>
Sexo	1.54	0.01	0.09	no
Madurez	2.58	0.02	0.01	si
Temporada	5.44	0.05	0.01	si
Sexo-Madurez	1.27	0.01	0.27	no
Sexo-Temporada	1.08	0.01	0.37	no
Madurez-Temporada	1.78	0.01	0.09	no
Sex - Mad - Temp	0.98	0.01	0.39	no

## 5.6. Amplitud trófica y estrategia alimentaria general

De manera general, la amplitud trófica de *M. dorsalis* de acuerdo con el índice de Levin's fue de  $Bi = 0.04$ , reflejo de una estrategia alimentaria especialista. En el análisis gráfico se observó a *Sphacelaria hancockii* y *S. rigidula* como el componente trófico más importante, con una contribución superior al 25%, seguida por *Gelidium refugiensis* que se presentó apenas por debajo del 25%. *Neosiphonia howei* registró una abundancia específica similar a *G. refugiensis*, sin embargo es menos frecuente en la alimentación. *Ceramium* sp., *P. pacifica* var. *delicatula* y restos calcáreos se ubicaron por encima del 5%, al igual que los componentes mencionados previamente, muy frecuentes en la alimentación de la damisela gigante. El resto de los artículos alimentarios aportaron una contribución inferior al 5% de la alimentación (cada uno), y se presentó en el 30 al 70% de los organismos (Fig. 14).

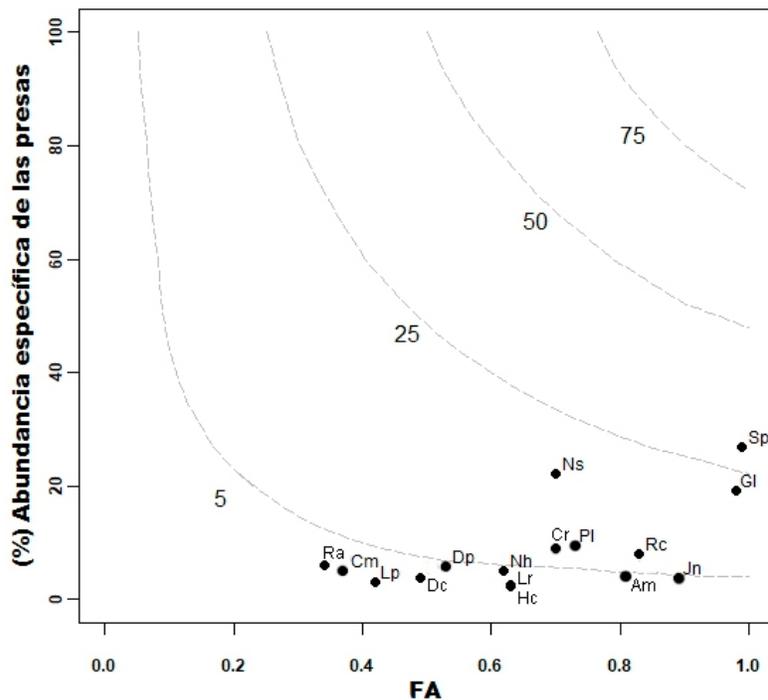


Figura 14. Gráfico de Costello; porcentaje de abundancia específica de las presas (%PW) por el porcentaje de frecuencia de aparición (%FA) en la alimentación general de *Microspathodon dorsalis*. Los puntos representan a los artículos alimentarios, *Amphiroa* sp. (Am), *Champia parvula* (Cm), *Ceramium* sp. (Cr), *Dictyota* sp. (Dc), *Dictyopteris delicatula* (Dp), *Gelidium refugiensis* (GI), *Hincksia mitchelliae* (Hc), *Jania adherens* (Jn), *Laurencia humilis* (Lr), *Lophosiphonia obscura* (Lp), *Neosiphonia howei* (Nh), *Neosiphonia simplex* (Ns), *Polysiphonia pacifica* var. *delicatula* (PI), restos animales (Ra), restos calcáreos (Rc), *Sphacelaria hancockii* y *S. rigidula* (Sp).

## 5.7. Amplitud trófica y estrategia alimentaria por sexos

Para las hembras de *M. dorsalis* se obtuvo un valor de amplitud trófica, de acuerdo con el Levin's de  $Bi = 0.04$ , esto indicó una estrategia especialista, al igual que lo observado de manera general para la especie. En cuanto al análisis gráfico, los recursos tróficos de mayor importancia fueron *S. hancockii* - *S. rigidula*, y *G. refugiensis* con una contribución aproximada al 25%. *Amphiroa* sp., *Jania adherens*, restos calcáreos, *P. pacifica* var. *delicatula* y *Ceramimum* sp. se ubicaron en segundo orden de importancia, con una contribución a la alimentación, superior al 5%. El resto de los componentes aportaron una contribución individual inferior al 5%, sin embargo mostraron variaciones amplias de frecuencia en la alimentación. Donde *D. delicatula*, *N. howei* y *L. humilis* se presentaron en cerca del 60% de los organismos, mientras que *C. caespitosa* y *Dictyota* sp. Se registraron en alrededor del 40% y restos animales, *H. spinella* y *N. simplex* se registraron en menos del 30% de los individuos, destacando entre estas últimas *N. simplex* con un porcentaje de abundancia cercano al 30%.

En el caso de los machos, la amplitud trófica fue de  $Bi = 0.05$ , un valor propio de especies con hábitos alimentarios especialistas. El análisis gráfico ubica a *S. hancockii* - *S. rigidula* como el componente de mayor contribución en la alimentación, por encima del 25% y a *G. refugiensis* como el segundo componente, en orden de importancia, con una contribución cercana al 25%. Además, se observó a restos calcáreos, *P. pacifica* var. *delicatula* y *Ceramium* sp. con una aportación individual a la alimentación, superior al 5%. Destacando a *J. adherens* justo por debajo del 5%. El resto de los componentes fueron poco abundantes y se presentaron entre el 40% y 80% de los organismos (Fig. 15).

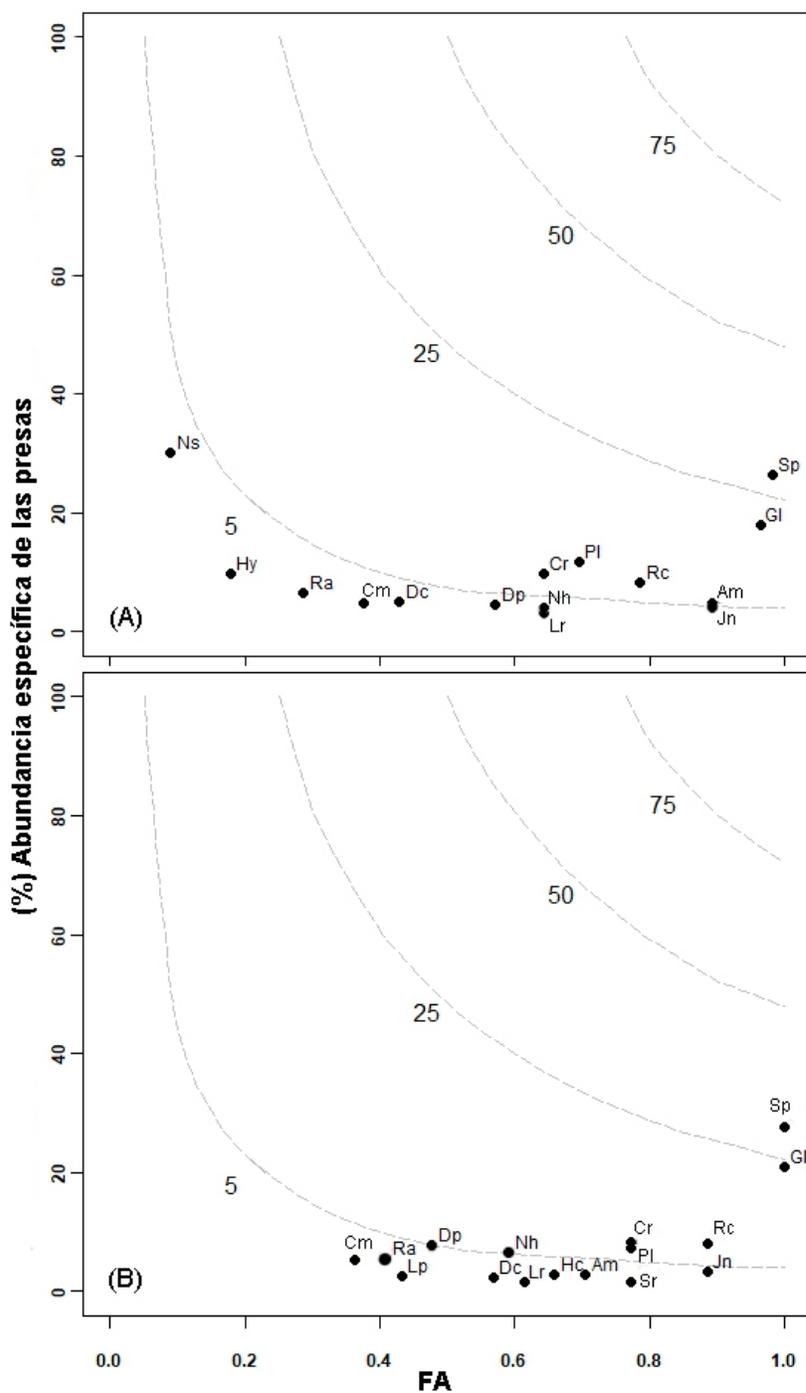


Figura 15. Gráfico de Costello; porcentaje de abundancia específica de las presas (%PW) por el porcentaje de frecuencia de aparición (%FA) en la alimentación de hembras (A) y machos (B) de *Microspathodon dorsalis*. Los puntos representan a los artículos alimentarios, *Amphiroa* sp. (Am), *Champia parvula* (Cm), *Ceramium* sp. (Cr), *Dictyota* sp. (Dc), *Dictyopterus delicatula* (Dp), *Gelidium refugiensis* (Gl), *Hincksia mitchelliae* (Hc), *Hypnea spinella* (Hy), *Jania adherens* (Jn), *Laurencia humilis* (Lr), *Lophosiphonia obscura* (Lp), *Neosiphonia howei* (Nh), *Neosiphonia simplex* (Ns), *Polysiphonia pacifica* var. *delicatula* (Pl), restos animales (Ra), restos calcáreos (Rc), *Siphonocladus rigidus* (Sr), *Sphacelaria hancockii* y *S. rigidula* (Sp).

## 5.8. Amplitud trófica y estrategia alimentaria por estadios de madurez sexual

La amplitud trófica de las damiselas juveniles según Levin's fue de  $Bi = 0.07$ , característico de especies con hábitos especialistas. En el análisis gráfico se presentó *S. hancockii* - *S. rigidula* con la mayor contribución, justo por debajo del 25% y seguida por *G. refugiensis* con una frecuencia de aparición del 90%. *Ceramium* sp. contribuyó con el 10% y se registró en el 60% de los organismos. *Amphiroa* sp. y *D. delicatula* apenas aportaron encima del 5% con frecuencias cercanas al 90% y 60%, respectivamente. El resto de las especies tuvo una contribución menor al 5%, de los cuales destaca la presencia de parásitos que, si bien se encontraron dentro del tracto alimentario, son considerados como agentes nocivos para la damisela gigante.

Los adultos tuvieron una amplitud trófica de  $Bi = 0.04$ , valor característico de una estrategia alimentaria especialista. En el análisis gráfico se observó a *S. hancockii* - *S. rigidula* con una contribución a la alimentación de aproximadamente 30%, seguida por *G. refugiensis* que contribuye con cerca del 20% a la alimentación. Restos calcáreos, *P. pacifica* var. *delicatula* y *Ceramium* sp. se ubicaron arriba del 5% y el resto de los componentes por debajo de ese valor, presentes entre el 40% y 70% de los organismos. Destacó la presencia de *N. simplex* en el 10% de los organismos con alta abundancia (Fig.16).

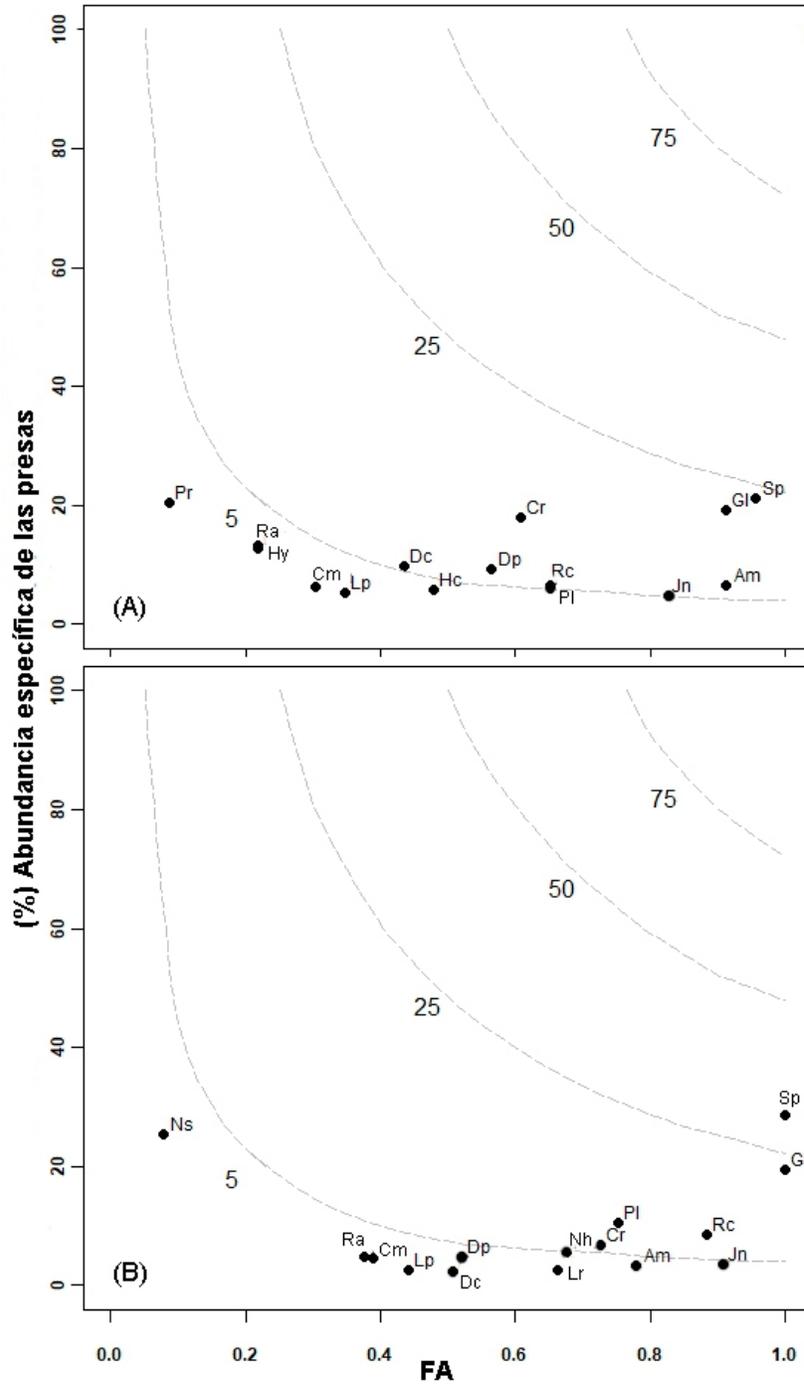


Figura 16. Gráfico de Costello; porcentaje de abundancia específica de las presas (%PW) por el porcentaje de frecuencia de aparición (%FA) en la alimentación de juveniles (A) y adultos (B) de *Microspathodon dorsalis*. Los puntos representan a los artículos alimentarios, *Amphiroa* sp.(Am), *Champia parvula* (Cm), *Ceramium* sp. (Cr), *Dictyota* sp. (Dc), *Dictyopteris delicatula* (Dp), *Gelidium refugiensis* (Gl), *Hinckesia mitchelliae* (Hc), *Hypnea spinella* (Hy), *Jania adherens* (Jn), *Laurencia humilis* (Lr), *Lophosiphonia obscura* (Lp), *Neosiphonia howei* (Nh), *Neosiphonia simplex* (Ns), *Polysiphonia pacifica* var. *delicatula* (PI), Parásitos (Pr), restos animales (Ra), restos calcáreos (Rc), *Sphacelaria hancockii* y *S. rigidula* (Sp).

## 5.9. Amplitud trófica y estrategia alimentaria por temporada

En los ejemplares capturados durante la temporada cálida ( $n = 49$ ) la amplitud trófica de acuerdo con el Levin's fue de  $Bi = 0.03$ , propia de hábitos alimentarios especialistas. El análisis gráfico de la estrategia alimentaria indicó que *S. hancockii* - *S. rigidula* fue el componente dominante en la alimentación, que contribuyó con alrededor del 40 % de importancia en la alimentación. *G. refugiensis* fue la segunda especie dominante contribuyendo con el 25 % de importancia a la alimentación. *P. pacifica* var. *delicatula* y restos calcáreos se ubicaron apenas por arriba del 5 % de importancia. Mientras que el resto de las especies tuvieron una contribución inferior al 5 %, entre estas se pudieron distinguir dos grupos, con base en su frecuencia de aparición. El primer grupo se integró por *J. adherens* y *Amphiroa* sp., que aparecieron en el 80 % de los organismos; y el segundo grupo formado por *Ceramium* sp., *L. humilis*, *H. mitchelliae*, *N. howei*, *Dictyota* sp., *D. delicatula*, *B. pennata* var. *minor* y restos animales, presentes en menos del 60 % de los organismos.

En el caso de los ejemplares capturados durante la temporada fría ( $n = 51$ ), la amplitud trófica de Levin's fue de  $Bi = 0.08$ . El análisis gráfico, señaló una distribución más homogénea de los recursos tróficos, donde *S. hancockii* - *S. rigidula* y *G. refugiensis* fueron las especies sobresalientes con una contribución a la alimentación cercana al 15 %. *Ceramium* sp., *P. pacifica* var. *delicatula*, restos calcáreos, *N. howei* y *Amphiroa* sp. tuvieron valores por encima del 5 % de la importancia de la alimentación. Mientras que el resto de las especies se ubicaron por debajo del 5 %, entre las que sobresalieron *N. howei* que a pesar de presentarse en apenas el 10 % de los organismos, registró una abundancia específica superior a *G. refugiensis* y *S. hancockii* - *S. rigidula* (Fig. 17).

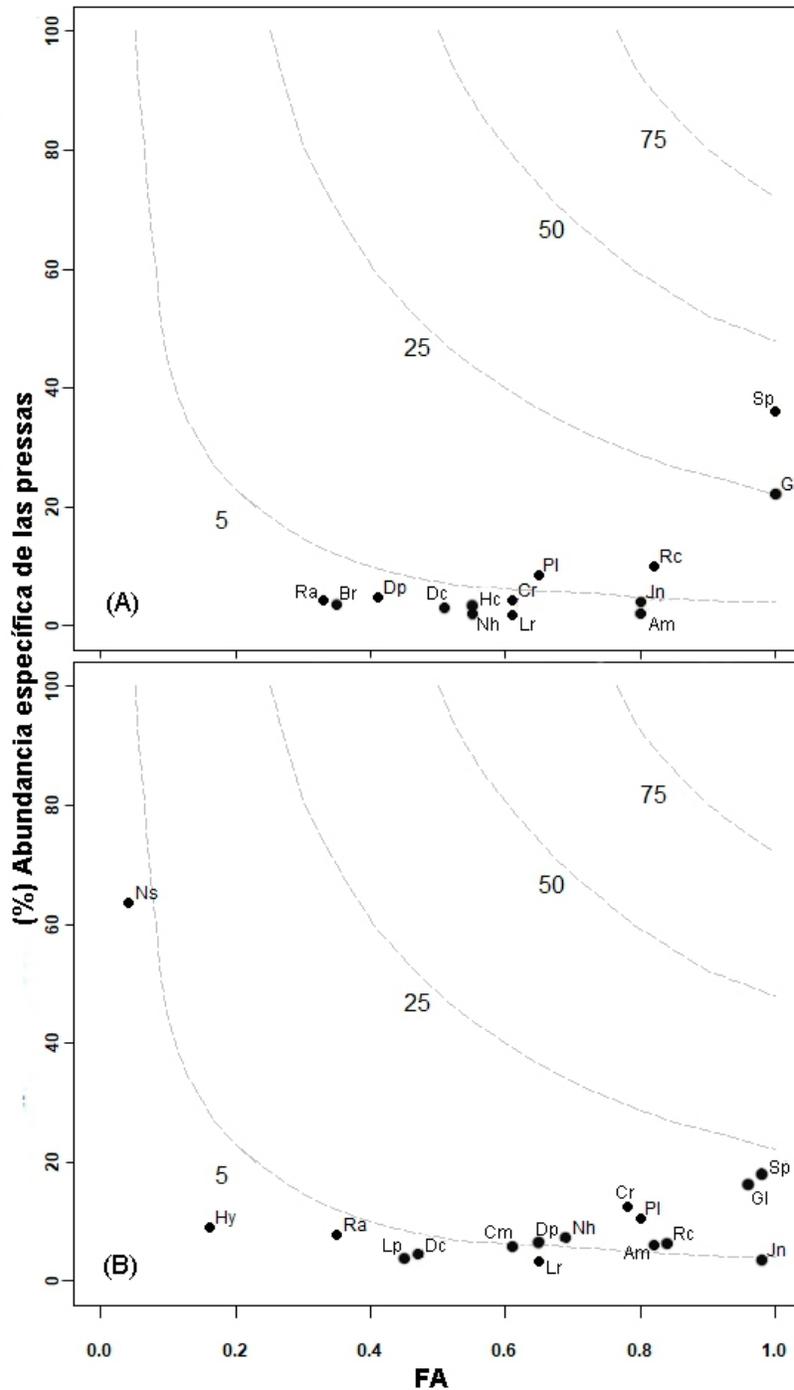


Figura 17. Gráfico de Costello; porcentaje de abundancia específica de las presas (%PW) por el porcentaje de frecuencia de aparición (%FA) en la alimentación de *Microspathodon dorsalis* durante las temporadas cálida (A) y fría (B). Los puntos representan a los artículos alimentarios, *Amphiroa* sp. (Am), *Bryopsis pennata* var. *minor* (Br), *Champia parvula* (Cm), *Ceramium* sp. (Cr), *Dictyota* sp. (Dc), *Dictyopteris delicatula* (Dp), *Gelidium refugiensis* (Gl), *Hincksia mitchelliae* (Hc), *Hypnea spinella* (Hy), *Jania adherens* (Jn), *Laurencia humilis* (Lr), *Lophosiphonia obscura* (Lp), *Neosiphonia howei* (Nh), *Neosiphonia simplex* (Ns), *Polysiphonia pacifica* var. *delicatula* (Pl), restos animales (Ra), restos calcáreos (Rc), *Sphacelaria hancockii* y *S. rigidula* (Sp).

