



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

HÁBITOS ALIMENTARIOS DE *FUNDULUS PERSIMILIS* MILLES 1955 Y
FUNDULUS GRANDISSIMUS HUBBS 1936 EN LA COSTA NORTE DE
YUCATÁN, MÉXICO

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:
CARLOS JAVIER ALVAREZ FUENTES

TUTOR PRINCIPAL
DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (UMDI Sisal)

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (UNAM)
DR. CARLOS A. YÁÑEZ ARENAS
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (UMDI Sisal)
DRA. MAITE MASCARÓ MIQUELAJÁUREGUI
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (UMDI Sisal)
DR. HORACIO PÉREZ ESPAÑA
Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías (U. Veracruzana)

Ciudad Universitaria, CD. MX. NOVIEMBRE 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

HÁBITOS ALIMENTARIOS DE *FUNDULUS PERSIMILIS* MILLES 1955 Y
FUNDULUS GRANDISSIMUS HUBBS 1936 EN LA COSTA NORTE DE YUCATÁN,
MÉXICO

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias
(Biología Marina)

Presenta

CARLOS JAVIER ALVAREZ FUENTES

Director de Tesis: DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA

Comité Tutorial: DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO
UGARTE
DR. CARLOS A. YÁÑEZ ARENAS
DRA. MAITE MASCARÓ MIQUELAJÁUREGUI
DR. HORACIO PÉREZ ESPAÑA

Asesor externo: DR: DANIEL ARCEO CARRANZA

SISAL, YUCATÁN, 2016

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó en el Laboratorio de Ecología de Zonas Costeras (www.sisal.unam.mx/labeco) de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal de la Facultad de Ciencias, UNAM, con el apoyo financiero obtenido mediante los proyectos FOMIX-Yucatán (103229), PAPIIT (IN219515), PAPIIME (PE204012) y PROMEP (103.5/12/2122), bajo la responsabilidad del Dr. Xavier Chiappa Carrara. Agradezco la participación de los técnicos académicos adscritos al grupo de trabajo, particularmente a la M. en C. Maribel Badillo Alemán, M. en C. Alfredo Gallardo Torres, M. en C. Korinthya López Aguiar, M. en C. Eduardo Pacheco Góngora, M. en C. Carmen Galindo de Santiago y Dra. Patricia Guadarrama Chávez por su apoyo especializado en las diferentes etapas de esta investigación.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y a la Unidad Académica Yucatán.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

A cada uno de los sinodales que participaron en la elaboración de este trabajo, gracias a sus acertadas observaciones la realización de este proyecto fue posible.

- Dr. Xavier Chiappa Carrara
- Dr. Isaías Salgado Ugarte
- Dr. Carlos A. Yáñez Arenas
- Dra. Maite Mascaró Miquelajáuregui
- Dr. Horacio Pérez España
- Dr. Daniel Arceo Carranza

A toda mi familia, que a pesar de la distancia, me apoyaron incondicionalmente.

A mis amistades, quizá muchas o muy pocas pero que me han brindado desde algunas palabras de apoyo o aliento, que han significado más para mí que para ustedes.

CONTENIDO

RESUMEN	7
INTRODUCCIÓN	8
ANTECEDENTES	8
Diagnosis de la familia Fundulidae (Pisces: Cyprinodontiformes)	10
<i>Fundulus persimilis</i> Miller 1955	11
<i>Fundulus grandissimus</i> Hubbs 1936	12
JUSTIFICACIÓN	13
HIPÓTESIS	14
OBJETIVO GENERAL	14
Objetivos particulares	14
MATERIAL Y MÉTODOS	15
I) Área de estudio	15
Descripción de la laguna de la Carbonera	15
Descripción del petén Homochén	16
II) Estrategia de muestreo	17
III) Estimación del tamaño de muestra	17
IV) Trabajo de laboratorio	19
Análisis del contenido estomacal	20
Estrategia alimentaria	21
Amplitud del nicho trófico	22
Traslape trófico	22
Nivel trófico	23
VI) Análisis multivariado	24
RESULTADOS	26
Caracterización del ambiente	26
Composición por tallas y sexos	27
Relación peso-talla	28
Composición del espectro trófico y tamaño de muestra	31
Coeficiente de vacuidad	34
Espectro trófico de <i>Fundulus grandissimus</i>	35
Espectro trófico <i>Fundulus grandissimus</i> por clase de talla	35
Espectro trófico de <i>Fundulus grandissimus</i> por época climática	36
Estrategia alimentaria de <i>Fundulus grandissimus</i>	37
Espectro trófico de <i>Fundulus persimilis</i>	39
Espectro trófico de <i>Fundulus persimilis</i> por clase de talla	39
Espectro trófico <i>Fundulus persimilis</i> por época climática	40
Estrategia alimentaria de <i>Fundulus persimilis</i>	41
Amplitud del nicho trófico de las especies	42
Traslape trófico	45
Niveles tróficos de las especies estudiadas	45
Análisis multivariado de la alimentación	47
DISCUSIÓN	50
CONCLUSIONES	56
LITERATURA CITADA	57
ANEXO	62