## 5.10. Nivel trófico

De acuerdo con la ecuación de nivel trófico ( $NT$ ) propuesta por Cortés (1999) estimada con base en los componentes de la alimentación de la damisela gigante ( $n=100$ ), se estableció que de manera general *M. dorsalis* es una especie herbívora ( $NT = 2.07$ ), debido a que se alimentó mayormente de macroalgas. El nivel trófico obtenido para las alimentación de hembras ( $NT = 2.01$ ), machos ( $NT = 2.01$ ), juveniles ( $NT = 2.00$ ), adultos ( $NT = 2.01$ ), temporada cálida ( $NT = 2.00$ ) y fría ( $NT = 2.01$ ), también señalaron unos hábitos herbívoros.

## 5.11. Caracterización del proceso de pH

Los valores de pH registrados en el estómago y las regiones anterior, media y posterior del intestino se mantuvieron entre pH 4 y 8. En el estómago se presentaron valores de pH 4 - 7, mientras que en el intestino anterior, medio y posterior fueron de pH 6 - 8, dónde el mínimo valor correspondió al estómago con pH 4 y el máximo al intestino con pH 8 (Fig. 18).

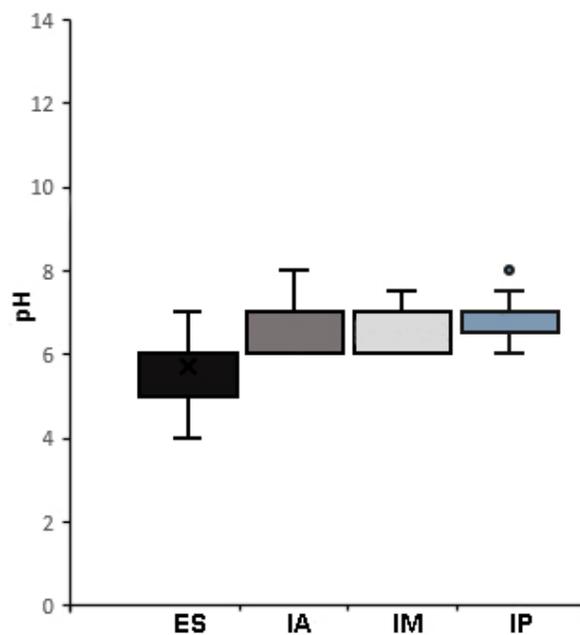


Figura 18. Valores de pH registrados en el estómago (E), intestino anterior (IA), medio (IM) y posterior (IP) de la damisela gigante *Microspathodon dorsalis*.

## 5.12. Descripción morfológica del aparato cráneo-mandibular

### 5.12.1. Mandíbulas y suspensorio

**Premaxila:** La premaxila es un hueso par de la mandíbula superior. La superficie dorsal es convexa, en el extremo de la parte anterior se encuentra el proceso ascendente, es elevado y presenta una curvatura hacia la parte anterior; enseguida se encuentra el proceso articular, es abultado y tiene una sínfisis en la cara interior y en el extremo posterior se encuentra el proceso maxilar, poco elevado con una punta aguzada. La superficie ventral es cóncava y está provista de dientes incisivos insertos en una matriz de tejido conectivo, se observan cuatro hileras de dientes de reemplazo con un arreglo semicircular (Fig. 19 A, 26 y 25).

**Maxila:** La maxila es un hueso par de la mandíbula superior. Es una pieza alargada con una torsión en el extremo anterior, de aproximadamente 90° en dirección dorsal, formando una concavidad con el borde ventral aguzado y el borde dorsal casi cuadrado. En la parte mesial el hueso se angosta y en el extremo posterior se forma una concavidad dorsiventral que se abre en forma de abanico, el cual se une al hueso angular (Fig. 19 B, 26 y 25).

**Dentario:** El dentario es un hueso par de la mandíbula inferior. Tiene forma de imagen especular de una "L", donde el brazo largo ubicado en la parte posterior se extiende en dirección dorsal ligeramente curvado, denominado proceso coronoide. Dorsalmente, en la parte inferior surge un proceso menos elevado que sigue la misma dirección del proceso coronoide. En la intersección de sus brazos se forma una concavidad llamada fosa de Meckel. Ventralmente, se presenta una concavidad en la cual se presenta una matriz de tejido conectivo donde están insertados dientes incisivos dispuestos en hileras. Finalmente, en la cara interna de la porción anterior tiene la sínfisis mandibular por la cual se une a su par (Fig. 19 C).

**Angular y retroarticular:** Huesos pareados de la mandíbula inferior. El angular tiene forma aplanada y larga, el extremo anterior tiene forma de lengüeta con bordes casi cuadrados y tiene una depresión poco profunda en la superficie ventral anterior. El extremo posterior es más largo en la parte inferior, donde se encuentra fusionado ventralmente el retroarticular. Este último tiene forma triangular con base cóncava dirigida a la parte anterior (Fig. 19 D).

**Palatino:** El palatino es un hueso par del suspensorio. Es una pieza tubular arqueada, con el borde interno liso formando un semicírculo y borde externo angular con tres caras desiguales. La porción anterior es ancha y se hace angosta hacia la terminación posterior. En la cara interna surgen tres procesos equidistantes poco elevados ((Fig. 19 E).

**Complejo cuadrado-simpléctico-endopterigoides-ectopterigoides:** Este complejo se forma por la fusión de cuatro huesos del aparato suspensorio. El primero es el cuadrado, un hueso aplanado con forma triangular que tiene una proyección con borde redondeado en la superficie posteroventral y un cóndilo en el borde anteroventral. El cuadrado está unido al metapterigoides por el simpléctico, que se inserta en la porción dorsoposterior del cuadrado y ventroposterior del metapterigoides. El simpléctico es un hueso pequeño con una cuña hacia la parte anterior y una muesca hacia la parte posterior. El metapterigoides es un hueso aplanado con forma triangular con vértice en dirección anterior, donde se empalma con el edopterigoides. Este último es un hueso con forma de abanico en la superficie dorsal y que en su parte ventroposterior se superpone al cuadrado y al metapterigoides (Fig. 19 F).

**Hiomandibular:** El hiomandibular es un hueso par de la serie del suspensorio. Es delgado y largo con el borde interno recto y el externo redondeado, que forma parte del aparato suspensorio. La porción superior o cabeza es más amplia que la inferior o tallo. Ventralmente, la porción superior carece de cóndilos y en la inferior presenta una cresta o quilla en forma de "V" invertida. La superficie dorsal es plana con estriaciones que surgen de la parte mesial (Fig. 21).

**Vómer:** El vómer es un hueso alargado en forma de flecha con punta redondeada, dispuesta en dirección anterior que se encuentra fusionado por su cara dorsal al piso de la bóveda craneal (Fig. 20).

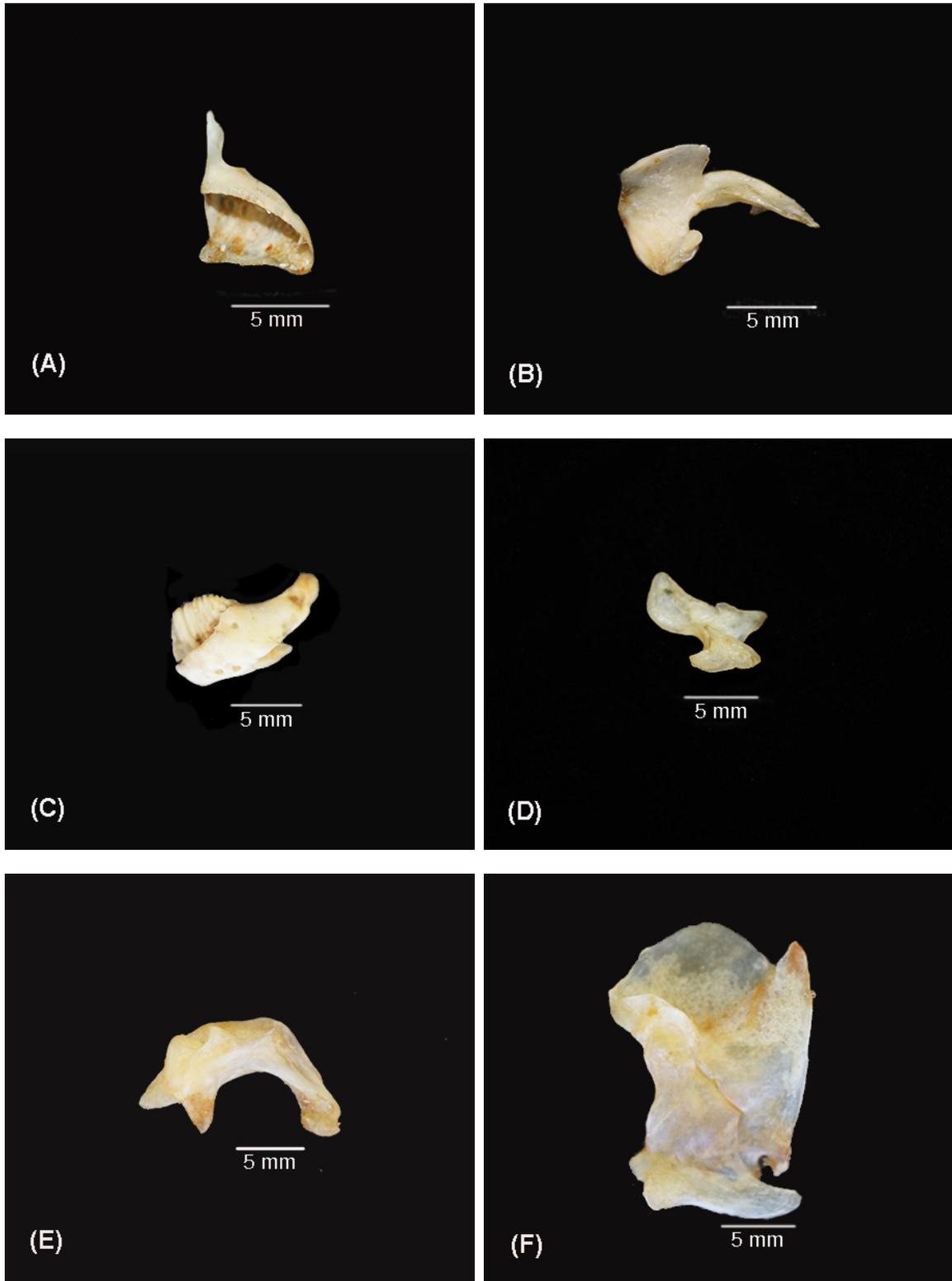


Figura 19. Huesos de la mandíbula y suspensorio de *Microspathodon dorsalis*, vista anteroventral de la premaxila (A), vista ventroposterior de la maxila (B), vista anterolateral del dentario (C), vista mesial del angular (D), vista mesial del palatino (E), y vista lateral del complejo cuadrado-simpléctico-edopterigoides-ectopterigoides (F).

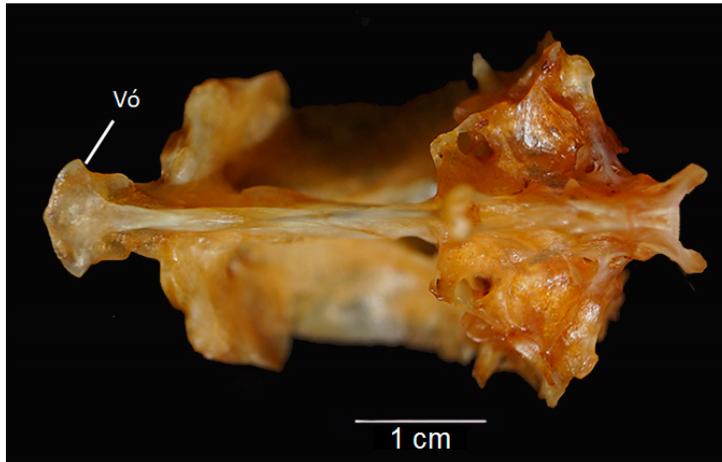


Figura 20. Vista ventral del vómer (Vó) fusionado a la base del neurocraneo de *Microspathodon dorsalis*.



Figura 21. Vista lateral del hiomandibular de *Microspathodon dorsalis*.

### 5.12.2. Serie opercular

**Interopérculo:** Es un hueso laminar de forma rectangular, tiene una cresta en el borde dorsal que va desde la parte anterior hasta la posterior. Se une al preopérculo por la porción anterodorsal y al subopérculo por la posterodorsal (Fig. 22 I).

**Preopérculo:** Es un hueso laminar alargado en forma de gancho con el borde posterior liso. Presenta una cresta en la parte media que se extiende a lo largo de la cara interna. Además, tiene una oquedad en la porción anteroventral de la cara externa. El preopérculo se une ventralmente al interopérculo, posteroventralmente al subopérculo y posterodorsalmente al opérculo (Fig. 22 P).

**Opérculo:** Es un hueso laminar en forma poligonal de cinco lados con un vértice en dirección ventral. En el lado dorsoposterior presenta una fosa articular. Se une al subopérculo por la porción ventral y al preopérculo por la porción anterodorsal (Fig. 22 O).

**Subopérculo** Es un hueso laminar en forma de “V” con el vértice en dirección ventral. Tiene bordes lisos con una depresión en la porción anteroventral. Se une dorsalmente al opérculo, anteroventralmente al interopérculo y anterodorsalmente al opérculo (Fig. 22 S).

### 5.12.3. Serie hioidea

El eje de la serie hioidea está formado por una serie de huesos fusionados. En la parte anterior se encuentran el hipohial dorsal e hipohial ventral. En la parte media el hueso ceratoepihial y en el extremo de la parte posterodorsal el interhial (Fig. 23 A).

**Radios branquióstegos:** Son seis huesos pares, largos, delgados y arqueados que se articulan al ceratoepihial.

**Urohial:** Es un hueso impar plano en forma triangular, presenta un cóndilo en la superficie dorsoanterior por medio del cual se articula a la parte anterior del aparato hioideo (Fig. 23 B).



Figura 22. Huesos de la serie opercular *Microspathodon dorsalis*, vista lateral del preoperculo (P), interoperculo (I), operculo (O) y suboperculo (S).

#### 5.12.4. Arcos faríngeos

El eje del aparato faríngeo está formado por la unión de una serie de huesos, en la parte más anterior se ubica el basiial, superpuesto a la porción anterodorsal del hueso basibranchial uno, al cual también se superpone, en la superficie dorsal, el basibranchial dos y éste último se une posteriormente al basibranchial tres. A este eje se unen cinco arcos faríngeos, los primeros cuatro constituidos en la parte ventral por los huesos pares hipobranchial y ceratobranchial, y por la parte dorsal por el hueso par epibranchial. El quinto arco faríngeo está constituido únicamente por el ceratobranchial modificado, el cual tiene forma de “Y” invertida y se conoce como molino faríngeo (Fig. 24).

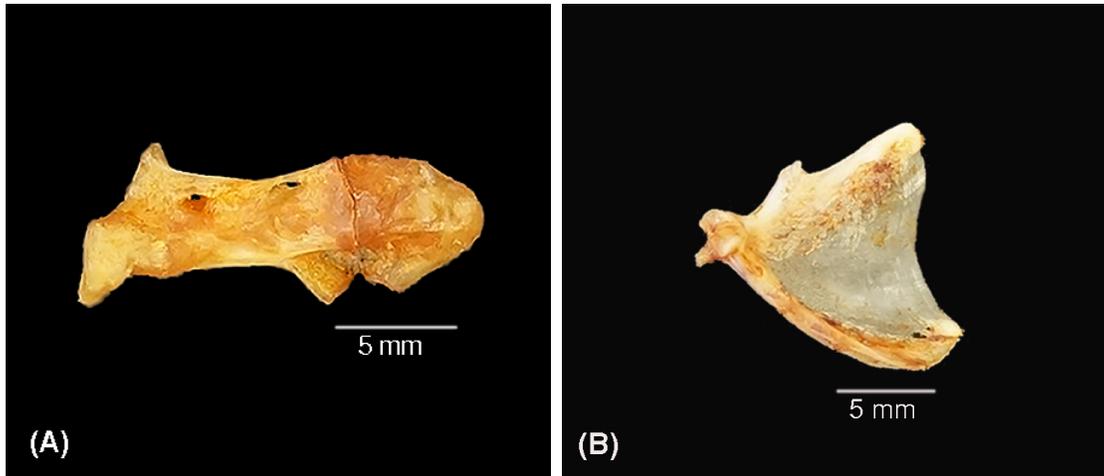


Figura 23. Huesos de la serie hioidea de *Microspathodon dorsalis*, vista anterodorsal del ceratopihial (A) y vista lateral del urohial (B).

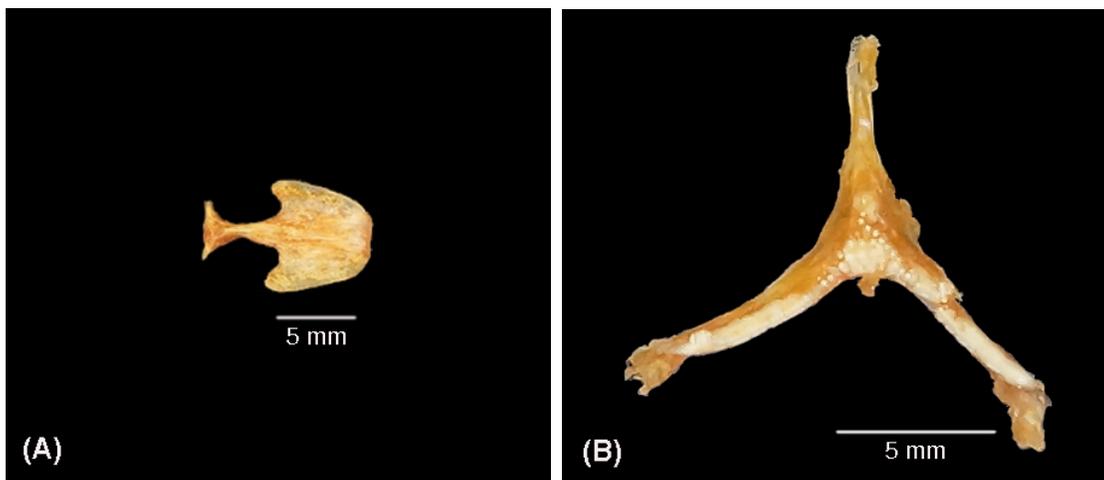


Figura 24. Huesos de los arcos faríngeos de *Microspathodon dorsalis*, vista ventral del basihial (A) y vista dorsal del quinto ceratobranchial modificado (B).

**Basihial (= *Glosohial*):** Es un hueso impar plano y corto en forma de flecha con punta roma, orientada hacia la parte anterior (Fig. 24 A).

**Quinto ceratobranchial:** Es un hueso modificado, conformado por la fusión de ambos ceratobranchiales, con un brazo central dirigido a la parte anterior y dos brazos laterales, en forma de “Y” invertida. En la superficie dorsal de los brazos se presentan dos hileras de dientes digitiformes y en parte mesial de la estructura hay una aglomeración de dientes del mismo tipo, dónde los dientes del vértice de los brazos laterales son de mayor tamaño (Fig. 24 B).