1.A. PRESAS PRESENTES EN LOS CONTENIDOS ESTOMACALES DE <i>FUNDULUS GRANDISSIMUS</i>	62
1.B. PRESAS PRESENTES EN LOS CONTENIDOS ESTOMACALES DE <i>FUNDULUS PERSIMILIS</i>	66
B. ÍNDICE DE FÓRMULAS	71
3.A. DESARROLLO DE LA ECUACIÓN (7) ÍNDICE DE LEVINS.	72
3.B. CRITERIO DE STURGES	73

RESUMEN

Fundulus grandissimus y *Fundulus persimilis* son especies endémicas de la costa norte de Yucatán cuyos ámbitos de distribución se sobreponen. Como ocurre con otras especies congéneres, su morfo-anatomía es similar por lo que se hipotetizó que ambas especies utilizarán el mismo conjunto de presas y, en caso de coexistir, el traslape alimentario mostraría valores significativos. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue analizar las diferentes respuestas alimentarias que despliegan estas especies para habitar el sistema de ciénagas característico del litoral de la península. Se describió la composición y se cuantificaron los componentes de la dieta de ambas especies para evaluar la manera en la que se hacen uso de los recursos alimentarios. Se analizaron 1,094 individuos de *F. grandissimus* y 795 de *F. persimilis*, capturados en dos sitios a lo largo de un año. Se calculó el índice de importancia relativa (IIR) de cada tipo de presa considerando el espectro trófico de cada especie por sexo (machos y hembras), por clase de talla y por época climática. Se determinó el grado de especialización, el nivel trófico y se calcularon los índices de traslape alimentario. Se encontró que *F. grandissimus* consume doce tipos de presas pertenecientes a cuatro grupos taxonómicos (peces, insectos, crustáceos y arácnidos). Los peces fueron las presas que tuvieron la mayor contribución a la dieta de esta especie. En los estómagos de *F. persimilis* se encontraron cinco tipos de presas, pertenecientes a dos clases (crustáceos y moluscos); de ellas, los crustáceos peracáridos fueron los más importantes en la dieta. Los resultados del análisis multivariado de la dieta permitieron concluir que no existen diferencias significativas entre las presas que consumen los machos y las hembras de estas especies congéneres. Sin embargo, la dieta de estos peces se modifica en base a los cambios temporales en la disponibilidad de las presas que, en el caso de la especie piscívora, podrían reflejar la disponibilidad de las presas de que se alimenta. En la época de secas, por ejemplo, disminuye el nivel del agua del sistema y la ictiofauna se congrega en sitios con aportes de agua permanentes (petenes), que constituyen el hábitat de *F. grandissimus*. Así, durante el estiaje, se presentan valores elevados del índice de diversidad de la dieta de esta especie. En cambio, la dieta de *F. persimilis* no presenta variaciones temporales y los valores del IIR correspondientes a los crustáceos peracáridos permanecen elevados durante todo el año. La probabilidad de que ambas especies co-ocurrán, es decir, estén presentes en los mismos sitios al mismo tiempo, es del 14%. Ésta es una evidencia de segregación espacial que no puede ser explicada por diferencias en las principales variables ambientales ni por la exclusión que podría ser causada por el uso del mismo conjunto de recursos alimentarios.

INTRODUCCIÓN

Los peces tienen gran plasticidad trófica y despliegan una gran variedad de hábitos alimentarios que pueden cambiar debido a variaciones en los requerimientos individuales y a oscilaciones en las condiciones ambientales que, a su vez, controlan tanto el metabolismo como la disponibilidad del alimento (Helfman *et al.*, 2009). Por ello, la alimentación suele cambiar ontogénicamente como respuesta a las características morfo-anatómicas y a las respuestas fisiológicas propias de cada etapa del desarrollo, y los hábitos alimentarios pueden cambiar intraespecíficamente de acuerdo a la localidad, época del año, disponibilidad del alimento, edad o sexo del individuo (Poot *et al.*, 2005).

El análisis del contenido estomacal es uno de los métodos más utilizados para estudiar la dieta de los peces (Hyslop, 1980). La información que se obtiene permite describir la trofodinámica en forma individual o poblacional y evaluar las interacciones intra e inter específicas. Permite, además, inferir el papel de las especies en las tramas alimentarias y la función que realizan en los ecosistemas, además de que esta información puede integrarse a modelos tróficos, como lo han hecho Canto-Maza y Vega-Cendejas (2008) para algunos ecosistemas costeros.

En este trabajo se estudió la dieta de dos especies del género *Fundulus*, endémicas de la costa norte de Yucatán. Dado que las dietas de otros congéneres tienden a ser similares pues poseen aparatos bucales con características morfológicas y anatómicas análogas (Weisberg, 1986), se planteó como hipótesis que la disponibilidad del alimento es un factor que determina la extensión del ámbito geográfico local de estas especies en el sistema de humedales característico de la costa norte de Yucatán. Se consideró, además, que la alimentación de estos peces debe estar en sincronía con los patrones estacionales de producción biológica, que podría reflejar diferencias espaciales y temporales en las dietas para reducir el traslape trófico; de lo contrario, la distribución local de estas especies tendrá un patrón de segregación espacial o temporal.

ANTECEDENTES

De acuerdo con Baker (1986), los requerimientos nutricionales de los animales deben satisfacer las necesidades energéticas propias de cada etapa de desarrollo (incluyendo la composición y la síntesis diferencial de los tejidos con el consiguiente cambio en biomasa y tamaño) y de cada sexo a fin de cumplir con funciones fisiológicas específicas (mantenimiento, crecimiento, reproducción, producción, etc.). Martínez y Ríos (2004) parten de la misma noción y consideran

que un juvenil en pleno crecimiento tendrá requerimientos nutricionales diferentes a los de las hembras en etapas reproductoras, dado que éstas canalizan el uso de la energía y los nutrientes a la maduración sexual y no al crecimiento somático. Cuando los machos y las hembras no se encuentran en actividad reproductora, la energía puede destinarse al crecimiento o a otras funciones relacionadas con la sobrevivencia individual. Espínola (2008) comprobó que hay diferencias en la distribución energética a lo largo de las fases de maduración gonadal que se ven reflejadas como variaciones en los requerimientos calóricos de los individuos de cada sexo. Esto se debe a que se metaboliza el material de reserva acumulado en las vísceras, músculos o hígado para asegurar el desarrollo gonadal que culmina con el desove (Godoy, 1975). Los requerimientos energéticos individuales varían no sólo en función del estado fisiológico sino que otras características, como el tamaño del organismos y las condiciones del ambiente son, a su vez, determinantes (Helfman *et al.*, 2009).

La abertura de la boca junto con los espacios que existen entre las espinas branquiales limitan morfológicamente el tamaño de las presas que pueden ser capturadas por los peces. Dado que la morfología de estas estructuras suele cambiar a lo largo del desarrollo, organismos de diferentes tallas tienen la capacidad de alimentarse de grupos de presas de distintos tamaños (Martínez y Ríos, 2004). El tamaño de las estructuras bucales y branquiales suele explicar por qué la mayoría de los peces ingiere partículas tan grandes como sus estructuras alimenticias lo permitan (James y Chiappa-Carrara, 1990; Valiela, 1991).

Werner y Hall (1974) estudiaron la conducta alimentaria de la mojarra *Lepomis macrochirus* considerando distintas densidades de pulgas de agua (*Daphnia* sp.) de diferentes tamaños. Los análisis estomacales indicaron que, cuando la densidad de las pulgas es baja, la probabilidad de encuentro de las presas determina el éxito alimentario independientemente del tamaño de la presa. En cambio, conforme la densidad aumenta, los peces cambian la conducta alimentaria y capturan con más frecuencia las presas más grandes, que tienen un mayor valor energético. Este estudio, junto con muchos otros, demuestra que los consumidores seleccionan las presas más redituables cuando están presentes en el ambiente.

Weisberg (1986) mostró que las dietas de varias especies del género *Fundulus*, tienden a ser similares debido a que poseen aparatos bucales con características morfológicas y anatómicas similares. Asimismo, la alimentación de estas especies cambia de acuerdo a la disponibilidad de las presas y puede incluir vegetación acuática, insectos y otros invertebrados pequeños, así como peces pequeños.

Las especies del género *Fundulus* que habitan en estuarios y marismas despliegan amplios intervalos de tolerancia fisiológica a varios factores ambientales por lo que tienen ámbitos de distribución potencial relativamente extensos en los sistemas costeros que habitan. Sin embargo, Weisberg (1986) observó que los ámbitos de distribución de varias especies del género *Fundulus* no se sobrepone lo que permite suponer que existen mecanismos de exclusión

competitiva relacionados con la disponibilidad de los recursos alimentarios. En este caso, la disponibilidad del alimento es un factor que limita el tamaño y la extensión de las poblaciones de estos peces que consumen los mismos grupos de presas (Gause, 1934). Los mecanismos de segregación espacial que resultan en el uso diferencial de los recursos alimentarios contribuyen a reducir la competencia (Weisberg, 1986). La distribución de *F. persimilis* y de *F. grandissimus* en los humedales de la costa norte de Yucatán podría explicarse con argumentos similares.

Diagnosis de la familia Fundulidae (Pisces: Cyprinodontiformes)

La familia Fundulidae está compuesta por peces pequeños, con especies cuyas tallas máximas van de 5 a 40 cm. El cuerpo de estos organismos es elongado y moderadamente ancho. La cabeza se muestra aplastada y escamosa; presentan boca ancha, terminal, oblicua y protuberante. Los dientes son cónicos, finos y están presentes en los bordes de la mandíbula. No tienen espinas en las aletas. Las aletas dorsales, se ubican aproximadamente en la mitad del cuerpo y se presentan anteriores a la aleta anal; cuentan entre 7 y 16 radios blandos. Las aletas anales tienen de 9 a 15 radios blandos. El tercer radio de la aleta anal está ramificado y la aleta caudal es redondeada. Las aletas pectorales son cortas, redondeadas y están insertadas debajo de la línea lateral de la cavidad abdominal. Las aletas pélvicas están posicionadas en el abdomen y tienen 6 radios blandos. La línea lateral es reducida y presenta varias series de líneas verticales separadas a lo largo del cuerpo. El cuerpo está recubierto con escamas cicloideas relativamente grandes. Varios Fundulidae presentan sexos dimórficos y los machos se caracterizan por tener la aleta anal más larga que las hembras. Todas las especies son ovíparas (Carpenter, 2002).

La coloración es variable dependiendo de la especie y va desde el gris claro hasta presentar combinaciones de puntos o rayas. El color de los machos, con frecuencia, difiere del de las hembras; también los juveniles se caracterizan por tener un patrón de coloración distinto al de los adultos, sobre todo cuando son crías. Los organismos de esta familia se suelen confundir con miembros de los Cyprinodontidae, Poecillidae, Anablepidae o Atherinidae (Carpenter, 2002).