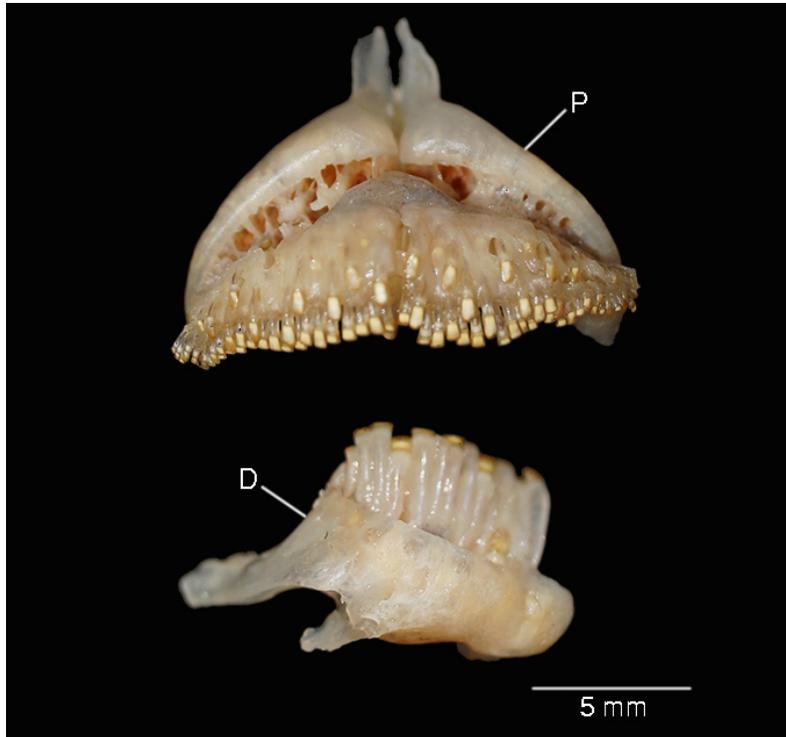


Figura 25. Vista anterior de la premaxila (P) con matriz de tejido conectivo dónde se insertan los dientes incisivos y vista anteroimesial del dentario (D) con dientes incisivos de *Microspathodon dorsalis*.



Figura 26. Dientes de la premaxila (A y B) y dentario (C y D) de la damisela gigante *Microspathodon dorsalis*. Vista posterior (A y C) y vista lateral (B y D).

### 5.13. Descripción morfológica del tracto digestivo

El tracto digestivo de la damisela gigante *M. dorsalis* está conformado por la boca, cavidad faríngea, un esófago corto, seguido por tres ciegos pilóricos, un estómago en forma de saco y un intestino largo que termina en el ano (Fig. 27). El intestino tiene una longitud intestinal relativa de 5.93. El análisis de regresión lineal indicó una relación significativa entre la longitud total del organismo (LT) y la longitud intestinal, con un ajuste  $R^2 = 0.5092$  y un valor  $P = 2.2E^{-16}$  (Fig. 28).



Figura 27. Tracto digestivo de un ejemplar adulto de *Microspathodon dorsalis*.

La anatomía microscópica del tracto digestivo nos señaló una diferenciación en las regiones del tracto digestivo, las cuales se describen a continuación:

**Esófago:** La capa mucosa está compuesta por enterocitos que forman un epitelio cilíndrico simple con microvellosidades en el que se encuentran numerosas células caliciformes. La superficie del epitelio se encuentra plegado formando criptas (glándulas) esofágicas. La mucosidad más apical que se encuentra en las células caliciformes está constituida por mucopolisacáridos ácidos y sulfatados, mientras que debajo de ellos se observan mucopolisacáridos neutros. Entre los enterocitos se observan linfocitos infiltrados a distintas alturas. La membrana basal es muy conspicua y PAS positiva. Se observa una delgada lámina propia de tejido conjuntivo laxo y una ausencia de muscularis mucosa. La capa submucosa es gruesa y está compuesta por tejido conjuntivo denso entre el cual se encuentran rabiomiocitos (células de músculo estriado

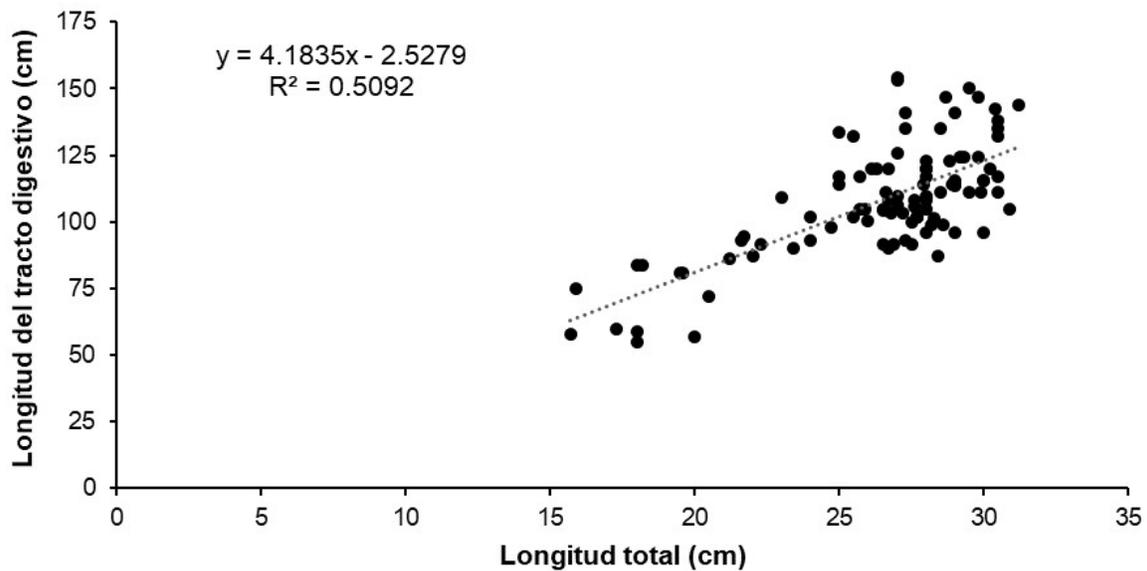


Figura 28. Correlación entre la longitud total y la longitud del tracto digestivo de *Microspathodon dorsalis* (n=103).

esquelético) individuales dispersos y vasos sanguíneos. La capa muscular externa está formada por dos capas de músculo estriado esquelético, una capa interna en posición circular y una externa en posición longitudinal, en ambas porciones se observó la organización en fascículos. Los rbdomiocitos fueron PAS positivos. La capa serosa está constituida por tejido conjuntivo laxo con pocas fibras de colágeno y mesotelio (Fig. 29).

**Estómago:** La capa mucosa está compuesta por tres regiones, cárdica, fúndica y pilórica. De manera general la capa mucosa está compuesto por epitelio cilíndrico simple con microvellosidades y ausencia de células caliciformes. La superficie del epitelio se encuentra plegado formando glándulas gástricas. La membrana basal es conspicua y PAS positiva. Se observa una lámina propia delgada compuesta por tejido conectivo laxo y muscularis mucosa ausente. La capa submucosa es gruesa y está compuesta por tejido conectivo laxo y vasos sanguíneos dispersos. La capa muscular externa está formada por dos capas de músculo liso, una interna en posición circular y una externa longitudinal. La capa serosa está compuesta por tejido conjuntivo laxo con mesotelio (Fig. 30).

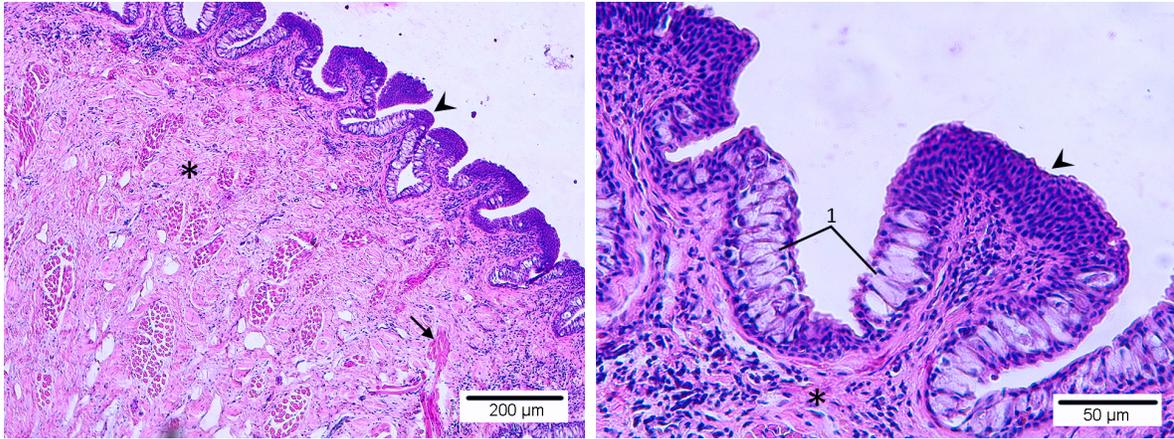


Figura 29. Corte transversal del esófago de *Microspathodon dorsalis*. Se observa el epitelio cilíndrico simple (punta de flecha), las células caliciformes (1), el tejido conjuntivo laxo (\*) y las células de músculo estriado esquelético (flecha larga). Tinción Hematoxilina-Eosina.

**Cárdias:** Se caracteriza por presentar criptas ligeramente inclinadas, ausencia de célula parietales y de células mucosas del cuello (Fig. 30 A y B).

**Fúndus:** Presenta criptas gástricas rectas, en el fondo de las mismas se observan abundantes células parietales, de forma cúbica con núcleo central y citoplasma acidófilo (Fig. 30 C y D).

**Píloro:** La superficie del epitelio forma criptas gástricas rectas. En el cuello de las criptas se observan células mucosas del cuello, células cilíndricas con microvellosidades, núcleo basal y citoplasma apical granular. En la capa submucosa se distingue una mayor densidad de vasos sanguíneos (Fig. 30 E y F).

**Ciegos pilóricos:** La submucosa está compuesta por epitelio escamoso simple, plegado formando criptas poco profundas y proyecciones delgadas y largas. La membrana basal difusa. La lamina propia gruesa compuesta por tejido conjuntivo laxo con infiltraciones de linfocitos y muscularis mucosa ausente. La capa submucosa es delgada, conformada por tejido conjuntivo laxo y vasos sanguíneos dispersos. La muscular externa está formada por dos capas de músculo liso, una interna gruesa en posición circular y una externa delgada en posición longitudinal.

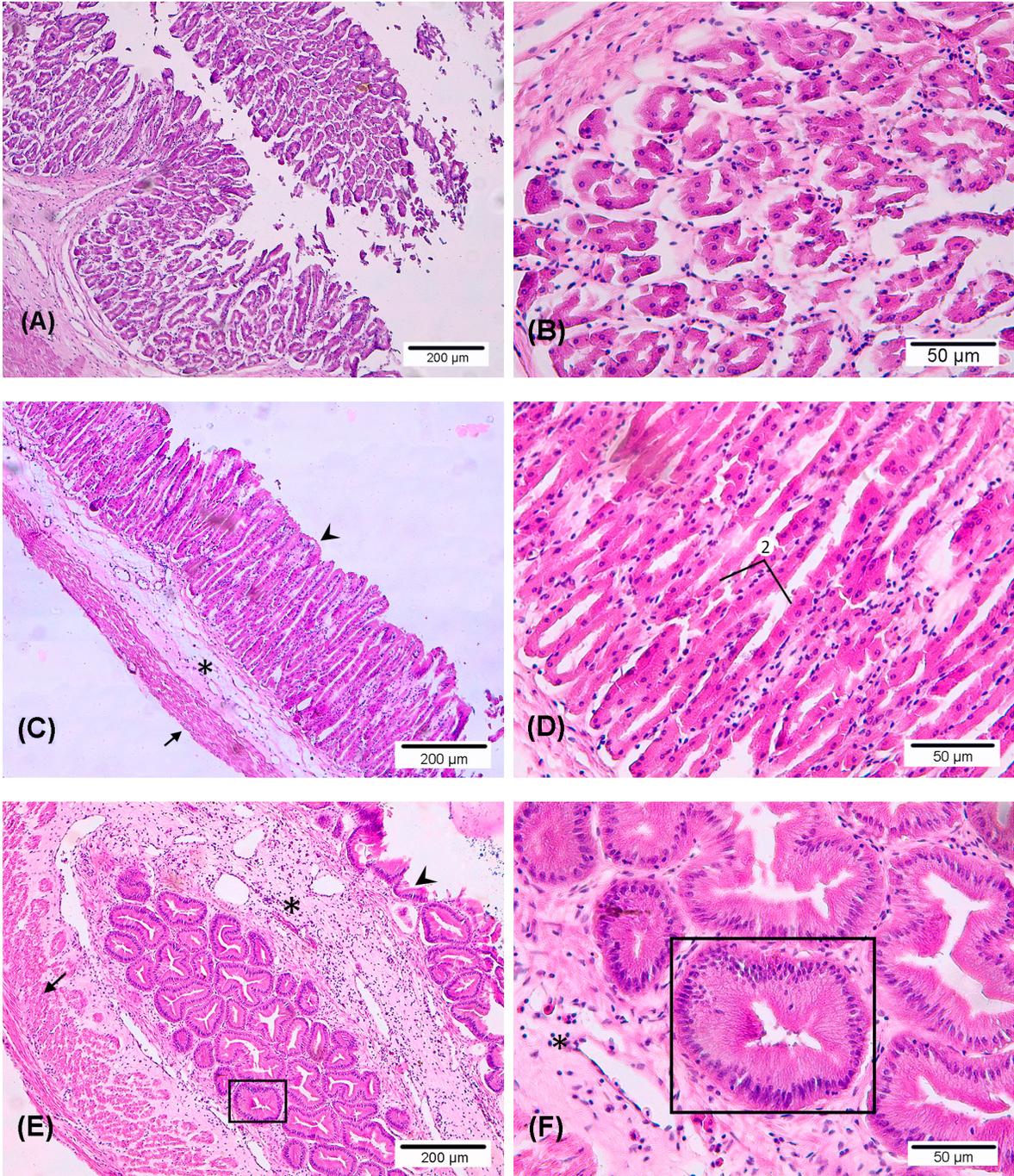


Figura 30. Sección transversal del estómago de *Microspathodon dorsalis*. Regiones cárdica (A y B), fúndica (C y D) y pilórica (E y F). Se observa el epitelio cilíndrico simple (punta de flecha), las células parietales (2), las células mucosas del cuello (marco negro), el tejido conjuntivo laxo (\*) y las capas de músculo liso (flechas largas). Tinción Hematoxilina-Eosina.

**Intestino:** La anatomía general del intestino está conformada por una capa mucosa revestida por epitelio cilíndrico simple con núcleos centrales y con microvellosidades, entre el cual se observan células caliciformes e infiltración de linfocitos. La porción superficial del citoplasma reacciona positivo a mucopolisacáridos sulfatados. La membrana basal es conspicua y PAS positiva. Presenta una lámina propia gruesa compuesta por tejido conectivo laxo y muscularis mucosa ausente. La capa mucosa forma pliegues largos llamados vellosidades intestinales. La capa submucosa es gruesa y está compuesta por tejido conectivo laxo con vasos sanguíneos dispersos. La capa muscular externa consta de dos capas de músculo liso, una interna en posición circular y la externa en posición longitudinal. Cubierta por una capa serosa compuesta por tejido conjuntivo laxo y mesotelio (Fig. 31).

**Intestino anterior:** Es la primera porción del intestino. El epitelio está plegado formando criptas digitiformes poco profundas. La reacción del citoplasma superficial de los enterocitos a mucopolisacáridos sulfatados es débil y difusa. Se presentan escasas células caliciformes, predominando los mucopolisacáridos ácidos sobre los neutros y los sulfatados (Fig. 31 A y B).

**Intestino medio:** Es la región de transición entre la porción anterior y posterior del intestino. La superficie del epitelio está plegada formando criptas intestinales más profundas que las observadas en la porción anterior. El epitelio presenta una mayor densidad de linfocitos infiltrados. La reacción del citoplasma superficial de los enterocitos es mucho más intensa que en el intestino anterior. De los tres tipos de mucopolisacáridos presentes, existe una mayor abundancia del tipo ácido, pocos neutros y casi ausentes de los sulfatados (Fig. 31 A y B).

**Intestino posterior:** Región final del intestino. Las células caliciformes son muy abundantes entre la mucosa intestinal, dónde predominan aquellas con mucopolisacáridos ácidos sobre los neutros y mixtos neutros-sulfatados. La reacción sulfatada en el citoplasma apical de los enterocitos vuelve a ser débil y superficial (Fig. 31 E y F).

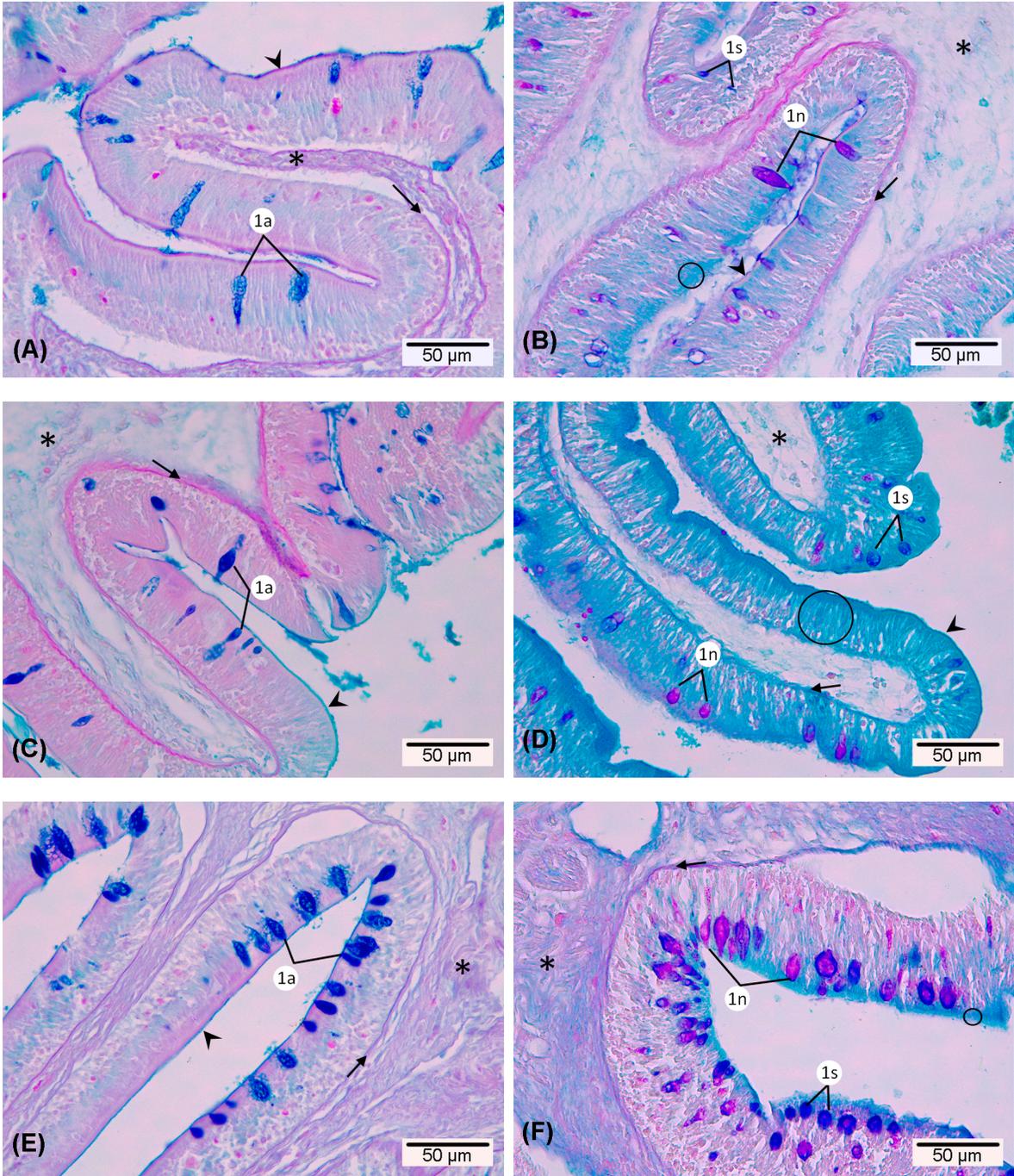


Figura 31. Sección transversal del intestino de *Microspathodon dorsalis* en las porciones anterior (A y B), media (C y D) y posterior (E y F). Se observa el epitelio cilíndrico simple con microvellosidades (punta de flecha), las células caliciformes con mucopolisacáridos ácidos (1a), sulfatados (1s) y neutros (1n). La reacción sulfatada del citoplasma apical de los enterocitos (marco circular), el tejido conjuntivo laxo (\*) y la membrana basal (flechas largas). Tinción AA-PAS pH 2.5 (izquierda) y AA-PAS pH 1.0 (derecha).