Las especies de la familia Fundulidae que se han encontrado en Yucatán son: *Lucania parva*, *Fundulus jenkinsi*, *F. luciae*, *F. majalis*, *F. similis*, *F. heteroclitus*, *F. pulverus*, *F. confluentus*, *F. grandis complex*, *F. grandissimus* y *F. persimilis* (Carpenter, 2002; Flores, 2013). Ninguno de los fundúlidos es de importancia comercial, aunque algunas de las especies más grandes (*F. grandis* y *F. grandissimus*) llegan a ser consumidas localmente. La mayoría de las especies agrupadas en la familia Fundulidae vive en agua dulce, aunque hay exponentes que habitan en estuarios y marismas; algunas especies son costeras y otras se han llegado a encontrar en aguas hipersalinas. La mayoría vive cerca de la superficie o en aguas poco profundas (Flores, 2013).

Fundulus persimilis Miller 1955

Localmente, esta especie se conoce como sardinilla yucateca. Es un pez bentopelágico que tiene dimorfismo sexual externo. Su cuerpo es moderadamente esbelto y comprimido posteriormente, tiene hocico largo, aletas anal y dorsal relativamente pequeñas. El patrón de coloración de los machos presenta de 10 a 15 barras verticales estrechas, la primera por encima de la base de la aleta pectoral; el espacio intermedio es más amplio que el ancho de la barra. Las hembras tienen de 12 a 18 barras verticales de longitud variable (Figura 1). Las aletas dorsal y anal de los machos están más pigmentadas que las de las hembras (Figura 2). Se ha reportado que la talla máxima que alcanza esta especie es de 20 cm, siendo las hembras más grandes que los machos. La especie presenta de 9 a 11 radios en la aleta dorsal, de 9 a 10 radios en la aleta anal, de 17 a 19 en las pectorales y 6 en la pélvica (Carpenter, 2002; Gallardo-Torres *et al.*, 2014).



Figura 1. *Fundulus persimilis* (♀, fotografía tomada de Gallardo-Torres *et al.*, 2014).

Se ha reportado la presencia de esta especie en estuarios y en los canales de marea al borde de manglares, con condiciones halinas que abarcan desde agua salobre hasta agua salada y sobre distintos sustratos que varían de barro duro hasta arena suave. Presentan tallas máximas de 20 cm y 10.8 cm para las hembras y los machos, respectivamente. En raras ocasiones se les encuentra en agua dulce (Flores, 2013). Se distribuye por casi toda la costa de la península de Yucatán, principalmente en aguas someras de los sistemas lagunares presentes en esta zona, desde Ría Lagartos, pasando por las ciénagas de Chelem, la Carbonera, Sisal y Celestún (Carpenter, 2002; Gallardo-Torres *et al.*, 2014).



Figura 2. *Fundulus persimilis* (♂, fotografía tomada de Gallardo-Torres *et al.*, 2014).

De acuerdo con los criterios de la International Union for the Conservation of Nature (IUCN), hay «datos insuficientes» para asignar un estatus de conservación a *F. persimilis*. Sin embargo, por su restringido ámbito de distribución se ha incluido en la Norma Oficial Mexicana 059 de protección a especies nativas de México bajo la categoría de “protegida” (Gallardo-Torres *et al.*, 2014).

Fundulus grandissimus Hubbs 1936

Conocida localmente como sardinilla gigante, esta especie presenta dimorfismo sexual externo y es de hábitos bentopelágicos. Tiene el cuerpo moderadamente comprimido posteriormente, con hocico largo y boca relativamente grande. Los machos son de color azul olivo, con rayas verticales iluminadas y puntos de luz. (Figura 4). Las hembras son verde olivo; la parte media de las aletas en ambos sexos es de color azul con manchas iluminadas (Figura3) (Gallardo-Torres *et al.*, 2014).

Se ha encontrado en cuerpos acuáticos salobres en zonas tropicales. La talla máxima reportada es de 21.1 cm de longitud total. Se considera endémica de Centroamérica y, en el golfo de México, ha sido registrada en la laguna de Términos, Campeche, en Celestún, Sisal, Progreso y Ría Lagartos en Yucatán, así como en Chiquilá en Quintana Roo (Gallardo-Torres *et al.*, 2014).



Fundulus grandissimus Hubbs 1936; Departamento de Ecología UMCN Sisal-UNAM Rubio-Molina Jacob

Figura 3. *Fundulus grandissimus* (♂, fotografía tomada de Gallardo-Torres *et al.*, 2014).



Fundulus grandissimus Hubbs 1936; Departamento de Ecología UMDH SIAL-UNAM Rubio-Molina Jacob

Figura 4. *Fundulus grandissimus* (♀, fotografía tomada de Gallardo-Torres *et al.*, 2014).

Debido al ámbito restringido de su distribución ha sido incluida en la Norma Oficial Mexicana 059 de protección a especies nativas de México bajo la categoría de “amenazada”. La IUCN no ha evaluado el estatus de conservación de *F. grandissimus*; sin embargo, se ha propuesto que se incluya en la lista roja al menos en la categoría de «datos insuficientes» considerando que está amenazada por la pérdida de hábitat (Gallardo-Torres *et al.*, 2014).