**Recto:** La capa submucosa está compuesta por enterocitos que forman un epitelio cilíndrico simple con núcleos centrales y microvellosidades, entre el cual se presentan infiltraciones de linfocitos y abundantes células caliciformes con mucopolisacáridos ácidos, sulfatados y neutros. La reacción sulfatada del citoplasma apical de los enterocitos tiende a desaparecer. La membrana basal es conspicua y PAS positiva. La lamina propia es delgada y está compuesta por tejido conjuntivo laxo. La capa submucosa es delgada, compuesta por tejido conjuntivo laxo con vasos sanguíneos dispersos y muscularis mucosa ausente. La muscular externa es gruesa y está conformada por dos capas de músculo liso, una interna en posición circular y otra externa en posición longitudinal, revestida por la capa serosa de tejido conjuntivo laxo y mesotelio (Fig. 32).

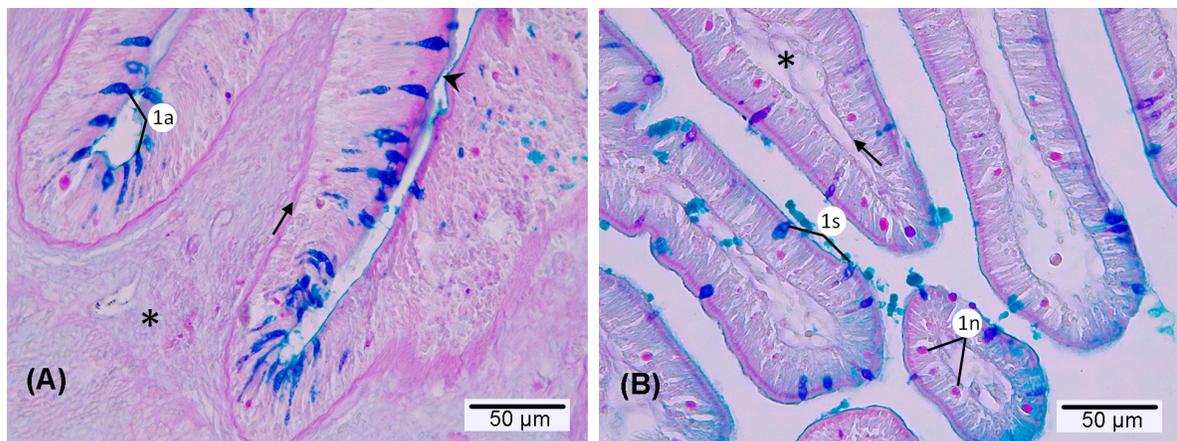


Figura 32. Sección transversal del recto de *Microspathodon dorsalis*. Se observa el epitelio cilíndrico simple con microvellosidades (punta de flecha), las células caliciformes con mucopolisacáridos ácidos (1a), sulfatados (1s) y neutros (1n). El tejido conjuntivo laxo (\*) y la membrana basal (flechas largas). Tinción AA-PAS pH 2.5 (izquierda) y AA-PAS pH 1.0 (derecha).



## 6. Discusión

La dinámica trófica en los ecosistemas rocosos poco profundos se define en gran medida por los aspectos de distribución y abundancia de las especies asociadas (Horn, 1989), dónde la morfología del sistema alimentario determina parte del uso y partición de los recursos alimentarios. En estos ecosistemas los peces herbívoros marinos ejercen una fuerte influencia sobre la estructura de la comunidad de macroalgas y las especies asociadas (Horn, 1989; Bellwood, 2003). Por lo tanto, el estudio de las interacciones tróficas que se presentan en los arrecifes rocosos proporciona información valiosa acerca de su funcionamiento. A pesar de esto, en el Golfo de California son escasos los trabajos enfocados al estudio de los hábitos alimentarios en peces herbívoros y su relación con las características morfológicas involucradas en la obtención y aprovechamiento de los recursos alimentarios (Montgomery, 1980a,b; Montgomery *et al.*, 1980; Pérez-España & Abitia-Cárdenas, 1996; Aguilar-Medrano *et al.*, 2011; Moreno-Sánchez *et al.*, 2014).

En los últimos cuarenta años la damisela gigante ha sido catalogada tanto como una especie herbívora (Montgomery, 1980a; Bocanegra-Castillo, 1995), como omnívora (Bermúdez-Almada & García-Laguna, 1985), por lo que actualmente existe controversia acerca de sus preferencias alimentarias. De acuerdo con los resultados del análisis alimentarios, más del 90 % del alimento correspondió a macroalgas, los invertebrados también aparecieron frecuentemente sin embargo, tuvieron una importancia menor al 2 %, con base en los índices %IIR y %W. Es posible que los invertebrados fueran fauna asociada a las macroalgas bentónicas (epibiontes) de las cuales se alimentó la damisela gigante y que su consumo sea incidental. Por lo tanto se puede definir como una especie herbívora y los invertebrados pueden significar un aporte nutricional a la especie.

El espectro trófico de la damisela gigante se constituyó de 86 artículos alimentarios, de los cuales, 50 correspondieron a macroalgas. Las macroalgas identificadas, representaron el 10 % de la riqueza específica reportada por Riosmena-Rodríguez & Paul-Chávez (1997) para Bahía de La Paz y por Paul-Chávez & Riosmena-Rodríguez (2000) para el complejo insular Espíritu Santo-La Partida, localidades contiguas al área de estudio. En cuanto a la riqueza específica, los autores mencionan que las rodofíceas predominaron con un 62 % de las especies, seguida por las clorofíceas con el 23 % y finalmente las feofíceas con un 15 %. Estos datos concuerdan con la riqueza específica de macroalgas registrada en el alimento de *M. dorsalis*, dónde el 68 % correspondió a rodofíceas, 18 % a clorofíceas y 14 % a feofíceas.

Los grupos más importantes en la alimentación de *M. dorsalis* fueron las macroalgas rojas (49%IIR, 52%W) y pardas (40%IIR, 33%W) seguidas por los restos calcáreos (7.24%IIR, 6.75%W). Este hecho fue coincidente con los análisis alimentarios previos (Montgomery, 1980a,b; Bermúdez-Almada & García-Laguna, 1985; Bocanegra-Castillo, 1995). Es posible que la preferencia por las macroalgas rojas como *G. refugiensis*, *P. pacifica* var. *delicatula*, *Ceramium* sp., *Amphiroa* sp., *J. adherens* y *N. howei*, se deba a la disponibilidad de dichas macroalgas, ya que son especies perennes con excepción de *G. refugiensis* que es temporal (Stewart, 1982). La abundancia de estas especies varía a través del año en respuesta los factores ambientales, lo cual explica las variaciones en su importancia en la alimentación de *M. dorsalis*. Las rodófitas contienen altos niveles de proteína, equivalente a hasta el 47 % del peso seco (Fleurence, 1999) además, contienen almidón florideano, azúcares y glucósidos como productos de reserva que representan un alto aporte nutritivo y energético (Bold & Wynne, 1978) para la damisela gigante.

Es notable que más del 30 % del alimento consumido por la damisela gigante correspondiera a feofíceas como *S. hancockii* - *S. rigidula* y *D. delicatula*, ya que este grupo tiene un pobre contenido proteínico, equivalente entre el 3 y el 15 % de su peso seco (Fleurence, 1999), y que se caracteriza por la producción de taninos feofíceos como mecanismo de defensa. Estas sustancias llegan a constituir entre el 1 y el 15 % del peso seco de los talos (Lee, 2008), razón por la cual es inusual que sean consumidas por especies de peces herbívoros. Si bien, no se tiene un reporte puntual de la concentración de florotaninos en las especies de feofíceas que integraron el espectro trófico de *M. dorsalis*, las máximas concentraciones han sido reportadas para las especies del orden Dictyotales, además se ha determinado que su concentración y efectividad depende de las características ambientales (Lee, 2008) y que existe una mayor concentración en las especies que se distribuyen en zonas templadas que en las zonas tropicales (Targett & Arnold, 1998; Lee, 2008; Verma *et al.*, 2015).

En este sentido, el Golfo de California se ubica en una zona subtropical, por lo que podría inferirse que las macroalgas feofíceas presenten un contenido bajo a moderado de florotaninos. Existen reportes de un consumo bajo de macroalgas pardas como *Sphacelaria* sp. y *Sargassum* sp. en otros peces herbívoros como *Prionurus punctatus* y *Acanthurus triostegus* en Punta Colorada y Los Frailes, BCS, México (Montgomery *et al.*, 1980; Abitia-Cárdenas *et al.*, 2011; Moreno-Sánchez *et al.*, 2014). Esto podría sugerir la intervención de otro tipo de procesos fisiológicos, como acidez estomacal, adaptaciones anatómicas como la presencia de dientes faríngeos y un intestino muy largo, rasgos de comportamiento como las altas tasas de consumo en la damisela

gigante, que le permiten el aprovechamiento de dichos recursos.

Un aspecto que considerar está relacionado con las características fisiológicas de la damisela gigante, ya que, los herbívoros con altos niveles de pH en el tubo digestivo son más tolerantes a los florotaninos (Lee, 2008). Los valores de acidez (pH 4-8) registrados en el tracto digestivo de la damisela gigante podrían ser un factor decisivo para el alto consumo de macroalgas pardas.

Desde la perspectiva de las formas funcionales de las macroalgas, propuesta por Littler *et al.* (1983), las especies rodofíceas y feofíceas que registraron los máximos valores de importancia en la alimentación de *M. dorsalis*, tienen una morfología de talo filamentosa. Este grupo comparte características anatómicas, fisiológicas y ecológicas que trascienden a su filogenia, a las cuales se les atribuyen las tasas de productividad primaria más altas, solo por debajo de los talos frondosos, es decir aquellas macroalgas con forma foliácea. Además, las macroalgas filamentosas ofrecen poca resistencia a la penetración y suelen ser más susceptibles a la depredación por peces herbívoros (Littler *et al.*, 1983). Estas características podrían estar directamente relacionadas con el alto consumo por parte de la damisela gigante, especie que no lleva a cabo una selección del alimento a nivel específico, sino que consume a las macroalgas en la proporción en que estas presentan dentro de su territorio (Montgomery, 1980b).

En contraste con lo reportado previamente por Montgomery (1980a,b) y Bermúdez-Almada & García-Laguna (1985), en el presente estudio *S. hancockii* - *S. rigidula* (37.10 %IIR, 26.73 %W) (Ochrophyta) y *G. refugiensis* (23.95 %IIR, 18.93 %W) (Rhodophyta) fueron los artículos alimentarios de mayor contribución a la alimentación de la damisela gigante, sin embargo los trabajos anteriores reportan a *Polysiphonia* spp. (61 %IIR) como principal componente de la dieta, con una clara ausencia de macroalgas pardas y calcáreas.

La discrepancia en los resultados puede deberse a diferencias metodológicas. Primero debido al reducido tamaño de muestra empleado en dichos trabajos, con seis ejemplares en Los Frailes (Montgomery, 1980a,b) y diez en los Candeleros (Bermúdez-Almada & García-Laguna, 1985). Mientras que en el presente estudio se analizó un total de 100 organismos capturados en un ciclo anual. Segundo, Montgomery (1980b,a) utilizaron la técnica de puntos de intersección propuesta por Jones (1968), mientras que Bermúdez-Almada & García-Laguna (1985) únicamente reportaron el volumen de las presas. El método de puntos de intersección puede ocasionar sesgos en las estimaciones al forzar la asignación de un valor numérico a presas que por sus cualidades no se pueden contabilizar. Por ejemplo, en el caso de las macroalgas, que sólo aparecen como fragmentos en el alimento, hacen imposible saber si formaban parte de un

mismo talo o de más de uno. Por esta razón y con la finalidad de realizar una caracterización objetiva de la alimentación, en el presente trabajo se consideraron medidas de frecuencia de aparición y biomasa para la determinación de los valores de importancia en la alimentación (%IIR y W%).

Tercero, los restos calcáreos tuvieron un alto valor de importancia, en comparación con los resultados reportados por [Montgomery \(1980b\)](#) y [Montgomery et al. \(1980\)](#), lo cual se debe a que estos autores no contabilizaron aquellas intersecciones con fragmentos de conchas y material calcáreo no identificado, por lo que subestimaron su importancia en la alimentación. El alto valor de importancia de los restos calcáreos y las especies Corallinales se debe a que la damisela se alimenta de tufos de macroalgas. Estas comunidades de macroalgas están formadas por los taxones ancla: especies de algas coralinas incrustantes, y los taxones epifitos: especies de algas filamentosas y carnosas epitifas, que en conjunto tienen un arreglo semejante a una malla que atrapa arena y restos de conchas ([Littler et al., 1983](#)). Cuando la damisela raspa los tufos sobre las rocas, ingiere un fragmento de todo el complejo, lo que explica que los grupos calcáreos antes mencionados sean tan importantes en el alimento.

Cuarto, se determinaron diferencias significativas en la alimentación de *M. dorsalis* entre los estadios de madurez sexual (juveniles y adultos) y entre las temporadas (cálida y fría), que no habían sido reportadas en investigaciones anteriores ([Montgomery et al., 1980](#); [Montgomery, 1980b](#); [Bermúdez-Almada & García-Laguna, 1985](#); [Bocanegra-Castillo, 1995](#)). El cambio en la alimentación a través de la historia de vida de los peces herbívoros es un suceso común, conocido como ontogenia alimentaria y es observado en la transición de los periodos de vida por ejemplo, del periodo juvenil al adulto ([Chen et al., 2006](#)). No obstante, estos cambios están directamente relacionados con la disponibilidad, valor nutritivo y digestibilidad de las macroalgas de las cuales se alimentan, así como de las adaptaciones anatómicas, en la forma corporal, y fisiológicas en el tracto alimentario presentes en cada especie ([Horn, 1989](#); [German & Horn, 2006](#)).

De manera general, los artículos alimentarios más importantes para juveniles (59 ítems) y adultos (83 ítems) fueron *S. rigidula* - *S. hancockii*, *G. refugiensis* y *Amphiroa* sp., especies de macroalgas filamentosas bentónicas que habitan en la zona intermareal ([Littler et al., 1983](#); [Norris, 2010, 2014](#)), por lo que el espectro trófico de los adultos fue mayor que el de los juveniles. De acuerdo con las observaciones realizadas en campo, los individuos juveniles se encuentran en áreas someras, entre los intersticios en la zona intermareal rocosa, mientras que los adultos habitan en áreas más profundas y descubiertas, entre los 3 y 25 m de profundidad ([Hernández-Olalde,](#)

2008). A pesar de que el cambió en la profundidad de distribución es de pocos metros, se pueden presentar variaciones en la distribución y abundancia de las especies de macroalgas que consume, ya que son organismos muy sensibles a los cambios en la intensidad de luz, la desecación y la fuerza de marea (Davison & Pearson, 1996). Por lo que es probable que las variaciones en la alimentación sean resultado de las diferencias en la distribución de las damiselas dentro de un mismo ecosistema rocoso.

La diferencia en la alimentación entre las temporadas cálida y fría, está relacionada con variaciones en la disponibilidad del alimento, debido a cambios en la temperatura, los nutrientes y los fenómenos de surgencias comunes en el sur del Golfo de California (Santelices & Santelices, 1977; Moreno-Sánchez *et al.*, 2014). En especial las formas filamentosas como *S. hancockii* - *S. rigidula*, *Polysiphonia pacifica* var. *delicatula*, *Ceramium* sp., *Amphiroa* sp., *J. adherens*, *N. howei* y *N. simplex* que fueron parte fundamental de la alimentación de *M. dorsalis*. Son especies que forman agrupaciones como tapetes o “tufos de macroalgas” que, de manera general, alcanzan sus máximas abundancias durante los pulsos de nutrientes. En la costa oriental del Golfo de California se presentan surgencias de masas de agua fría rica en nutrientes durante la temporada fría, provocadas por los vientos del norte (Huyer, 1983). Este fenómeno favorece la proliferación de las formas filamentosas durante la temporada fría, contribuyendo a las diferencias temporales en la alimentación de la damisela gigante (Diaz-Pulido & Garzón-Ferreira, 2002).

Pese a las diferencias en la alimentación entre las temporadas del año, las especies de macroalgas que conformaron la alimentación fueron similares, pero variaron en la proporción de importancia de acuerdo con el %IIR y el %W. Durante la temporada cálida, *S. hancockii*-*S. rigidula*, *G. refugiensis*, los restos calcáreos, *P. pacifica* var. *delicatula* y *J. adherens* predominaron en la alimentación. Mientras que durante la temporada fría se observó un consumo más homogéneo de los artículos alimentarios. Destacando las diferencias del valor de importancia de *Sphacelaria*, la cuál predominó en el alimento en la temporada cálida, mientras que en la temporada fría su contribución se redujo considerablemente.

Este hecho concuerda con lo reportado para el género *Sphacelaria*, ya que de acuerdo con Van-Reine (1982), este exhibe un crecimiento más acelerado a altas temperaturas. Además, puede estar relacionado con las características de la historia de vida del género, dado que únicamente se registraron talos vegetativos, identificados por la alta abundancia de propágulos en el alimento. Y de acuerdo con Mendoza-González & Mateo-Cid (2000) la producción de propágulos se presenta a temperaturas superiores a los 20° C, lo que explica los cambios en la abundancia de *Sphacelaria* entre las

temporadas cálida y fría.

El IIR es uno de los índices más utilizados para determinar hábitos alimentarios de una especie, sin embargo en la actualidad se sabe que este índice conlleva desajustes matemáticos y metodológicos, que pueden derivar en una interpretación errónea de los resultados. En atención a dicha problemática [Brown et al. \(2012\)](#), propusieron el uso del índice de importancia relativa específico de las presas (PSIRI), mismo que pondera la importancia de cada artículo alimentario únicamente entre los organismos en que se presentó. En el presente trabajo, al tratarse de una especie herbívora, la determinación del IIR tomó en consideración sólo la frecuencia de aparición (%FA) y la biomasa (%P) en referencia al total de organismos analizados ([Ojeda & Muñoz, 1999](#)). Como parte del método corregido de acuerdo con [Brown et al. \(2012\)](#), se calculó el índice gravimétrico específico de las presas (%W), en ambos índices, dado que no se cuenta con un valor de abundancia numérica.

Los resultados del análisis alimentario con ambos índices fueron similares, coincidiendo en los 10 artículos alimentarios de mayor importancia relativa. Las diferencias radicaron en su jerarquía, como es el caso de *P. pacifica* var. *delicatula*, que de acuerdo con el %IIR registró el cuarto lugar de importancia, mientras el %W lo ubica en el tercero. Al igual que *Amphiroa* sp. y *J. adherens* que tienen el séptimo y octavo lugar de importancia de acuerdo con el %IIR, mientras que el %W las ubica en el orden inverso. Además, conforme a los valores de importancia relativa, el %IIR atribuyó la mayor contribución a la alimentación (90 %) a 10 recursos tróficos, mientras que el %W la atribuye a 16 componentes. Si bien el IIR fue utilizado como principal descriptor de la importancia relativa de los artículos alimentarios en el campo de la ecología trófica, actualmente se emplea con fines comparativos más que descriptivos, debido a las inconsistencias matemáticas que [Brown et al. \(2012\)](#) describieron a detalle. En el análisis alimentario de *M. dorsalis*, se obtuvieron valores de importancia relativa más equilibrados utilizando el método presa específico de [Brown et al. \(2012\)](#), en comparación con los valores del IIR, donde se observó una tendencia a sobrestimar a las presas con mayor biomasa y subestimar a otras con alta frecuencia y biomasa reducida.

La damisela gigante *M. dorsalis* exhibió una estrategia alimentaria especialista ( $B_i = 0.04$ ). Es decir que de los 86 artículos alimentarios que integraron su alimentación, sólo seis de ellos (*S. hancockii* - *S. rigidula*, *G. refugiensis*, *N. simplex*, *Ceramium* sp., *P. pacifica* var. *delicatula* y restos calcáreos), representaron una mayor contribución (> 80 %) a la alimentación, ya que tuvieron una alta abundancia y frecuencia de aparición.

La estrategia especialista se mantuvo en los análisis realizados por categorías (se-

xo, madurez sexual y temporada). De acuerdo con el gráfico de [Amundsen et al. \(1996\)](#), se determinó que la totalidad de los individuos de damisela gigante analizados, contribuyen a la amplitud del nicho, que aportaron un componente intraespecífico moderado. De tal manera que, entre los individuos de la damisela se presentaron organismos con cambios en las especies de macroalgas filamentosas con importancia secundaria, lo cual permite que la competencia interespecífica por el alimento disminuya. Ya que en los arrecifes rocosos dónde habita la damisela gigante, coexisten otras especies de hábitos alimentarios omnívoros y herbívoros, como: *Stegastes rectifraenum*, *Prionurus punctatus* y *Acanthurus triostegus*.

Estas especies comparten entre siete y 13 artículos alimentarios con *M. dorsalis*, entre los que se encuentran *Amphiroa* sp., *Champia* sp., *Herposiphonia* sp., *Ceramium* sp. y *Sphacelaria* sp.. Más los artículos alimentarios de mayor importancia son diferentes para cada especie, *S. rectifraenum* consume principalmente copépodos y algunas macroalgas filamentosas como *Bryopsis* spp. y *Ectocarpus* spp., *P. punctatus* se alimenta mayormente de rodofíceas como *Gracilaria* sp. e *Hypnea musciformis* y *A. triostegus* de *Ulva linza*, *Gelidiella* sp. y *Polysiphonia simplex* ([Abitia-Cárdenas et al., 2011](#); [Moreno-Sánchez et al., 2011, 2014](#)). Como se puede constatar esta segregación en la alimentación entre los diferentes herbívoros, permite la coexistencia en estas especies en los arrecifales rocosos del Sur del Golfo de California.

De acuerdo con [Montgomery \(1980a\)](#) la damisela gigante es un herbívoro raspador no selectivo que consume a las especies que se desarrollan dentro de su territorio, en la misma proporción con que se presentan. El grado de especialización observado en el análisis gráfico puede ser un efecto de la distribución y abundancia de las macroalgas filamentosas bentónicas en el territorio de los juveniles y adultos, así como de las variaciones estacionales. Si bien la damisela gigante pareciera seguir una estrategia especialista, de acuerdo a los cambios ontogénicos y de temporadas, esto concuerda con una estrategia oportunista, pues tiene la capacidad de aprovechar a aquellas especies de mayor abundancia dentro de la comunidad de macroalgas, adaptándose a los cambios en su disponibilidad en cada etapa de su ciclo de vida y de las temporadas del año ([Gerking, 1994](#)).

La determinación del nivel trófico ( $NT = 2.07$ ) no se vio afectada por las variaciones en la alimentación entre estadios de madurez sexual y temporadas. Las estimaciones obtenidas tanto de manera general como por categorías mostraron fluctuaciones menores, que en todos los casos ubicaron *Microspathodon dorsalis* como una especie de preferencias alimentarias herbívoras. Este resultado contrasta con el nivel trófico ( $NT = 2.8$ ) reportado previamente por [Aguilar-Medrano et al. \(2011\)](#), lo cual implicaría

el consumo de una mayor proporción de invertebrados (Cortés, 1999). Sin embargo, estos autores basaron sus determinaciones en observaciones visuales, las cuales se ven afectadas por la percepción del observador y tienen poca certeza sobre la proporción en que son consumidos los artículos alimentarios. A diferencia de un análisis de contenidos alimentarios, como el realizado en el presente estudio, a partir de la cual se obtuvo la proporción exacta en que se presentó cada uno de los artículos alimentarios en la muestra para la posterior determinación del nivel trófico.

La alimentación de una especie está fuertemente influenciada por la función de la morfología del sistema alimentario, desde la forma del cráneo hasta las características de la cavidad buco faríngea y el tubo digestivo, ya que son un reflejo de los hábitos alimentarios (Gluckmann & Vandewalle, 1998; Elliott & Bellwood, 2003; Frederich *et al.*, 2008). Hasta el momento se han discutido la alimentación y sus variaciones determinadas por el estadio de madurez sexual y temporada del año, sin embargo en un esfuerzo para comprender de manera más integral los hábitos alimentarios de la damisela gigante, se realizó la caracterización anatómica y fisiológica del sistema alimentario (Montgomery, 1980a; Aguilar-Medrano *et al.*, 2011).

La amplia diversidad funcional que se presenta en los sistemas de alimentación en peces, está relacionada con el mecanismos de captura y la preparación de las presas, acciones que tienen lugar en la cavidad buco faríngea (Wainwright & Bellwood, 2002). De acuerdo con Frederich *et al.* (2008), la morfología trófica es capaz de explicar parte de la diversidad en peces pomacéntridos. En el Pacífico Oriental se ha reportado que de acuerdo con su alimentación, los peces damisela se dividen en tres grupos tróficos, i) los *succionadores* de presas zooplanctónicas, ii) los *raspadores* que se alimentan principalmente de macroalgas bentónicas filamentosas y pequeños invertebrados, y iii) aquellos que se alimentan de pequeñas presas pelágicas y bentónicas (Aguilar-Medrano *et al.*, 2011). Dentro de este esquema general la damisela gigante *M. dorsalis* es considerada en el segundo grupo trófico, de acuerdo con su perfil cefálico alto y plano, hocico corto, ojos pequeños y a la orientación horizontal de las aletas pectorales (Aguilar-Medrano *et al.*, 2011).

La suma de las características morfológicas externas del cráneo reportadas por Aguilar-Medrano *et al.* (2011), con las observadas en el presente trabajo, son evidencia de su alimentación principalmente herbívora (además del análisis alimentario). La mandíbula y la premaxila están provistas con dientes incisivos con hileras de reemplazo que le brindan la capacidad de raspar el alimento que crece sobre las rocas, como en el caso de *Plectroglyphidon lacrymatus*, *Pomacentrus pavo*, *Stegastes fuscus* y *Stegastes rectifraenum* (Frederich *et al.*, 2006; Canan *et al.*, 2012; Aguilar-Medrano *et al.*,

2015). Asimismo, la estructura del aparato mandibular faríngeo, específicamente los quintos ceratobranquiales fusionados en una sola pieza con forma de molino, provisto de dientes digitiformes, similares a los observados en *S. rectifraenum*, se encarga de la primera molienda del alimento, antes de la ingestión (Wainwright, 2005; Frederick et al., 2008; Aguilar-Medrano et al., 2015). La acción del molino faríngeo, el cual puede sujetar, desgarrar y moler a las macroalgas, ayuda a romper las paredes celulares y permite exponer los nutrientes contenidos en las células, previo a su paso al estómago. De esta manera facilita el aprovechamiento del alimento en el estómago e intestino, un proceso sumamente importante en los peces herbívoros debido a que carecen de la enzima celulasa, la cual tienen la capacidad de hidrolizar la celulosa que conforma a las paredes celulares de las macroalgas (Lobel, 1981; Horn, 1989; Zemke-White et al., 1999).

El alto desarrollo del aparato mandibular faríngeo fue uno de los caracteres sinapomorficos que definían la monofilia de los peces del suborden Labroidei (Teleostei: Perciformes) (Rice & Lobel, 2003; Nelson, 2006), relacionado con la especialización trófica en cíclidos y pomacéntridos (Rice & Lobel, 2003). Sin embargo, de acuerdo con estudio realizado por Wainwright et al. (2012), el aparato faríngeo ha aparecido al menos seis veces en la historia evolutiva de los perciformes, razón por la cual se propuso incluir a las familias Embiotocidae, Cichlidae y Pomacentridae en un nuevo clado denominado Ovalentaria (Nelson et al., 2016).

La anatomía del tubo digestivo, del esófago al ano, presente en la damisela gigante se distingue de la estructura observada en otros peces pomacéntridos de hábitos alimentarios similares como *Microspathodon chrysurus* y *Stegastes rectifraenum* (Ciar-delli, 1967; Aguilar-Medrano et al., 2015). La damisela gigante posee un estómago muscular diferenciado en tres regiones: cárdica, fúndica y pilórica, que implican una mayor eficiencia en la preparación del alimento antes de su paso al intestino, mediante la acción mecánica de contracciones gástricas y química por las enzimas secretadas en la mucosa glandular (Flores & Aranzábal, 2002). Además, presenta un intestino muy largo ( $LIR = 5.93$ ) y enroscado, que de manera general se asocia con especies de alimentación herbívora (Horn, 1989; German & Horn, 2006; Aguilar-Medrano et al., 2015). Los intestinos largos incrementan el volumen del alimento que pueden ingerirse, el tiempo de retención del mismo y su exposición al proceso digestivo además, aumenta su eficiencia (Horn, 1989; German & Horn, 2006).

Smith (1989) planteó un esquema general de la anatomía del tracto digestivo en peces, al considerar a cuatro especies de peces con hábitos alimentarios distintos: un carnívoro (*Salmo gairdneri*); un omnívoro con principal aporte animal (*Ictalurus pun-*

ctatus); un omnívoro con principal aporte vegetal (*Cyprinus carpio*) y un estenofago micrófago (*Chanos chanos*). Este esquema ha sido utilizado como referencia obligada de la anatomía intestinal en peces, no obstante las características anatómicas del tubo digestivo observadas en la damisela gigante, coinciden con el esquema de un eurífago omnívoro con principal fuente animal. Esto se debe a la presencia de un estómago en forma de saco bien desarrollado y tres ciegos pilóricos, aunque las modificaciones de la cavidad buco faríngea y el tubo digestivo largo, le permiten una alimentación omnívora con principal componente vegetal.

Los ciegos pilóricos son considerados una extensión del intestino anterior, cuya función es continuar con el proceso de digestión que comienza en el estómago, así como absorber a los nutrientes liberados en dicho proceso (Halver & Hardy, 2002). El tamaño y número de estos está en función de su eficiencia, en especies carnívoras que tienen intestinos cortos suelen presentarse ciegos pilóricos más grandes y numerosos. Como es el caso de la piraña de Orinoco (*Pygocentrus cariba*) que llega a presentar hasta 34 ciegos pilóricos (Medina-Perozo *et al.*, 2009). Mientras que en especies omnívoras suelen ser menos numerosos, como la damisela de Córtes *S. rectifraenum* que tiene tres ciegos pilóricos gruesos y tan largos como el estómago (Aguilar-Medrano *et al.*, 2015). En la damisela gigante los tres ciegos pilóricos son delgados y no tan largos como el estómago (Fig. 27), sin embargo presenta un intestino muy largo, eficiente en la digestión de las macroalgas.

De acuerdo con el análisis histológico, el intestino de la damisela gigante está diferenciado en su porción anterior, media y posterior. Las células epiteliales presentes en estas porciones son enterocitos con función digestiva y de absorción, reguladas por la acción enzimática (Halver & Hardy, 2002). A través de dichas regiones se observó un incremento en la profundidad de los pliegues, como un mecanismo para incrementar el área de contacto con el alimento y aumentar la eficiencia en la absorción de los nutrientes (Albrecht *et al.*, 2001). En la porción media se presentó una mayor densidad de linfocitos infiltrados, relacionados con la absorción de los productos de la digestión en la sangre (Mumford *et al.*, 2007). Mientras que hacia la porción final, se presentó un incremento en el número de células caliciformes secretoras de mucopolisacáridos ácidos, sulfatados y neutros (Mumford *et al.*, 2007; Gómez-Ramírez *et al.*, 2011).

Aunque no se conoce bien la función de los diferentes mucopolisacáridos, se asocian con la lubricación de las paredes intestinales para facilitar el tránsito del alimento, la absorción de nutrientes, agua y electrolitos, así como a la protección frente a la invasión de patógenos como mediador de la respuesta inflamatoria derivada de la presencia de un huésped (Deplancke & Gaskins, 2001; Halver & Hardy, 2002; Petrinc *et*

*al.*, 2005). Los mucopolisacáridos neutros tienen un efecto amortiguador sobre la acidez, además están relacionados con la absorción de moléculas de fácil digestión como disacáridos y ácidos grasos de cadena corta (*Petrinec et al.*, 2005). Mientras que los mucopolisacáridos sulfatados regulan la transferencia de proteínas, iones y fluidos a través del epitelio (*Petrinec et al.*, 2005).

## 7. Conclusiones

El espectro trófico de la damisela gigante *M. dorsalis* registró un total de 86 artículos alimentarios. De los cuales, 50 correspondieron a macroalgas, principalmente rojas (Rhodophyta) y pardas (Ochrophyta) que representaron la mayor proporción de los índices alimentarios, 89.87 %IIR y 85.45 %W.

Se encontraron variaciones en la alimentación de la damisela gigante *Microspathodon dorsalis* en función del estadio de madurez sexual (juveniles, adultos) y temporada del año (cálida, fría), las cuales se atribuyen a cambios en la distribución de las especies a través de su ciclo de vida, así como los cambios estacionales en la distribución y abundancia de las macroalgas.

La amplitud trófica de la damisela gigante refleja una estrategia alimentaria especialista. En el análisis gráfico se observó que fueron siete especies de macroalgas bentónicas filamentosas, por las que hubo un mayor grado de especialización trófica. No obstante, *M. dorsalis* también sigue una estrategia oportunista, ya que tiene la capacidad de aprovechar a las especies de mayor abundancia dentro de la comunidad de macroalgas, adaptándose a los cambios en su disponibilidad. Asimismo, el nivel trófico calculado indicó que *M. dorsalis* es una especie de alimentación mayormente herbívora.

Los valores de pH registrados en el tracto alimentario de *M. dorsalis* no son capaces de alterar la estructura de las paredes celulares de las macroalgas presentes en su alimentación. Sin embargo, podrían estar implicados en otros procesos químicos inhibiendo sustancias de defensa que están presentes en las macroalgas.

El tracto alimentario de la damisela gigante está diferenciado en, esófago, estómago (cardíaco, fúndico, pilórico), intestino (anterior, medio, posterior) y ano. El intestino es muy largo ( $LIR = 5.93$ ) y enrollado. Sus características no concuerdan con el esquema general propuesto por Smith (1989) para especies de hábitos omnívoros con principal aporte vegetal, pero contribuye en su reestructuración de manera más específica.

Las características de la estructura ósea del aparato cráneo-mandibular de *M. dorsalis* indican que la acción de trituración en el molino faríngeo (quinto ceratobranquial modificado) juega un papel determinante en la descomposición de las macroalgas y la exposición de los nutrientes contenidos en las células.

A pesar de la controversia acerca de sus preferencias alimentarias, los resultados del presente estudio muestran evidencia contundente que definen los hábitos mayormente herbívoros de la damisela gigante *M. dorsalis*.

## Bibliografía

- Abbott, I. A., A. Isabella & G. J. Hollenberg. 1992. *Marine algae of California*. Stanford University Press, Standford, 831 p.
- Abitia-Cárdenas, L. A., X. G. Moreno-Sánchez, D. S. Palacios-Salgado & O. Escobar-Sánchez. 2011. Feeding habits of the convict surgeonfish *Acanthurus triostegus* (Teleostei: Acanthuridae) on the Los Frailes reef, Baja California Sur, México. *aqua*, 17(3-10):121.
- Aguilar-Medrano, R., B. Frederich, E. De Luna & E. F. Balart. 2011. Patterns of morphological evolution of the cephalic region in damselfishes (Perciformes: Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Biol. J. Linn. Soc.*, 102(3):593–613.
- Aguilar-Medrano, R., A. Kobelkowsky & E. F. Balart. 2015. Anatomical description of the Cortés damselfish *Stegastes rectifraenum* (Perciformes: Pomacentridae). Key structures for omnivore feeding. *Rev. Mex. Biodivers.*, 86(4):934–946.
- Ai-Hussaini, A. 1947. The feeding habit and the morphology of the alimentary tract of some teleosts living in the neighbourhood of the Marine Biological Station, Ghardaqa, Red Sea. *Publ. Mar. Biol. Stat. Ghar.*, 5:4–61.
- Albrecht, M., M. Ferreira & E. Caramaschi. 2001. Anatomical features and histology of the digestive tract of two related neotropical omnivorous fishes (Characiformes; Anostomidae). *J. Fish Biol.*, 58(2):419–430.
- Amundsen, P., H. Gabler & F. Staldvik. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data modification of the Costello (1990) method. *J. Fish Biol.*, 48(4):607–614.
- Bearhop, S., C. E. Adams, S. Waldron, R. A. Fuller & H. MacLeod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. 73:1007–1012.
- Becerra, M. 1989. Algunos dobletes semánticos en el español hablado actual. *Rev. Esp. Lingüíst. Apl.*, p. 23–35.
- Bellwood, D. R. 2003. Origins and escalation of herbivory in fishes: a functional perspective. *Paleobiol.*, 29(1):71–83.
- Bermúdez-Almada, B. & G. García-Laguna. 1985. Hábitos alimenticios en los peces de las zonas rocosas de la bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, 259 p.

- Bocanegra-Castillo, N. 1995. Aspectos biológicos del pez *Microspathodon dorsalis* (Gill, 1863) en la zona rocosa del Bahía Navidad, Jalisco durante periodo verano-otoño 1993. Tesis de licenciatura, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. División de Ciencias Biológicas Ambientales, 74 p.
- Bold, H. C. & M. J. Wynne. 1978. *Introduction to the algae: structure and reproduction*. Prentice-Hall: New Jersey, 706 p.
- Brown, S. C., J. J. Bizzarro, G. M. Cailliet & D. A. Ebert. 2012. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environ. Biol. Fishes*, 95(1):3–20.
- Brusca, R. & M. Hendrickx. 2005. Crustacea 4: Peracarida: Lophogastrida, Mysida, Amphipoda, Tanaidacea & Cumacea. p. 139–154. En: Hendrickx, M. E., R. C. Brusca & L. T. Findley (Eds.) *A distributional checklist of the macrofauna of the Gulf of California, Mexico. Part I. Invertebrates. Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, Arizona*.
- Burns, P. & A. Everly. 2000. Preliminary protocol for preparing fish skeletons.
- Canan, B., W. S. d. Nascimento, N. B. d. Silva & S. Chellappa. 2012. Morphohistology of the digestive tract of the damselfish *Stegastes fuscus* (Osteichthyes: Pomacentridae). *The Scientific World Journal*, 2012(1):1–9.
- Carmona-Jiménez, J., J. Jiménez-Carmona, M. A. Muñoz-Hernández & M. Vázquez-Ramírez. 2004. *Algas: glosario ilustrado*, 82 p.
- Carpenter, R. C. 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecol. Monogr.*, 56(4):345–364.
- Chen, B. N., J. G. Qin, M. S. Kumar, W. Hutchinson & S. Clarke. 2006. Ontogenetic development of the digestive system in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* larvae. *Aquaculture*, 256(1):489–501.
- Christian, R. R. & J. J. Luczkovich. 1999. Organizing and understanding a winter's seagrass foodweb network through effective trophic levels. *Ecol. Model.*, 117(1):99–124.
- Ciardelli, A. 1967. The anatomy of the feeding mechanism and the food habits of *Microspathodon chrysurus* (Pisces: Pomacentridae). *Bull. Mar. Sci.*, 17(4):845–883.

- Clements, K. D., E. R. Angert, W. L. Montgomery & J. H. Choat. 2014. Intestinal microbiota in fishes: what's known and what's not. *Mol. Ecol.*, 23(8):1891–1898.
- Clements, K. D., D. Raubenheimer & J. H. Choat. 2009. Nutritional ecology of marine herbivorous fishes: ten years on. *Funct. Ecol.*, 23(1):79–92.
- Coad, B. W. & D. E. McAllister. 2008. Dictionary of ichthyology.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J. Mar. Sci.*, 56(5):707–717.
- Costello, M. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *J. Fish Biol.*, 36(2):261–263.
- Covarrubias, A. D. 1990. *Glosario de términos zoológicos*. Universidad Autónoma de Baja California, 65 p.
- Crawley, M. J. et al. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal–plant interactions*. Blackwell Scientific Publications University of California, Berkeley, California, 437 p.
- Curtis, H., N. Barnes, A. Schnek & A. Massarini. 2008. Biología., 7ma Ed. *Médica Panamericana*, 1160 p.
- Davison, I. R. & G. A. Pearson. 1996. Stress tolerance in intertidal seaweeds. *Journal of Phycology*, 32(2):197–211.
- Deplancke, B. & H. R. Gaskins. 2001. Microbial modulation of innate defense: goblet cells and the intestinal mucus layer. *The American journal of clinical nutrition*, 73(6):1131S–1141S.
- Diaz-Pulido, G. & J. Garzón-Ferreira. 2002. Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Botanica Marina*, 45(3):284–292.
- Elliott, J. & D. Bellwood. 2003. Alimentary tract morphology and diet in three coral reef fish families. *J. Fish Biol.*, 63(6):1598–1609.
- Emery, A. R. 1973. Comparative ecology and functional osteology of fourteen species of damselfish (Pisces: Pomacentridae) at Alligator Reef, Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.*, 23(3):649–770.
- Fish, G. 1960. The comparative activity of some digestive enzymes in the alimentary canal of tilapia and perch. *Hydrobiol.*, 15(1-2):161–178.