JUSTIFICACIÓN

Si bien se conocen los hábitos reproductores y algunas características biológicas de *Fundulus persimilis* y de *F. grandissimus* (Fundulidae) (Flores, 2013; Rivera, 2015), especies endémicas de la costa norte de Yucatán que presentan ámbitos de distribución restringidos a los sistemas lagunares costeros de Yucatán, otros rasgos de su biología y ecología no han sido estudiados. Se ha cuantificado la abundancia relativa (que resulta elevada) de estas especies en algunos humedales de la costa norte de la península (Gallardo-Torres *et al.*, 2012). Asimismo, varias especies de aves piscívoras migratorias y residentes seleccionan estos peces como alimento para sus crías y, por ello, se han considerado como uno de los eslabones más importantes para mantener la dinámica trófica del sistema (De Dios-Arcos, 2014). Este estudio está abocado a conocer la forma en que estos peces se alimentan para inferir algunos mecanismos involucrados en la transferencia de energía a lo largo de la trama alimentaria y entender la manera en la que dos especies congéneres se distribuyen y reparten los recursos alimentarios.

HIPÓTESIS

Las especies del género *Fundulus* presentes en el humedal costero de la costa norte de Yucatán son endémicas y poseen ámbitos de distribución restringidos. La hipótesis de Weisberg (1986) sobre la repartición del alimento señala que las especies congéneres del género *Fundulus* suelen presentar traslapes alimentarios significativos por lo que compiten cuando sus ámbitos de distribución coinciden en el tiempo y en espacio y la abundancia de los recursos alimentarios es limitada.

① Considerando la naturaleza plástica de la dieta de estos peces, el traslape trófico será un problema efímero que se presentará sólo cuando la producción biológica del humedal costero de Yucatán alcance sus valores más bajos. En estos momentos, si las dos especies se presentan en los mismos sitios, los valores del índice de vacuidad trófica serán significativos.

② La segregación espacial de las especies ocurrirá para evitar el uso de los mismos recursos tróficos y la hipótesis de la exclusión competitiva de Gause (1934) podría explicar este patrón de distribución espacial a nivel local. La presencia de las dos especies no ocurrirá en los mismos sitios como resultado de una componente evolutiva.

③ Las diferencias en el uso de los recursos alimentarios permitirá la coexistencia de las dos especies y los valores del índice del traslape trófico tenderán a cero.

④ Intraespecíficamente, existirá una partición en el uso de los recursos alimentarios y se presentarán diferentes patrones de alimentación dependiendo del sexo y la talla de los organismos para aprovechar distintos recursos y satisfacer los requerimientos energéticos de cada etapa del ciclo de vida de estas especies.

OBJETIVO GENERAL

Describir la composición y cuantificar los componentes de la dieta de dos especies de peces congéneres y endémicas de la costa norte de Yucatán (*Fundulus persimilis* y *Fundulus grandissimus*) para evaluar la manera en la que se reparten los recursos alimentarios.

Objetivos particulares

- Obtener los valores de abundancia relativa de ambas especies en dos sistemas lagunares de la costa norte de Yucatán y las relaciones peso-longitud.
- Caracterizar el espectro trófico de cada especie por sexo, por talla y a lo largo del tiempo, abarcando las épocas climáticas reconocidas en la zona de estudio.
- Determinar el grado de especialización alimentaria de las dos especies.
- Calcular los índices de traslape alimentario y el nivel trófico de cada una.

MATERIAL Y MÉTODOS

I) Área de estudio

Los muestreos se realizaron en dos localidades de la costa norte de Yucatán (laguna de la Carbonera y petén Homochén) que forman parte de la Reserva Estatal de Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán, decretada en el 2010. En la franja costera que abarca los dos sitios de muestreo habitan seis especies de peces endémicas de la península de Yucatán. Entre ellas están *Fundulus persimilis* Miller 1955, *F. grandissimus* Hubbs 1936. Las dos últimas parecen tener áreas de distribución muy restringidas tanto así que no han sido reportadas en áreas geográficas adyacentes.

Descripción de la laguna de la Carbonera

La laguna de la Carbonera se ubica en el litoral noroccidental de la península de Yucatán (21°13'58" N, 89°53'23" O) y forma parte del humedal que pertenece al corredor de áreas naturales protegidas creadas para la protección de la biodiversidad costera. Este sistema litoral marino biogénico (Batllori-Sampedro *et al.*, 2006) se sitúa sobre una plataforma cárstica y está conectado de forma permanente con el mar por una estrecha boca que se formó a consecuencia de las precipitaciones causadas por el huracán Gilberto a su paso por las costas yucatecas en 1988. La laguna tiene una longitud de poco más de 4 km en la sección paralela a la línea de costa y de 3.5 km en su parte más ancha, perpendicular a la costa. Se caracteriza por tener aguas someras (0.25-0.75 m) y su hidrología está determinada principalmente por el aporte de agua proveniente del golfo de México y, en menor grado, por los afloramientos de agua subterránea, la precipitación y las escorrentías que, de forma combinada, permiten la existencia de zonas caracterizadas por variaciones particulares de la marcha anual de la temperatura y la salinidad (Jerónimo *et al.*, 2012). Gallardo-Torres *et al.* (2012) presentaron un listado taxonómico de la ictiofauna capturada durante 14 meses de muestreo en esta laguna y señalan la presencia de 60 especies, pertenecientes a 12 órdenes, 32 familias y 45 géneros. Estos datos permiten clasificar al sistema como una zona de alta riqueza específica en relación al área que ocupa, que es de unos 4.5 km².