- Fleurence, J. 1999. Seaweed proteins: biochemical, nutritional aspects and potential uses. *Trends Food Sci. Technol.*, 10(1):25–28.
- Floeter, S. R., M. Behrens, C. Ferreira, M. Paddock & M. Horn. 2005. Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Mar. Biol.*, 147(6):1435–1447.
- Flores, E. E. & M. d. C. U. Aranzábal. 2002. *Atlas de histología de vertebrados*. UNAM, 222 p.
- Frederich, B., E. Parmentier & P. Vandewalle. 2006. A preliminary study of development of the buccal apparatus in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes). *Anim. Biol.*, 56(3):351–372.
- Frederich, B., A. Pilet, E. Parmentier & P. Vandewalle. 2008. Comparative trophic morphology in eight species of damselfishes (Pomacentridae). *J. Morphol.*, 269(2):175–188.
- Gerking, S. D. 1994. *Feeding ecology of fish*. Elsevier, 416 p.
- German, D. P. & M. H. Horn. 2006. Gut length and mass in herbivorous and carnivorous prickleback fishes (Teleostei: Stichaeidae): ontogenetic, dietary, and phylogenetic effects. *Mar. Biol.*, 148(5):1123–1134.
- Gluckmann, I. & P. Vandewalle. 1998. Morphofunctional analysis of the feeding apparatus in four Pomacentridae species: *Dascyllus aruanus*, *Chromis retrofasciata*, *Chrysiptera biocellata* and *C. unimaculata*. *Ital. J. Zool.*, 65(S1):421–424.
- Gómez-Ramírez, E., M. Obando, M. Tovar, M. Caldas & H. Hurtado. 2011. Estudio histológico del tracto digestivo del Neón Cardenal *Paracheirodon axelrodi* (Characidae). *International Journal of Morphology*, 29(3):782–786.
- Halver, J. E. & R. W. Hardy. 2002. *Fish nutrition*. Academic press, 824 p.
- Hernández-Olalde, L. 2008. Ecología reproductiva de peces de arrecife rocoso en el suroeste del Golfo de California. Tesis de Doctorado, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México, 184 p.
- Hoffman, M. 1979. The use of Pielou's method to determine sample size in food studies. p. 56 – 61. En: Lipovsky, S. & C. A. Simenstad (Eds.) *Fishfood habit studies*. Proc. Sec. Pac. Nor. Tec. Work. University of Washington, Seattle, Washington: Washington Sea Grant.

- Horn, M. H. 1989. Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 27:167–272.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59(1):67–77.
- Hutchinson, G. 1957. Concluding remarks. (22):415–427.
- Huyer, A. 1983. Coastal upwelling in the California Current system. *Prog. Oceanogr.*, 12(3):259–284.
- Jones, R. 1968. A suggested method for quantifying gut contents in herbivorous fishes. *Micronesica*, 4(2):369–371.
- Keen, A. M. 1971. Sea shells of Tropical West America: Marine mollusks from Baja California to Peru, 2nd Ed., Standford University Press, Standford, 1064 p.
- Kennish, M. J. 1990. Ecology of estuaries. Volume II: Biological aspects. *CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida. 1990. 391.*
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*, 2nd Ed., Addison Wesley Longman, Menlo Park. Inf. téc., Harper & Row New York, 745 p.
- Lavín, M. & S. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. p. 173–204. En: Velasco-Fuentes, O., J. Sheinbaum & J. Ochoa (Eds.) *Nonlinear processes in geophysical fluid dynamics*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, 376 p.
- Lee, R. E. 2008. *Phycology*. Cambridge University Press, 547 p.
- Littler, M. M., D. S. Littler & P. R. Taylor. 1983. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: Functional-form groups of marine macroalgae. *Journal of Phycology*, 19(2):229–237.
- Lobel, P. S. 1980. Herbivory by damselfishes and their role in coral reef community ecology. *Bull. Mar. Sci.*, 30(1):273–289.
- Lobel, P. S. 1981. Trophic biology of herbivorous reef fishes: alimentary pH and digestive capabilities. *J. Fish Biol.*, 19(4):365–397.
- López-Acuña, L. M., I. Pacheco-Ruíz, E. Hernández-Garibay & J. A. Zertuche-González. 2002. Caracterización del carragenano de *Chondracanthus pectinatus* (Rhodophyta: Gigartinales). *Ciencias Marinas*, 28(3):311–318.

- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Springer Netherlands. Dordrecht, 179 p.
- Martínez-Díaz, S. F. & H. Pérez-España. 1999. Feasible mechanisms for algal digestion in the king angelfish. *J. Fish Biol.*, 55(4):692–703.
- Medina-Perozo, Z., T. Martínez-Leones, A. Machado-Allison, A. Bonilla-Rivero & H. López-Rojas. 2009. Anatomía e histología de los ciegos pilóricos en cinco especies de peces de la familia characidae. *Revista Científica*, 19(6):607–618.
- Mendoza-González, A. C. & L. E. Mateo-Cid. 2000. La familia Sphacelariaceae (Sphacelariales, Phaeophyta) en las costas de México. *Polibotánica*, (11):21–48.
- Montgomery, W. L. 1975. Interspecific associations of sea-basses (Serranidae) in the Gulf of California. *Copeia*, 1975(4):785–787.
- Montgomery, W. L. 1980a. Comparative feeding ecology of two herbivorous damselfishes (Pomacentridae: Teleostei) from the Gulf of California, Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 47(1):9–24.
- Montgomery, W. L. 1980b. The impact of non-selective grazing by the giant blue damselfish, *Microspathodon dorsalis*, on algal communities in the Gulf of California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 30(1):290–303.
- Montgomery, W. L. 1981. Mixed-species schools and the significance of vertical territories of damselfishes. *Copeia*, 1981(2):477–481.
- Montgomery, W. L., T. Gerrodette & L. D. Marshall. 1980. Effects of grazing by the yellowtail surgeonfish, *Prionurus punctatus*, on algal communities in the Gulf of California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 30(4):901–908.
- Moreno-Sánchez, X. G., L. A. Abitia-Cárdenas, O. Escobar-Sánchez & D. S. Palacios-Salgado. 2011. Diet of the cortez damselfish *Stegastes rectifraenum* (teleostei: Pomacentridae) from the rocky reef at Los Frailes, Baja California Sur, Mexico. *Marine Biodiversity Records*, 4(e98):1–5.
- Moreno-Sánchez, X. G., L. A. Abitia-Cárdenas, R. Riosmena-Rodríguez, M. Cabrera-Huerta & F. J. Gutiérrez-Sánchez. 2014. Diet of the yellowtail surgeonfish *Prionurus punctatus* (Gill, 1862) on the rocky reef of Los Frailes, Baja California Sur, México. *Cah. Biol. Mar.*, 55(1):1–8.

- Moriarty, D. 1973. The physiology of digestion of blue-green algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica*. *J. Zool.*, 171(1):25–39.
- Mumford, S., J. Heidel, C. Smith, J. Morrison, B. Macconnell & V. Blazer. 2007. *Fish histology and histopathology*. USFWS-NCTC, 4 ed<sup>ón</sup>., 357 p.
- Nelson, J. 2006. *Fishes of the World*. New York: John Wiley & Sons, 4 ed<sup>ón</sup>., 601 p.
- Nelson, J. S., T. C. Grande & M. V. Wilson. 2016. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, 752 p.
- Norris, J. N. 2010. *Marine Algae of the Northern Gulf of California: Chlorophyta and Phaeophyceae*. Smithsonian Institution Scholarly Press, 276 p.
- Norris, J. N. 2014. *Marine algae of the northern Gulf of California II: Rhodophyta*. Smithsonian Institution Scholarly Press, 555 p.
- Ogden, J. C. & P. S. Lobel. 1978. The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environ. Biol. Fishes*, 3(1):49–63.
- Ojeda, F. P. & A. A. Muñoz. 1999. Feeding selectivity of the herbivorous fish *Scartichthys viridis*: effects on macroalgal community structure in a temperate rocky intertidal coastal zone. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 184:219–229.
- Oksanen, J., R. Kindt, P. Legendre, B. O'Hara, M. H. H. Stevens, M. J. Oksanen & M. Suggests. 2007. The vegan package. *Comm. Ecolpack.*, 10:631–637.
- Paul-Chávez, L. & R. Riosmena-Rodríguez. 2000. Floristic and biogeographical trends in seaweed assemblages from a subtropical insular Island Complex in the Gulf of California. 54(2):147–157.
- Pérez-España, H. & L. A. Abitia-Cárdenas. 1996. Description of the digestive tract and feeding habits of the king angelfish and the Cortes angelfish. *J. Fish Biol.*, 48(5):807–817.
- Petrinec, Z., S. Nejedli, S. Kuzir & A. Opacak. 2005. Mucosubstances of the digestive tract mucosa in northern pike (*Esox lucius* L.) and european catfish (*Silurus glanis* L.). *Veterinarski arhiv*, 75(4):317.
- Pinkas, L., S. Oliphant & I. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian waters. *Cal. Dept. Fish Game*, 152:1–105.

- Prophet, E. B. 1992. *Laboratory methods in histotechnology*. Amer Registry of Pathology.
- RAE. 2017. Real academia española. Asociación de académicas de la lengua española.  
URL <http://dle.rae.es/?id=DiU68a5|Did4M1I>
- Rao, S. R. & G. Ravishankar. 2002. Plant cell cultures: chemical factories of secondary metabolites. *Biotech. Adv.*, 20(2):101–153.
- Rice, A. N. & P. S. Lobel. 2003. The pharyngeal jaw apparatus of the Cichlidae and Pomacentridae: function in feeding and sound production. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 13(4):433–444.
- Riosmena-Rodríguez, R. & L. Paul-Chávez. 1997. Sistemática y biogeografía de las microalgas de la Bahía de La Paz, BCS, México. *La Bahía de La Paz: Investigación y Conservación, J. Urbán y M. Ramírez-Rodríguez (eds.). Universidad Autónoma de Baja California Sur, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas y Scripps Institution of Oceanography, La Paz, Baja California Sur.* p, p. 59–82.
- Robertson, D. R. & G. Allen. 2002. Shorefishes of the tropical eastern Pacific: an information system. CD-ROM. *Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama*.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37(4):317–350.
- Santelices, B. & B. Santelices. 1977. *Ecología de algas marinas bentónicas: efecto de factores ambientales*. Pontif. Univ. Cat. Chile, Vicerrectoria Académica, Dirección de Investigaciones, 488 p.
- Smith, L. S. 1989. Digestive functions in the teleost fishes. p. 331–421. En: Halver, J. (Ed.) *Fish Nutrition*. New York, Academic Press.
- Smith, S. V. & J. A. Marsh. 1973. Organic carbon production on the windward reef flat of Eniwetok Atoll. *Limn. Oceanogr.*, 18(6):953–961.
- Sommer, U., T. Hansen, O. Blum, N. Holzner, O. Vadstein & H. Stibor. 2005. Copepod and microzooplankton grazing in mesocosms fertilised with different Si: N ratios: no overlap between food spectra and Si: N influence on zooplankton trophic level. *Oecologia*, 142(2):274–283.

- Stewart, J. G. 1982. Anchor species and epiphytes in intertidal algal turf. 36(1):45–59.
- Targett, N. M. & T. M. Arnold. 1998. Minireview—predicting the effects of brown algal phlorotannins on marine herbivores in tropical and temperate oceans. *J. Phycol.*, 34(2):195–205.
- Thomson, D. A., L. T. Findley & A. N. Kerstitch. 2010. *Reef fishes of the Sea of Cortez: The rocky-shore fishes of the Gulf of California*, tomo 44. University of Texas Press, 353 p.
- Timberlake, K. C. 2013. *Química General, Orgánica y Biológica: Estructuras de la vida*. Pearson Educación, 4 ed<sup>ón</sup>., 874 p.
- Van-Reine, W. P. 1982. A taxonomic revision of the European Sphacelariaceae:(Sphacelariales, Phaeophyceae). *The Korean Journal of Phycology*, 8(2):145–160.
- Verma, P., A. Arun & D. Sahoo. 2015. Brown Algae. p. 177–204. En: *The Algae World*. Springer.
- Wainwright, P. C. 2005. Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus. *Fish Phys.*, 23:77–101.
- Wainwright, P. C. & D. R. Bellwood. 2002. Ecomorphology of feeding in coral reef fishes. p. 33–55. En: Sale, P. (Ed.) *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press, San Diego, CA.
- Wainwright, P. C., W. L. Smith, S. A. Price, K. L. Tang, J. S. Sparks, L. A. Ferry, K. L. Kuhn, R. I. Eytan & T. J. Near. 2012. The evolution of pharyngognath: a phylogenetic and functional appraisal of the pharyngeal jaw key innovation in labroid fishes and beyond. *Syst. Biol.*, 61(6):1001–1027.
- Wilkinson, T., E. Wiken, C. Bezaury, T. Hourigan, T. Agardy, H. Herrmann, L. Janishevski, C. Madden, L. Morgan & M. Padilla. 2009. Ecorregiones marinas de América del Norte. *Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal*, 200 p.
- Zapata, F. A. & D. Robertson. 2007. How many species of shore fishes are there in the Tropical Eastern Pacific? *J. Biogeogr.*, 34(1):38–51.
- Zar, J. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Saddle River, 435 p.

Zemke-White, W., K. Clements & P. Harris. 1999. Acid lysis of macroalgae by marine herbivorous fishes: myth or digestive mechanism? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 233(1):95–113.

Zemke-White, W., K. Clements & P. Harris. 2000. Acid lysis of macroalgae by marine herbivorous fishes: effects of acid pH on cell wall porosity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 245(1):57–68.

## A. Apéndice I. Tinción Azul Alciano - PAS, pH 1.0 y 2.5.

### SOLUCIÓN DE ÁCIDO PERYÓDICO AL 1 %

Ácido peryódico ..... 1.0 gm  
Agua destilada ..... 100.0 ml

#### Procedimiento

1. Desparafinar en Xilol por 20 minutos e hidratar las laminillas en alcohol (abs R-OH - 96 %) y agua destilada.
2. Teñir en la solución de azul alciano (pH 2.5 o 1.0) por 30 minutos.
3. Lavar las laminillas para retirar el exceso de colorante azul alciano pH 2.5, en agua corriente por 5 minutos. En el caso de la solución azul alciano pH 1.0, dejar secar.
4. Colocar las laminillas en ácido peryódico por 10 minutos.
5. Lavar en agua corriente por 5 minutos.
6. Colocar en agua destilada por 1 minuto.
7. Poner las laminillas en reactivo de schiff durante 10 minutos.
8. Lavar las laminillas en agua corriente por 10 minutos.
9. Deshidratar en serie de alcoholes (96 % - abs R-OH) y aclarar en Xilol por 10 minutos.

#### Resultados

**AA(pH 2.5) - PAS:** ácido hialurónico, sialomucinas y mucosustancias ácidas.... azul

**AA(pH 1.0) - PAS:** mucosustancias sulfatadas..... azul

Polisacáridos y mucosustancias neutras ..... magenta a rojo

Tomado de [Prophet \(1992\)](#).

## B. Apéndice II. Detalle de composición de la alimentación en hembras.

Tabla 5. Componentes tróficos de las hembras de *Microspathodon dorsalis* analizadas, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W).

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W		
<b>Rhodophyta</b>											
Florideophyceae	Ceramiales	Ceramiaceae	Ceramial A	19.64	0.10	0.02	19.64	0.53	0.10		
			Ceramial B	1.79	<0.01	<0.01	1.79	0.51	<0.01		
			<i>Ceramium</i> sp.	64.29	5.31	4.44	64.29	9.68	6.22		
			<i>Grateuloupia</i> sp.	3.57	0.06	<0.01	3.57	2.82	0.10		
			Rodofita A	10.71	0.24	0.03	10.71	2.13	0.23		
			Rodofita B	3.57	0.06	<0.01	3.57	1.17	0.04		
				Dasyaceae	<i>Dasya</i> sp.	25.00	0.05	0.02	25.00	0.40	0.10
				Delesseriaceae	<i>Taenioma perpusillum</i>	37.50	0.13	0.07	37.50	0.29	0.11
					<i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>secunda</i>	3.57	0.01	<0.01	3.57	0.20	<0.01
					<i>Herposiphonia</i> sp.	3.57	<0.01	<0.01	3.57	0.09	<0.01
					<i>Laurencia humilis</i>	64.29	2.06	1.72	64.29	3.40	2.19
					<i>Lophosiphonia obscura</i>	41.07	1.79	0.96	41.07	3.59	1.47
					<i>Neosiphonia howei</i>	64.29	2.86	2.39	64.29	4.02	2.59
					<i>Neosiphonia simplex</i>	8.93	2.80	0.32	8.93	30.13	2.69
				<i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i>	69.64	8.59	7.79	69.64	11.69	8.14	
		Corallinales	Corallinaceae	<i>Amphiroa</i> sp.	89.29	3.83	4.45	89.29	4.94	4.41	
					<i>Jania adherens</i>	89.29	2.72	3.16	89.29	4.20	3.75

Continua en página siguiente.

Tabla 5 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
	Gelidiales	Gelidiaceae	<i>Gelidium refugiensis</i>	96.43	17.32	21.74	96.43	18.07	17.42
			Gelidial A	5.36	0.15	0.01	5.36	2.41	0.13
			Gelidial B	8.93	0.01	<0.01	8.93	0.19	0.02
			Gelidial C	1.79	<0.01	<0.01	1.79	0.19	<0.01
			No identificado	1.79	0.01	<0.01	1.79	1.36	0.02
		Gelidillaceae	<i>Gelidiella hancockii</i>	5.36	0.05	<0.01	5.36	1.30	0.07
	Gigartinales	Cystocloniaceae	<i>Hypnea spinella</i>	17.86	0.54	0.13	17.86	9.70	1.73
	Rhodymeniales	Champiaceae	<i>Champia parvula</i>	37.50	1.77	0.86	37.50	4.73	1.77
		Lomentariaceae	<i>Ceratodictyon tenue</i>	5.36	0.02	<0.01	5.36	0.75	0.04
			<i>Lomentaria hakodatensis</i>	3.57	<0.01	<0.01	3.57	0.14	<0.01
		Wrangeliaceae	<i>Lejolisia</i> sp.	1.79	<0.01	<0.01	1.79	0.32	<0.01
			Rodofita C	1.79	0.03	<0.01	1.79	2.68	0.05
			Rodofita D	8.93	0.09	0.01	8.93	1.17	0.10
			Rodofita E	3.57	0.15	<0.01	3.57	5.47	0.20
<b>Ochrophyta</b>									
Phaeophyceae	Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyopteris delicatula</i>	57.14	1.98	1.47	57.14	4.66	2.66
			<i>Dictyota</i> sp.	42.86	1.19	0.66	42.86	5.14	2.20
			<i>Padina</i> sp.	21.43	0.18	0.05	21.43	1.03	0.22
	Ectocarpales	Acinetosporaceae	<i>Hincksia mitchelliae</i>	60.71	1.25	0.99	60.71	1.98	1.20
	Sphacelariales	Sphacelariaceae	<i>Sphacelaria hancockii</i> y <i>S. rigidula</i>	98.21	30.71	39.25	98.21	26.52	26.04
			Esfacelarial A	7.14	0.02	<0.01	7.14	0.43	0.03
			Esfacelarial B	3.57	0.02	<0.01	3.57	1.16	0.04
<b>Chlorophyta</b>									
Ulvophyceae	Bryopsidales	Bryopsidaceae	<i>Bryopsis pennata</i> var. <i>minor</i>	23.21	0.37	0.11	23.21	2.86	0.66

Continua en página siguiente.

Tabla 5 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
		Codiaceae	<i>Codium</i> sp.	1.79	0.04	<0.01	1.79	2.21	0.04
	Cladophorales	Cladophoraceae	<i>Cladophora albida</i>	3.57	<0.01	<0.01	3.57	0.06	<0.01
			<i>Cladophora</i> sp. 1	1.79	<0.01	<0.01	1.79	0.10	<0.01
			<i>Cladophora</i> sp. 2	42.86	1.32	0.74	42.86	2.40	1.03
			<i>Siphonocladus rigidus</i>	51.79	0.51	0.34	51.79	0.87	0.45
	Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva</i> sp.	19.64	0.29	0.07	19.64	0.97	0.19
			Ulval	1.79	<0.01	<0.01	1.79	0.23	<0.01
<b>Cyanobacteria</b>									
Cyanophyceae	Nostocales	Symphyonemataceae	<i>Brachytrichia quoyi</i>	17.86	0.07	0.02	17.86	0.26	0.05
		Calothrix	<i>Calothrix</i> sp.	12.50	0.08	0.01	12.50	0.83	0.10
<b>Mollusca</b>									
Bivalvia	Imparidentia	Mactridae	<i>Mactra californica</i>	10.71	0.01	<0.01	10.71	0.13	0.01
	Arcoida	Arcidae	<i>Anadara tuberculosa</i>	14.29	0.01	<0.01	14.29	0.12	0.02
			Bivalvo (22)	3.57	0.10	<0.01	3.57	3.29	0.12
Gastropoda	Littorinimorpha	Tornidae	Gasterópodo (01)	28.57	0.04	0.01	28.57	0.15	0.04
		Assimineidae	<i>Assimineia californica</i>	1.79	<0.01	<0.01	1.79	0.04	<0.01
		Barleeiidae	<i>Barleeia</i> sp. A	10.71	<0.01	<0.01	10.71	0.09	<0.01
			<i>Barleeia</i> sp. B	35.71	0.08	0.04	35.71	0.22	0.08
			<i>Barleeia</i> sp. C	19.64	0.03	<0.01	19.64	0.18	0.03
	Cephalaspidea	Bullidae	<i>Bulla</i> sp.	7.14	<0.01	<0.01	7.14	0.14	<0.01
	Caenogastropoda	Cerithiopsidae	<i>Seila assimilata</i>	1.79	<0.01	<0.01	1.79	0.71	0.01
	Neogastropoda	Marginelidae	<i>Volvarina</i> sp.	3.57	<0.01	<0.01	3.57	0.06	<0.01
Columbellidae			<i>Anachis</i> sp.	8.93	<0.01	<0.01	8.93	0.09	<0.01
			<i>Mitrella caulerpae</i>	1.79	<0.01	<0.01	1.79	0.16	<0.01

Continua en página siguiente.