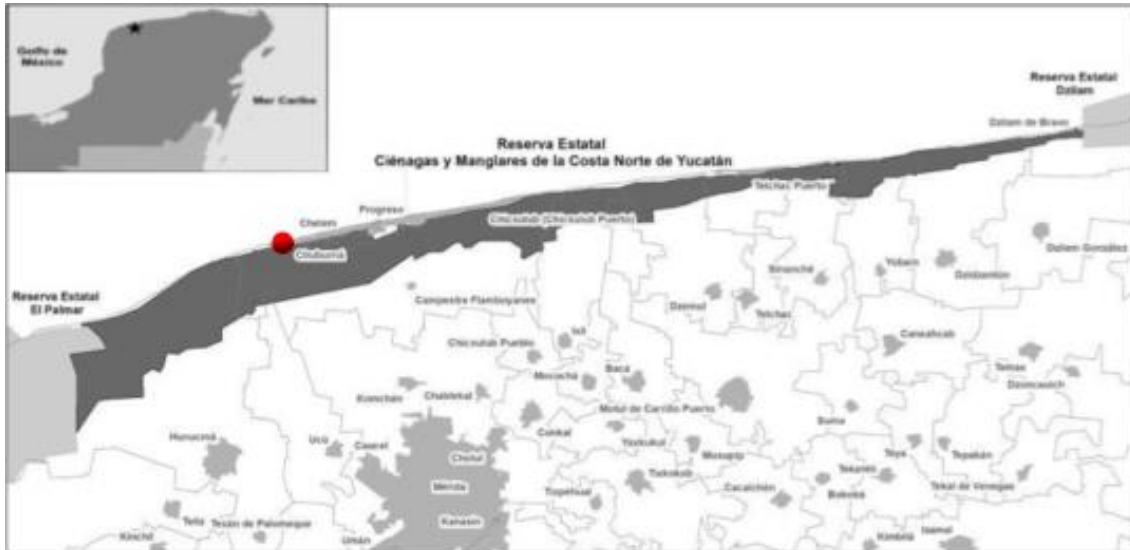


Figura 5. Costa noroccidental de la península de Yucatán y ubicación del sitio de muestreo en la laguna de la Carbonera ($21^{\circ}13'58''$ N, $89^{\circ}53'23''$ O).

Descripción del petén Homochén

A lo largo del sistema de lagunas costeras que caracterizan el litoral de Yucatán, la presencia de manantiales por los que emana agua dulce proveniente del manto freático permite que se formen islas de vegetación que se conocen como petenes, conformados por mangles típicos de la franja marina y otras especies arbóreas. El petén Homochén ($21^{\circ}11'54.1''$ N, $89^{\circ}56'49.1''$ O) presenta, en sus alrededores, vegetación acuática sumergida. Este cuerpo de agua está rodeado tanto por extensiones de la sabana yucateca y por mangles que permiten la existencia de una gran variedad de micro-hábitats, o estructuras de refugio, por lo que es utilizado por una gran diversidad de especies para su alimentación, crianza y reproducción.

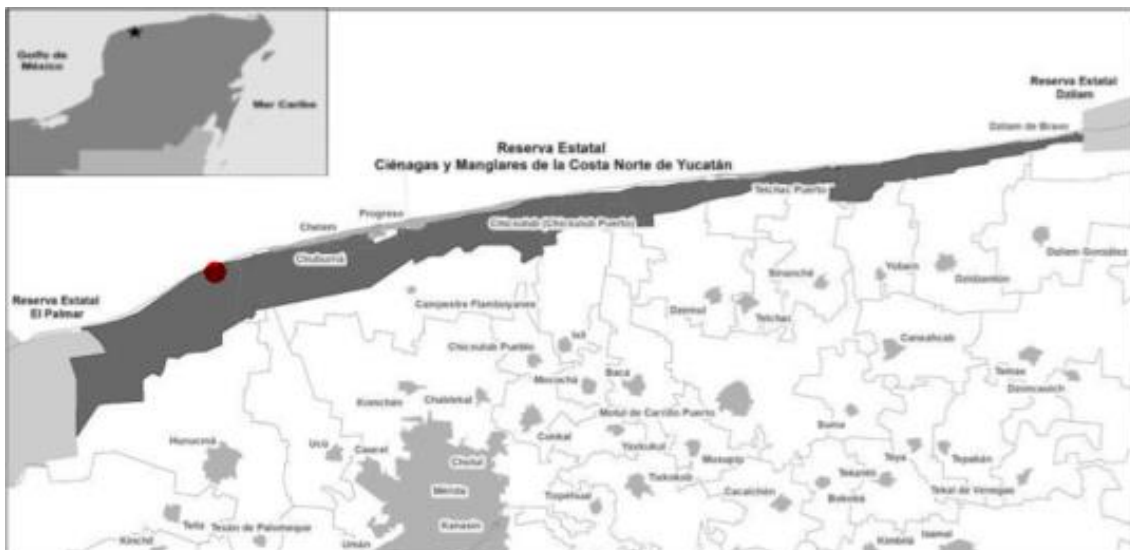


Figura 6. Costa noroccidental de la península de Yucatán y ubicación del sitio de muestreo en el petén Homochén (21°11'54.1"N, 89°56'49.1"O).