Tabla 5 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
			Gasterópodo (04)	3.57	<0.01	<0.01	3.57	0.04	<0.01
			Gasterópodo (21)	5.36	<0.01	<0.01	5.36	0.05	<0.01
			Gasterópodo (25)	1.79	<0.01	<0.01	1.79	0.05	<0.01
<b>Arthropoda</b>									
Hexanauplia	Calanoida	Pontellidae	<i>Calanopia</i> sp. A	60.71	0.09	<0.01	60.71	0.15	0.09
			<i>Calanopia</i> sp. B	8.93	<0.01	<0.01	8.93	0.10	<0.01
			Copépodo A	16.07	0.04	<0.01	16.07	0.25	0.04
			Copépodo B	3.57	<0.01	<0.01	3.57	0.11	<0.01
Malacostraca	Decapoda	Strahlaxiidae	<i>Nexius</i> spp.	44.64	0.05	0.03	44.64	0.13	0.06
Crustacea			Crustáceo	25.00	0.65	0.21	25.00	1.88	0.47
			Crustáceo (15)	5.36	<0.01	<0.01	5.36	0.04	<0.01
			Restos calcáreos	78.57	6.54	6.69	78.57	8.26	6.49
			No identificado	12.50	0.41	0.07	12.50	3.34	0.42
			No identificado	1.79	0.15	<0.01	1.79	21.38	0.38
			Parásitos	3.57	0.21	<0.01	3.57	20.52	0.73
			Huevos	5.36	<0.01	<0.01	5.36	0.05	<0.01
			No identificado	1.79	0.02	<0.01	1.79	4.69	0.08
			No identificado	8.93	0.15	0.02	8.93	3.45	0.31
			Restos animales	28.57	2.53	0.94	28.57	6.64	1.90

### C. Apéndice III. Detalle de composición de la alimentación en machos.

Tabla 6. Componentes tróficos de los machos de *Microspathodon dorsalis* analizados, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W).

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W			
Rhodophyta	Ceramiales	Ceramiaceae	<i>Ceramium</i> sp.	77.27	6.76	6.52	77.27	8.25	6.37			
			Ceramial A	11.36	0.21	0.03	11.36	1.90	0.22			
			Ceramial B	4.55	0.16	<0.01	4.55	4.68	0.21			
			<i>Grateuloupia</i> sp.	2.27	0.05	<0.01	2.27	2.25	0.05			
			Rodofita A	15.91	0.30	0.06	15.91	1.92	0.31			
			Rodofita B	4.55	0.72	0.04	4.55	16.62	0.76			
			Dasyaceae	<i>Dasya</i> sp.	43.18	0.22	0.12	43.18	0.45	<0.01		
			Delesseriaceae	<i>Taenioma perpusillum</i>	43.18	0.55	0.29	43.18	1.50	0.65		
			Rhodomelaceae	<i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>secunda</i>	11.36	0.06	<0.01	11.36	0.47	0.05		
				<i>Herposiphonia</i> sp.	4.55	<0.01	<0.01	4.55	0.15	<0.01		
				<i>Laurencia humilis</i>	61.36	1.05	0.80	61.36	1.67	1.02		
				<i>Lophosiphonia obscura</i>	43.18	1.10	0.59	43.18	2.61	1.13		
				<i>Neosiphonia howei</i>	59.09	4.24	3.12	59.09	6.54	3.86		
				<i>Neosiphonia simplex</i>	4.55	0.07	<0.01	4.55	2.04	0.09		
				<i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i>	77.27	5.25	5.06	77.27	7.26	5.61		
			Corallinales	Corallinaceae	<i>Amphiroa</i> sp.	70.45	2.40	2.11	70.45	2.80	1.97	
					<i>Jania</i> sp.	88.64	3.03	3.35	88.64	3.30	2.92	
				Gelidiales	Gelidiaceae	<i>Gelidium refugiensis</i>	100.00	21.90	27.33	100.00	20.85	20.85

Continua en página siguiente.

Tabla 6 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
			Gelidial A	9.09	0.49	0.06	9.09	5.51	0.50
			Gelidial B	6.82	<0.01	<0.01	6.82	0.08	<0.01
			Gelidial C	4.55	0.05	<0.01	4.55	1.21	0.05
			Gelidial D	2.27	0.14	<0.01	2.27	5.86	0.13
			Gelidial E	6.82	0.19	0.02	6.82	2.19	0.15
		Gelidillaceae	<i>Gelidiella hancockii</i>	6.82	0.09	<0.01	6.82	1.43	0.10
	Gigartinales	Cystocloniaceae	<i>Hypnea spinella</i>	20.45	0.76	0.19	20.45	3.03	0.62
	Gracilariales	Gracilariaceae	<i>Gracilaria</i> sp.	11.36	0.07	<0.01	11.36	0.48	0.05
	Rhodymeniales	Champiaceae	<i>Champia parvula</i>	36.36	1.98	0.90	36.36	5.26	1.91
		Lomentariaceae	<i>Ceratodictyon tenue</i>	2.27	0.04	<0.01	2.27	2.09	0.05
			<i>Lomentaria hakodatensis</i>	6.82	<0.01	<0.01	6.82	0.14	<0.01
			Rodofita C	2.27	<0.01	<0.01	2.27	0.07	<0.01
			Rodofita D	13.64	0.30	0.05	13.64	1.74	0.24
<b>Ochrophyta</b>									
Phaeophyceae	Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyopteris delicatula</i>	47.73	3.30	1.96	47.73	7.76	3.70
			<i>Dictyota</i> sp.	56.82	1.60	1.13	56.82	2.47	1.40
			<i>Padina</i> sp.	18.18	0.11	0.03	18.18	1.04	0.19
	Ectocarpales	Acinetosporaceae	<i>Hincksia mitchelliae</i>	65.91	1.66	1.37	65.91	2.77	1.83
	Sphacelariales	Sphacelariaceae	<i>Sphacelaria hancockii</i> y <i>S. rigidula</i>	100.00	27.01	33.71	100.00	27.60	27.60
			Esfacelarial A	4.55	0.01	<0.01	4.55	0.51	0.02
			Esfacelarial B	2.27	0.01	<0.01	2.27	0.21	<0.01
<b>Chlorophyta</b>									
Ulvophyceae	Bryopsidales	Bryopsidaceae	<i>Bryopsis pennata</i> var. <i>minor</i>	25.00	0.79	0.25	25.00	3.56	0.89
		Codiaceae	<i>Codium</i> sp.	2.27	<0.01	<0.01	2.27	0.11	<0.01

Continúa en página siguiente.

Tabla 6 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
	Cladophorales	Cladophoraceae	<i>Cladophora albida</i>	31.82	1.09	0.43	31.82	2.33	0.74
			<i>Siphonocladus rigidus</i>	77.27	0.85	0.82	77.27	1.53	1.18
	Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva</i> sp.	15.91	0.10	0.02	15.91	0.72	0.12
			Ulval A	4.55	<0.01	<0.01	4.55	0.17	<0.01
<b>Cyanobacteria</b>									
Cyanophyceae	Nostocales	Symphyonemataceae	<i>Brachytrichia quoyi</i>	6.82	0.04	<0.01	6.82	0.52	0.04
		Calothrix	<i>Calothrix</i> sp.	6.82	0.02	<0.01	6.82	0.33	0.02
<b>Mollusca</b>									
Bivalvia	Imparidentia	Mactridae	<i>Mactra californica</i>	9.09	0.01	<0.01	9.09	0.15	0.01
	Arcoida	Arcidae	<i>Anadara tuberculosa</i>	13.64	0.03	<0.01	13.64	0.18	0.02
Gastropoda	Littorinimorpha	Tornidae	Gasterópodo (01)	15.91	<0.01	<0.01	15.91	0.06	0.01
		Assimineidae	<i>Assimineia californica</i>	4.55	0.23	0.01	4.55	9.23	0.42
		Barleeiidae	<i>Barleeia</i> sp. A	34.09	0.05	0.02	34.09	0.26	0.09
			<i>Barleeia</i> sp. B	15.91	0.02	<0.01	15.91	0.18	0.03
			<i>Barleeia</i> sp. C	15.91	0.02	<0.01	15.91	0.15	0.02
	Caenogastropoda	Cerithiopsidae	<i>Selia assimolata</i>	2.27	<0.01	<0.01	2.27	0.06	<0.01
		Cerithiidae	<i>Cerithium</i> sp.	6.82	<0.01	<0.01	6.82	0.21	0.01
	Neogastropoda	Marginelidae	<i>Volvarina</i> sp.	2.27	0.03	<0.01	2.27	2.68	0.06
		Columbellidae	<i>Anachis</i> sp.	9.09	0.01	<0.01	9.09	0.19	0.02
	Hypsogastropoda	Triphoridae	<i>Aclophora robusta</i>	2.27	0.01	<0.01	2.27	0.89	0.02
			Gasterópodo (04)	2.27	<0.01	<0.01	2.27	0.11	<0.01
			Gasterópodo (18)	2.27	<0.01	<0.01	2.27	0.32	<0.01
Arthropoda									
Hexanauplia	Calanoida	Pontellidae	<i>Calanopia</i> sp. A	52.27	0.72	0.47	52.27	1.00	0.52

Continúa en página siguiente.

Tabla 6 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
			<i>Calanopia</i> sp. B	2.27	<0.01	<0.01	2.27	0.05	<0.01
			Copépodo A	20.45	0.07	0.02	20.45	0.39	0.08
			Copépodo B	11.36	0.02	<0.01	11.36	0.12	0.01
Malacostraca	Decapoda	Strahlaxiidae	<i>Neaxius</i> spp.	40.91	0.06	0.03	40.91	0.22	0.09
Crustacea			Crustáceo	22.73	0.41	0.12	22.73	2.27	0.52
			Crustáceo (15)	2.27	<0.01	<0.01	2.27	0.22	<0.01
Restos calcáreos			Restos calcáreos	88.64	7.25	8.01	88.64	7.99	7.08
Otros			No identificado	9.09	0.20	0.02	9.09	2.44	0.22
			Parásitos	2.27	0.23	<0.01	2.27	12.37	0.28
Animal			Huevos	2.27	<0.01	<0.01	2.27	0.61	0.01
			No identificado	13.64	0.23	0.04	13.64	2.01	0.27
			Restos animales	40.91	1.56	0.80	40.91	5.66	2.31

## D. Apéndice IV. Detalle de composición de la alimentación en juveniles.

Tabla 7. Componentes tróficos de los juveniles de *Microspathodon dorsalis* analizados, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W).

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W		
<b>Rhodophyta</b>											
Florideophyceae	Ceramiales	Ceramiaceae	<i>Ceramium</i> sp.	60.87	10.10	8.53	60.87	17.86	10.87		
			Ceramial A	8.70	0.02	<0.01	8.70	0.18	0.02		
			Ceramial B	4.35	0.02	<0.01	4.35	0.51	0.02		
			Ceramial C	26.09	0.86	0.31	26.09	2.46	0.64		
		Dasyaceae	<i>Dasya</i> sp.	17.39	0.16	0.04	17.39	1.30	0.23		
		Delesseriaceae	<i>Taenioma perpusillum</i>	30.43	0.10	0.04	30.43	0.29	0.09		
		Rhodomelaceae	<i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>secunda</i>	4.35	<0.01	<0.01	4.35	0.10	<0.01		
			<i>Laurencia humilis</i>	52.17	1.63	1.18	52.17	2.63	1.37		
			<i>Lophosiphonia obscura</i>	34.78	1.60	0.77	34.78	5.26	1.83		
	Corallinales	Corallinaceae	<i>Neosiphonia howei</i>	43.48	0.92	0.55	43.48	2.77	1.21		
			<i>Neosiphonia simplex</i>	4.35	0.06	<0.01	4.35	1.91	0.08		
			<i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i>	65.22	3.40	3.08	65.22	6.10	3.98		
			<i>Amphiroa</i> sp.	91.30	5.41	6.85	91.30	6.61	6.03		
			<i>Jania</i> sp.	82.61	3.89	4.45	82.61	4.72	3.90		
			Gelidiales	Gelidiaceae	<i>Gelidium refugiensis</i>	91.30	20.32	25.75	91.30	19.20	17.53
					Gelidial A	8.70	0.03	<0.01	8.70	0.33	0.03
Gelidial B	4.35	0.02			<0.01	4.35	0.54	0.02			

Continua en página siguiente.

Tabla 7 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
			Gelidial C	4.35	<0.01	<0.01	4.35	0.09	<0.01
		Gelidillaceae	<i>Gelidiella hancockii</i>	4.35	0.01	<0.01	4.35	0.19	<0.01
	Gigartinales	Cystocloniaceae	<i>Hypnea spinella</i>	21.74	1.19	0.36	21.74	12.76	2.77
	Gracilariales	Gracilariaceae	<i>Gracilaria</i> sp.	4.35	0.03	<0.01	4.35	0.35	0.02
	Rhodymeniales	Champiaceae	<i>Champia parvula</i>	30.43	1.80	0.76	30.43	6.29	1.91
		Lomentariaceae	<i>Ceratodictyon tenue</i>	8.70	0.05	<0.01	8.70	1.00	0.09
			<i>Lomentaria hakodatensis</i>	8.70	0.01	<0.01	8.70	0.19	0.02
			Rodofita A	13.04	0.22	0.04	13.04	1.57	0.20
			Rodofita B	4.35	0.12	<0.01	4.35	2.68	0.12
<b>Ochrophyta</b>									
Phaeophyceae	Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyopteris delicatula</i>	56.52	4.60	3.60	56.52	9.17	5.18
			<i>Dictyota</i> sp.	43.48	2.59	1.56	43.48	9.68	4.21
			<i>Padina</i> sp.	21.74	0.57	0.17	21.74	2.02	0.44
	Ectocarpales	Acinetosporaceae	<i>Hincksia mitchelliae</i>	47.83	3.33	2.21	47.83	5.76	2.76
	Sphacelariales	Sphacelariaceae	<i>Sphacelaria hancockii</i> y <i>S. rigidula</i>	95.65	24.75	32.85	95.65	21.13	20.21
			Esfacelarial A	4.35	0.04	<0.01	4.35	1.82	0.08
<b>Chlorophyta</b>									
Ulvophyceae	Bryopsidales	Bryopsidaceae	<i>Bryopsis pennata</i> var. <i>minor</i>	39.13	1.31	0.71	39.13	2.90	1.13
		Cladophoraceae	<i>Cladophora albida</i>	39.13	0.88	0.48	39.13	2.09	0.82
			<i>Siphonocladus rigidus</i>	56.52	0.66	0.52	56.52	1.31	0.74
	Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva</i> sp.	13.04	0.04	<0.01	13.04	0.33	0.04
<b>Cyanobacteria</b>									
Cyanophyceae	Nostocales	Symphyonemataceae	<i>Brachytrichia quoyi</i>	8.70	0.02	<0.01	8.70	0.12	0.01
		Calothrix	<i>Calothrix</i> sp.	13.04	0.04	<0.01	13.04	0.54	0.07

Continua en página siguiente.

Tabla 7 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
<b>Mollusca</b>									
Bivalvia	Imparidentia	Mactridae	<i>Mactra californica</i>	13.04	0.04	<0.01	13.04	0.32	0.04
	Arcoida	Arcidae	<i>Anadara tuberculosa</i>	13.04	0.05	<0.01	13.04	0.26	0.03
Gastropoda	Littorinimorpha	Tornidae	Gasterópodo (01)	8.70	0.03	<0.01	8.70	0.28	0.02
		Assimineidae	<i>Assiminea californica</i>	4.35	0.60	0.04	4.35	18.36	0.80
		Barleeiidae	<i>Barleeia</i> sp. A	30.43	0.12	0.05	30.43	0.52	0.16
			<i>Barleeia</i> sp. B	13.04	0.05	<0.01	13.04	0.35	0.05
		<i>Barleeia</i> sp. C	17.39	0.02	<0.01	17.39	0.12	0.02	
	Cephalaspidea	Bullidae	<i>Bulla</i> sp.	8.70	0.02	<0.01	8.70	0.21	0.02
	Neogastropoda	Columbellidae	<i>Mitrella caulerpae</i>	4.35	<0.01	<0.01	4.35	0.26	0.01
Gasterópodo (25)	4.35		<0.01	<0.01	4.35	0.16	<0.01		
<b>Arthropoda</b>									
Hexanauplia	Calanoida	Pontellidae	<i>Calanopia</i> sp. A	39.13	0.07	0.04	39.13	0.19	0.07
			<i>Calanopia</i> sp. B	4.35	<0.01	<0.01	4.35	0.05	<0.01
			Copépodo A	17.39	0.12	0.03	17.39	0.67	0.12
			Copépodo B	26.09	0.08	0.03	26.09	0.33	0.09
Crustacea			Crustáceo	8.70	0.03	<0.01	8.70	0.56	0.05
<b>Restos calcáreos</b>			Restos calcáreos	65.22	4.57	4.13	65.22	6.45	4.21
<b>Otros</b>			No identificado	13.04	0.08	0.01	13.04	0.49	0.06
			Parásitos	8.70	0.88	0.11	8.70	20.52	1.78
<b>Animal</b>			No identificado	13.04	0.44	0.08	13.04	5.42	0.71
			No identificado	4.35	0.10	<0.01	4.35	4.69	0.20
			Restos animales	21.74	1.90	0.57	21.74	13.15	2.86

## E. Apéndice V. Detalle de composición de la alimentación en adultos.

Tabla 8. Componentes tróficos de los adultos de *Microspathodon dorsalis* analizados, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W).

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
<b>Rhodophyta</b>									
Florideophyceae	Ceramiales	Ceramiaceae	<i>Ceramium</i> sp.	72.73	5.14	4.66	72.73	6.76	4.92
			<i>Grateuloupia</i> sp.	3.90	0.07	<0.01	3.90	2.63	0.10
			Ceramial A	2.60	0.07	<0.01	2.60	4.68	0.12
			Ceramial B	9.09	0.16	0.02	9.09	1.64	0.15
		Dasyaceae	<i>Dasya</i> sp.	37.66	0.11	0.05	37.66	0.31	0.12
		Delesseriaceae	<i>Taenioma perpusillum</i>	42.86	0.33	0.18	42.86	0.99	0.42
		Rhodomelaceae	<i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>secunda</i>	7.79	0.04	<0.01	7.79	0.45	0.03
			<i>Herposiphonia</i> sp.	5.19	<0.01	<0.01	5.19	0.12	<0.01
			<i>Laurencia humilis</i>	66.23	1.67	1.38	66.23	2.66	1.76
			<i>Lophosiphonia obscura</i>	44.16	1.51	0.83	44.16	2.65	1.17
			<i>Neosiphonia howei</i>	67.53	3.82	3.22	67.53	5.52	3.73
			<i>Neosiphonia simplex</i>	7.79	2.03	0.20	7.79	25.47	1.98
		<i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i>	75.32	7.97	7.49	75.32	10.53	7.93	
	Rodofita A	5.19	0.37	0.02	5.19	8.90	0.46		
	Rodofita B	18.18	0.16	0.04	18.18	1.06	0.19		
	Corallinales	Corallinaceae	<i>Amphiroa</i> sp.	77.92	2.91	2.82	77.92	3.25	2.53
			<i>Jania adherens</i>	90.91	2.66	3.01	90.91	3.55	3.23

Continua en página siguiente.