II) Estrategia de muestreo

Los organismos provienen de dos sitios de muestreo ubicados en el sistema lagunar descritos previamente (Homochén y la laguna de la Carbonera), en los que se realizaron muestreos mensualmente (al amparo del permiso núm. DOPA/04031/310510.1940). Los ejemplares de referencia están depositados en la Colección Ictiológica Regional de la UNAM, registrada con la clave YUC-PEC-239-01-11 ante la Semarnat (Gallardo-Torres *et al.*, 2016). Entre 2008 y 2011 se realizaron las expediciones a la laguna de la Carbonera, mientras que entre 2014 y 2015 en Homochén. Se utilizaron atarrayas y trampas para obtener un intervalo amplio de tallas debido a las diferencias de luz de malla de cada arte de pesca. Los lances se realizaron siempre por las mismas personas para asegurar la homogeneidad en el esfuerzo de captura; las trampas se dejaron sumergidas durante 2 horas. Los peces recolectados fueron fotografiados y, antes de ser sacrificados, se anestesiaron con una solución de aceite de clavo. Posteriormente se etiquetaron y fijaron con formaldehído al 10%. Todas las muestras se trasladaron a la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal para su procesamiento.

Los valores de la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C} \pm 1$), la salinidad (UPS \approx ‰ ± 1), el pH (± 0.1), la saturación de oxígeno disuelto (% $\text{O}_2 \pm 1$), y los sólidos disueltos totales (SDT, mg/L ± 1), se obtuvieron en cada estación de muestreo con un analizador multiparámetros Yellow Springs Instruments (YSI), modelo 556 MPS. De igual manera, se midió la profundidad (cm ± 1) del agua en cada sitio de captura con una sondaleza. Debido a que no se cumplieron los supuestos de normalidad (Zar, 1999) y homoscedasticidad (prueba de Bartlett; Zar 1999) del conjunto de datos ($p < 0.05$), se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (KW-H) para identificar las diferencias espaciales en las variables hidrológicas.

Siguiendo el método de Wilson (1972) se calcularon las probabilidades de que ambas especies ocurran en la misma localidad. Se midió el número de veces que ambas especies ocurrían en la misma localidad sobre el total de veces que fue observada cualquiera de las dos especies en cualquiera de las dos localidades,

III) Estimación del tamaño de muestra

Jiménez-Valverde (2003) señala que el número de especies (S) es el atributo más utilizado para describir el inventario taxonómico de un sitio. Con éste se obtiene de manera rápida y sencilla una estimación de la diversidad aun considerando que resulta imposible registrar todas las especies de un área determinada. El sesgo en las estimaciones de la riqueza de especies constituye una limitante dado que

dicha riqueza es la principal variable descriptiva para obtener la biodiversidad. Las curvas de acumulación de especies, que representan el número de especies que se presentan en función del esfuerzo de muestreo, son útiles para estandarizar las estimaciones de riqueza. Permiten también comparar inventarios en los que se han usado diferentes metodologías y/o niveles de esfuerzo. Adicionalmente son útiles para planificar el esfuerzo de muestreo necesario para describir el ensamble taxonómico.

Se generaron las curvas de acumulación de las presas (S) que se encontraron en los estómagos de las especies estudiadas (n) utilizando la ecuación de Clench, que ha sido recomendada por Jiménez-Valverde y Hortal (2003) para casos como éste en el que la probabilidad de añadir especies nuevas al inventario no se incrementa linealmente con el esfuerzo (n):

$$S_n = \frac{a \cdot n}{1 + (b \cdot n)} \quad (1)$$

Donde: a es la tasa de incremento de nuevas especies en el inventario faunístico
 b es un parámetro relacionado con la forma de la curva
 n son las unidades de esfuerzo de muestreo, en este caso, los estómagos analizados

El ajuste de esta ecuación se realizó por métodos de estimación no lineal basados en procedimientos geométricos que minimizan la *función de pérdida* (que describe el error en el ajuste del modelo a los datos observados). La evaluación del ajuste puede realizarse mediante la comparación de los coeficientes de determinación (R^2), que son una medida descriptiva de la proporción de la varianza explicada por el ajuste, el análisis visual de los residuos (calculados como las diferencias entre los valores observados y los valores estimados) y de las sumas de los cuadrados de los residuos.

La asíntota de la curva, es decir, el número total de especies que pertenece al inventario, se calculó como a/b . En el modelo de Clench la estimación del valor asintótico es válida si éste representa al menos al 70% del inventario (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). En los modelos asintóticos de acumulación de especies, la pendiente {definida como $a/[1+(bn)]^2$ } tiende a cero cuando la probabilidad de observar nuevas especies también se aproxima a cero lo que permite estimar el número de estómagos analizados con el que se obtiene un inventario representativo de las presas. La pendiente de la curva se puede calcular fácilmente como la de la recta tangente en cada punto (representadas en la figura 7), es decir, la primera derivada de la función ajustada (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). De acuerdo con Soberón y Llorente (1993), valores de 0.1 se alcanzan cuando los inventarios se encuentran completos.