Tabla 8 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
	Gelidiales	Gelidiaceae	<i>Gelidium refugiensis</i>	100.00	18.88	23.54	100.00	19.35	19.35
			Gelidial A	1.30	0.06	<0.01	1.30	5.86	0.08
			Gelidial B	3.90	0.03	<0.01	3.90	1.26	0.05
			Gelidial C	6.49	0.11	<0.01	6.49	1.47	0.10
			Gelidial D	9.09	0.09	<0.01	9.09	1.00	0.09
			Gelidial E	3.90	0.22	0.01	3.90	7.19	0.28
		Gelidillaceae	<i>Gelidiella hancockii</i>	6.49	0.08	<0.01	6.49	1.60	0.10
	Gigartinales	Cystocloniaceae	<i>Hypnea spinella</i>	18.18	0.53	0.12	18.18	4.32	0.79
	Gracilariales	Gracilariaceae	<i>Gracilaria</i> sp.	5.19	0.03	<0.01	5.19	0.51	0.03
	Rhodymeniales	Champiaceae	<i>Champia parvula</i>	38.96	1.86	0.90	38.96	4.65	1.81
		Lomentaria	<i>Ceratodictyon tenue</i>	2.60	0.02	<0.01	2.60	1.17	0.03
			<i>Lomentaria hakodatensis</i>	3.90	<0.01	<0.01	3.90	0.10	<0.01
		Wrangeliaceae	<i>Lejolisia</i> sp.	1.30	<0.01	<0.01	1.30	0.32	<0.01
			Rodofita C	1.30	<0.01	<0.01	1.30	0.07	<0.01
			Rodofita D	2.60	0.11	<0.01	2.60	5.47	0.14
			Rodofita E	10.39	0.16	0.02	10.39	1.45	0.15
<b>Ochrophyta</b>									
Phaeophyceae	Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyopteris delicatula</i>	51.95	2.12	1.38	51.95	4.82	2.51
			<i>Dictyota</i> sp.	50.65	1.13	0.72	50.65	2.26	1.14
			<i>Padina</i> sp.	19.48	0.08	0.02	19.48	0.70	0.14
	Ectocarpales	Acinetosporaceae	<i>Hincksia mitchelliae</i>	67.53	1.08	0.91	67.53	1.62	1.10
	Sphacelariales	Sphacelariaceae	<i>Sphacelaria hancockii</i> y <i>S. rigidula</i>	100.00	30.06	37.47	100.00	28.68	28.68
			Esfacelarial A	2.60	0.01	<0.01	2.60	0.35	<0.01
			Esfacelarial B	7.79	0.02	<0.01	7.79	0.45	0.04

Continua en página siguiente.

Tabla 8 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
<b>Chlorophyta</b>									
Ulvophyceae	Bryopsidales	Bryopsidaceae	<i>Bryopsis pennata</i> var. <i>minor</i>	19.48	0.40	0.10	19.48	3.34	0.65
		Codiaceae	<i>Codium</i> sp.	2.60	0.03	<0.01	2.60	1.16	0.03
	Cladophorales	Cladophoraceae	<i>Cladophora albida</i>	2.60	<0.01	<0.01	2.60	0.06	<0.01
			<i>Cladophora</i> sp. 1	1.30	<0.01	<0.01	1.30	0.10	<0.01
			<i>Cladophora</i> sp. 2	37.66	1.29	0.61	37.66	2.46	0.93
			<i>Siphonocladus rigidus</i>	64.94	0.64	0.52	64.94	1.20	0.78
	Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva</i> sp.	19.48	0.25	0.06	19.48	0.98	0.19
			Ulval A	1.30	<0.01	<0.01	1.30	0.23	<0.01
			Ulval B	2.60	<0.01	<0.01	2.60	0.17	<0.01
	<b>Cyanobacteria</b>								
Cyanophyceae	Nostocales	Symphyonemataceae	<i>Brachytrichia quoyi</i>	14.29	0.06	0.01	14.29	0.36	0.05
		Calothrix	<i>Calothrix</i> sp.	9.09	0.06	<0.01	9.09	0.74	0.07
<b>Mollusca</b>									
Bivalvia	Imparidentia	Mactridae	<i>Mactra californica</i>	9.09	<0.01	<0.01	9.09	0.06	<0.01
	Arcoida	Arcidae	<i>Anadara tuberculosa</i>	14.29	0.01	<0.01	14.29	0.12	0.02
Gastropoda	Littorinimorpha	Tornidae	Bivalvo (22)	2.60	0.07	<0.01	2.60	3.29	0.09
			Gasterópodo (01)	27.27	0.03	<0.01	27.27	0.11	0.03
			<i>Assimineia californica</i>	2.60	<0.01	<0.01	2.60	0.07	<0.01
			<i>Barleeia</i> sp. A	36.36	0.06	0.03	36.36	0.16	0.06
	<i>Barleeia</i> sp. B	19.48	0.03	<0.01	19.48	0.14	0.03		
	<i>Barleeia</i> sp. C	11.69	0.01	<0.01	11.69	0.12	0.01		
	Cephalaspidea	Bullidae	<i>Bulla</i> sp.	2.60	<0.01	<0.01	2.60	0.07	<0.01
Caenogastropoda	Cerithiopsidae	<i>Selia assimolata</i>	2.60	<0.01	<0.01	2.60	0.39	0.01	

Continúa en página siguiente.

Tabla 8 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
			<i>Cerithium</i> sp.	2.60	<0.01	<0.01	2.60	0.19	<0.01
	Neogastropoda	Marginelidae	<i>Volvarina</i> sp.	3.90	0.02	<0.01	3.90	0.93	0.04
		Columbellidae	<i>Anachis</i> sp.	11.69	0.01	<0.01	11.69	0.14	0.02
	Hypsogastropoda	Triphoridae	<i>Aclophora robusta</i>	1.30	<0.01	<0.01	1.30	0.89	0.01
			Gasterópodo (04)	3.90	<0.01	<0.01	3.90	0.06	<0.01
			Gasterópodo (18)	1.30	<0.01	<0.01	1.30	0.32	<0.01
			Gasterópodo (21)	3.90	<0.01	<0.01	3.90	0.05	<0.01
			Gasterópodo (25)	1.30	<0.01	<0.01	1.30	0.05	<0.01
<b>Arthropoda</b>									
Hexanauplia	Calanoida	Pontellidae	<i>Calanopia</i> sp. A	62.34	0.38	0.30	62.34	0.55	0.34
			<i>Calanopia</i> sp. B	6.49	<0.01	<0.01	6.49	0.10	<0.01
			Copépodo A	18.18	0.04	<0.01	18.18	0.22	0.04
			Copépodo B	9.09	0.01	<0.01	9.09	0.12	0.01
Malacostraca	Decapoda	Strahlaxiidae	<i>Neaxius</i> spp.	48.05	0.05	0.03	48.05	0.14	0.07
Crustacea			Crustáceo	28.57	0.65	0.23	28.57	2.18	0.62
			Crustáceo (15)	5.19	<0.01	<0.01	5.19	0.08	<0.01
			Restos calcáreos	88.31	7.20	7.93	88.31	8.51	7.51
<b>Restos calcáreos</b>									
<b>Otros</b>									
			No identificado	1.30	0.11	<0.01	1.30	21.38	0.28
			No identificado	10.39	0.37	0.05	10.39	3.96	0.41
			Parásitos	1.30	0.11	<0.01	1.30	12.37	0.16
<b>Animal</b>									
			Huevos	5.19	<0.01	<0.01	5.19	0.19	<0.01
			No identificado	10.39	0.14	0.02	10.39	1.64	0.17
			Restos animales	37.66	2.20	1.03	37.66	4.91	1.85

## F. Apéndice VI. Detalle de composición de la alimentación en la temporada cálida.

Tabla 9. Componentes tróficos de *Microspathodon dorsalis* durante la temporada cálida, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W).

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W	
<b>Rhodophyta</b>										
Florideophyceae	Ceramiales	Ceramiaceae	<i>Ceramium</i> sp.	61.22	1.38	1.01	61.22	4.31	2.64	
			Ceramial A	24.49	0.24	0.07	24.49	1.03	0.25	
			Ceramial B	6.12	0.13	<0.01	6.12	3.29	0.20	
		Dasyaceae	<i>Dasya</i> sp.	32.65	0.09	0.03	32.65	0.32	0.10	
		Delesseriaceae	<i>Taenioma perpusillum</i>	28.57	0.26	0.09	28.57	1.42	0.40	
		Rhodomelaceae	<i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>secunda</i>	2.04	0.01	<0.01	2.04	0.94	0.02	
			<i>Herposiphonia</i> sp.	2.04	<0.01	<0.01	2.04	0.26	<0.01	
			<i>Laurencia humilis</i>	61.22	0.91	0.67	61.22	1.79	1.09	
			<i>Lophosiphonia obscura</i>	38.78	1.12	0.52	38.78	2.20	0.85	
			<i>Neosiphonia howei</i>	55.10	1.36	0.90	55.10	2.21	1.22	
			<i>Neosiphonia simplex</i>	10.20	0.90	0.11	10.20	5.47	0.56	
			<i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i>	65.31	5.54	4.31	65.31	8.61	5.63	
		Rodofita A		6.12	0.21	0.02	6.12	3.38	0.21	
		Corallinales	Corallinaceae	<i>Amphiroa</i> sp.	79.59	1.70	1.62	79.59	2.06	1.64
				<i>Jania</i> sp.	79.59	2.95	2.80	79.59	4.03	3.21
			Gelidiales	Gelidiaceae	<i>Gelidium refugiensis</i>	100.00	21.24	25.31	100.00	22.28

Continúa en página siguiente.



Tabla 9 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
<b>Cyanobacteria</b>									
	Nostocales	Symphyonemataceae	<i>Brachytrichia quoyi</i>	22.45	0.08	0.02	22.45	0.30	0.07
		Calothrix	<i>Calothrix</i> sp.	6.12	0.02	<0.01	6.12	0.65	0.04
<b>Arthropoda</b>									
Hexanauplia	Calanoida	Pontellidae	<i>Calanopia</i> sp. A	53.06	0.08	0.05	53.06	0.17	0.09
			<i>Calanopia</i> sp. B	2.04	<0.01	<0.01	2.04	0.05	<0.01
Malacostraca	Decapoda	Strahlaxiidae	<i>Neaxius</i> spp.	44.90	0.05	0.03	44.90	0.15	0.07
Crustacea			Crustáceo	28.57	1.03	0.35	28.57	2.98	0.85
			Crustáceo (15)	2.04	<0.01	<0.01	2.04	0.03	<0.01
<b>Mollusca</b>									
Bivalvia	Imparidentia	Mactridae	<i>Mactra californica</i>	8.16	<0.01	<0.01	8.16	0.06	<0.01
	Arcoida	Arcidae	<i>Anadara tuberculosa</i>	6.12	<0.01	<0.01	6.12	0.06	<0.01
			Bivalvo (22)	2.04	0.11	<0.01	2.04	5.42	0.11
Gastropoda	Littorinimorpha	Tornidae	Gasterópodo (01)	18.37	0.02	<0.01	18.37	0.17	0.03
		Barleeiidae	<i>Barleeia</i> sp. A	32.65	0.07	0.03	32.65	0.24	0.08
			<i>Barleeia</i> sp. B	22.45	0.04	0.01	22.45	0.20	0.05
			<i>Barleeia</i> sp. C	14.29	0.01	<0.01	14.29	0.11	0.02
	Cephalaspidea	Bullidae	<i>Bulla</i> sp.	4.08	<0.01	<0.01	4.08	0.11	<0.01
	Caenogastropoda	Cerithiopsidae	<i>Selia assimilata</i>	2.04	<0.01	<0.01	2.04	0.71	0.01
		Cerithiidae	<i>Cerithium</i> sp.	4.08	<0.01	<0.01	4.08	0.19	<0.01
	Neogastropoda	Marginelidae	<i>Volvarina</i> sp.	6.12	0.03	<0.01	6.12	0.93	0.06
		Columbellidae	<i>Anachis</i> sp.	18.37	0.02	<0.01	18.37	0.14	0.02
			<i>Mitrella caulerpae</i>	2.04	<0.01	<0.01	2.04	0.16	<0.01
	Hypsogastropoda	Triphoridae	<i>Aclophora robusta</i>	2.04	0.01	<0.01	2.04	0.89	0.02

Continua en página siguiente.

Tabla 9 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
			Gasterópodo (04)	2.04	<0.01	<0.01	2.04	0.02	<0.01
			Gasterópodo (18)	2.04	<0.01	<0.01	2.04	0.32	<0.01
			Gasterópodo (21)	6.12	<0.01	<0.01	6.12	0.05	<0.01
			Gasterópodo (25)	2.04	<0.01	<0.01	2.04	0.05	<0.01
<b>Restos calcáreos</b>			Restos calcáreos	81.63	8.15	7.93	81.63	10.00	8.16
Otros			No identificado	14.29	0.21	0.04	14.29	1.88	0.27
			No identificado	2.04	0.18	<0.01	2.04	21.38	0.44
			Parásitos	4.08	0.41	0.02	4.08	23.90	0.98
<b>Animal</b>			Huevos	6.12	<0.01	<0.01	6.12	0.23	0.01
			Restos animales	32.65	1.47	0.57	32.65	4.28	1.40

## G. Apéndice VII. Detalle de composición de la alimentación en la temporada fría.

Tabla 10. Componentes tróficos de *Microspathodon dorsalis* durante la temporada fría, porcentajes de frecuencia de aparición (%FA), biomasa (%P), índice de importancia relativa (%IIR), frecuencia de aparición específico de las presas (%FO), biomasa específica de las presas (%PW) e índice de biomasa específico de las presas (%W).

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W	
<b>Rhodophyta</b>										
Florideophyceae	Ceramiales	Ceramiaceae	<i>Ceramium</i> sp.	78.43	10.27	10.70	78.43	12.48	9.79	
			<i>Grateloupia</i> sp.	5.88	0.12	<0.01	5.88	2.63	0.15	
			Ceramial A	7.84	0.05	<0.01	7.84	0.74	0.06	
			Ceramial B	19.61	0.31	0.08	19.61	1.61	0.32	
			Ceramial C	7.84	0.63	0.07	7.84	8.90	0.70	
		Dasyaceae	<i>Dasya</i> sp.	33.33	0.15	0.07	33.33	0.53	0.18	
		Delesseriaceae	<i>Taenioma perpusillum</i>	50.98	0.32	0.22	50.98	0.57	0.29	
		Rhodomelaceae	<i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>secunda</i>	11.76	0.05	<0.01	11.76	0.31	0.04	
			<i>Herposiphonia</i> sp.	5.88	<0.01	<0.01	5.88	0.08	<0.01	
			<i>Laurencia humilis</i>	64.71	2.40	2.07	64.71	3.45	2.23	
				<i>Lophosiphonia obscura</i>	45.10	1.92	1.15	45.10	3.93	1.77
				<i>Neosiphonia howei</i>	68.63	5.38	4.91	68.63	7.29	5.00
				<i>Neosiphonia simplex</i>	3.92	2.57	0.13	3.92	63.67	2.50
				<i>Polysiphonia pacifica</i> var. <i>delicatula</i>	80.39	9.03	9.65	80.39	10.41	8.37
		Corallinales	Corallinaceae	<i>Amphiroa</i> sp.	82.35	4.82	5.27	82.35	6.03	4.97
				<i>Jania</i> sp.	98.04	2.73	3.56	98.04	3.62	3.55

Continua en página siguiente.

Tabla 10 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
	Gelidiales	Gelidiaceae	<i>Gelidium refugiensis</i>	96.08	16.99	21.70	96.08	16.35	15.71
			Gelidial A	11.76	0.18	0.03	11.76	1.24	0.15
			Gelidial B	5.88	0.11	<0.01	5.88	1.36	0.08
			Gelidial C	3.92	0.07	<0.01	3.92	1.98	0.08
			Gelidial D	3.92	0.02	<0.01	3.92	0.86	0.03
			Gelidial E	1.96	0.11	<0.01	1.96	5.86	0.11
		Gelidillaceae	<i>Gelidiella hancockii</i>	5.88	0.10	<0.01	5.88	1.99	0.12
	Gigartinales	Cystocloniaceae	<i>Hypnea spinella</i>	15.69	0.56	0.12	15.69	8.94	1.40
	Gracilariales	Gracilariaceae	<i>Gracilaria</i> sp.	7.84	0.05	<0.01	7.84	0.53	0.04
	Rhodymeniales	Champiaceae	<i>Champia caespitosa</i>	60.78	3.55	2.86	60.78	5.77	3.51
		Lomentariaceae	<i>Ceratodictyon tenue</i>	5.88	0.05	<0.01	5.88	1.38	0.08
			<i>Lomentaria hakodatensis</i>	9.80	0.01	<0.01	9.80	0.14	0.01
		Wrangeliaceae	<i>Lejolisia</i> sp.	1.96	<0.01	<0.01	1.96	0.32	<0.01
			Rodofita C	1.96	<0.01	<0.01	1.96	0.07	<0.01
			Rodofita D	19.61	0.33	0.08	19.61	1.59	0.31
<b>Ochrophyta</b>									
Phaeophyceae	Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyopteris delicatula</i>	64.71	3.27	2.81	64.71	6.53	4.23
			<i>Dictyota</i> sp.	47.06	1.35	0.84	47.06	4.47	2.10
			<i>Padina</i> sp.	11.76	0.04	<0.01	11.76	0.62	0.07
	Ectocarpales	Acinetosporaceae	<i>Hincksia mitchelliae</i>	70.59	1.15	1.08	70.59	1.58	1.12
	Sphacelariales	Sphacelariaceae	<i>Sphacelaria hancockii</i> y <i>S. rigidula</i>	98.04	17.61	22.94	98.04	18.07	17.72
			Esfacelarial A	11.76	0.52	0.08	11.76	4.18	0.49
			Esfacelarial B	5.88	0.04	<0.01	5.88	0.84	0.05
<b>Chlorophyta</b>									

Continua en página siguiente.

Tabla 10 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W	
Ulvophyceae	Bryopsidales	Bryopsidaceae	<i>Bryopsis pennata</i> var. <i>minor</i>	13.73	0.18	0.03	13.73	2.29	0.31	
		Codiaceae	<i>Codium</i> sp.	3.92	0.05	<0.01	3.92	1.16	0.05	
	Cladophorales	Cladophoraceae	<i>Cladophora albida</i>	3.92	<0.01	<0.01	3.92	0.06	<0.01	
			<i>Cladophora</i> sp. A	1.96	<0.01	<0.01	1.96	0.10	<0.01	
			<i>Cladophora</i> sp. B	29.41	1.86	0.73	29.41	3.45	1.02	
			<i>Siphonocladus rigidus</i>	62.75	0.48	0.40	62.75	0.88	0.55	
Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva</i> sp.	29.41	0.42	0.16	29.41	1.03	0.30		
<b>Cyanobacteria</b>										
Cyanophyceae	Nostocales	Symphyonemataceae	<i>Brachytrichia quoyi</i>	3.92	0.03	<0.01	3.92	0.44	0.02	
		Calothrix	<i>Calothrix</i> sp.	13.73	0.09	0.02	13.73	0.70	0.10	
<b>Mollusca</b>										
Bivalvia	Imparidentia	Mactridae	<i>Mactra californica</i>	11.76	0.02	<0.01	11.76	0.20	0.02	
	Arcoida	Arcidae	<i>Anadara tuberculosa</i>	21.57	0.03	<0.01	21.57	0.17	0.04	
Gastropoda	Littorinimorpha	Tornidae	Bivalvo (22)	1.96	0.02	<0.01	1.96	1.15	0.02	
			Gasterópodo (01)	27.45	0.04	0.01	27.45	0.09	0.03	
			Assimineidae	<i>Assimineia californica</i>	5.88	0.18	0.01	5.88	6.16	0.36
			Barleeiidae	<i>Barleeia</i> sp. A	37.25	0.06	0.03	37.25	0.23	0.09
	Cephalaspidea	Bullidae	<i>Barleeia</i> sp. B	13.73	0.02	<0.01	13.73	0.13	0.02	
			textitBarleeia sp. C	11.76	0.02	<0.01	11.76	0.13	0.02	
			<i>Bulla</i> sp.	3.92	<0.01	<0.01	3.92	0.17	<0.01	
			Caenogastropoda	Cerithiopsidae	<i>Selia assimolata</i>	1.96	<0.01	<0.01	1.96	0.06
Neogastropoda	Marginelidae	<i>Volvarina</i> sp.	1.96	<0.01	<0.01	1.96	0.26	<0.01		
		Gasterópodo (04)	3.92	<0.01	<0.01	3.92	0.08	<0.01		
<b>Arthropoda</b>										

Continúa en página siguiente.

Tabla 10 – Continuación

Filo y clase	Orden	Familia	Especie	%FA	%P	%IIR	%FO	%PW	%W
Hexanauplia	Calanoida	Pontellidae	<i>Calanopia</i> sp. A	60.78	0.59	0.47	60.78	0.77	0.47
			<i>Calanopia</i> sp. B	9.80	0.01	<0.01	9.80	0.10	<0.01
			Copépodo A	35.29	0.10	0.05	35.29	0.32	0.11
			Copépodo B	13.73	0.02	<0.01	13.73	0.12	0.02
Malacostraca	Decapoda	Strahlaxiidae	<i>Neaxius</i> spp.	41.18	0.06	0.03	41.18	0.18	0.08
Crustacea			Crustáceo	19.61	0.10	0.03	19.61	0.74	0.14
			Crustáceo (15)	5.88	<0.01	<0.01	5.88	0.10	<0.01
<b>Restos calcáreos</b>			Restos calcáreos	84.31	5.50	6.17	84.31	6.40	5.40
Otros			No identificado	1.96	<0.01	<0.01	1.96	0.23	<0.01
			No identificado	3.92	0.18	<0.01	3.92	5.47	0.21
<b>Animal</b>			Parásitos	1.96	0.04	<0.01	1.96	5.63	0.11
			Huevos	1.96	<0.01	<0.01	1.96	0.05	<0.01
			No identificado	1.96	0.03	<0.01	1.96	4.69	0.09
			No identificado	7.84	0.16	0.02	7.84	4.05	0.32
			Restos animales	35.29	2.83	1.33	35.29	7.75	2.74