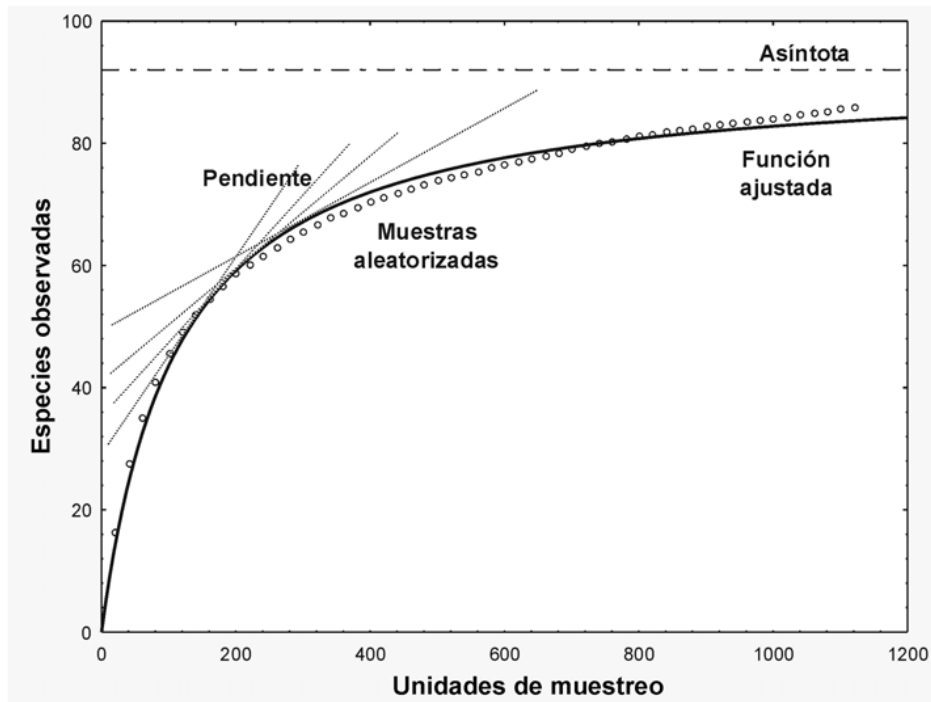


Fig. 7. Ejemplo de curva de acumulación de especies. En el eje X se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado (n ; unidades de muestreo). El eje Y representa el número de especies (S_n) encontradas para cada nivel de muestreo dado. Los círculos representan los valores observados mientras que la línea continua es el ajuste de la función de Clench. La pendiente de las rectas tangentes a esta función disminuye conforme aumenta el esfuerzo de muestreo hasta llegar a cero en la asintota de la función.

IV) Trabajo de laboratorio

Los ejemplares recolectados, previamente fijados en formol, se preservaron en alcohol al 70%. Se utilizó bibliografía especializada para la identificación de todos los especímenes (claves dicotómicas, guía FAO, FishBase). Se registró individualmente el peso total ($W \pm 0.5$ g), la longitud total y estándar (LT y LE, ± 1 mm) y se procedió al análisis trófico. Para la obtención de los estómagos se abrió la cavidad abdominal desde el orificio anal hasta la aleta ventral haciendo un corte superficial con las tijeras de disección para evitar daños en los órganos internos. Se realizó otro corte desde la aleta ventral hasta una de las aletas pectorales (Figura 8).

Se exprimió cualquier contenido desde el esófago y se cortó con tijeras el ciego pilórico ubicado en la parte anterior del intestino. Usando sólo el contenido de los estómagos, cada entidad alimenticia se clasificó usando un microscopio estereoscópico u óptico hasta el nivel taxonómico más bajo posible de acuerdo al tamaño y grado de digestión de las presas, las cuales fueron contadas y medidas para determinar individualmente el área ($A \pm 0.01$ cm²) que ocupa cada tipo de presa.



Fig. 8. Disección ventral de *Fundulus grandissimus* para extraer el estómago.

Análisis del contenido estomacal

Para cuantificar los componentes del contenido estomacal se han desarrollado varios métodos que consideran la contribución de los artículos alimenticios, el empleo de índices ecológicos o los métodos gráficos. Se identificaron dos parámetros que, se utilizan para cuantificar la dieta de una especie: la frecuencia de ocurrencia (FO) y la abundancia relativa de las presa (Mar Silva *et al.*, 2014).

Para el análisis del contenido estomacal se utilizó la metodología de Hyslop (1980). La frecuencia de ocurrencia ($\%FO$) de las presas se estimó como:

$$\%FO = \left(\frac{N_i}{NE} \right) \cdot 100 \quad (2)$$

Donde: N_i es el número de estómagos con el componente alimenticio i
 NE es el número total de estómagos analizados con contenido estomacal

Se obtuvieron los porcentajes medios del área ($\%A$) que ocupa cada tipo de presa en un plano bidimensional como una expresión de su abundancia relativa (Tirasin y Jørgensen 1999):

$$\% \bar{A}_i = \frac{\sum_{j=1}^{n_j} A_{ij}}{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_j} A_{ij}} \cdot 100 \quad (3)$$

Donde: A_{ij} es el área de cada presa i en el contenido estomacal individual del pez j
 k es el número total de componentes en la dieta

n_j es el número total de estómagos analizados con contenido estomacal.

El valor de importancia de cada tipo de presa presente en el contenido estomacal de los peces se expresó como un índice que permite integrar en un solo valor los porcentajes de ocurrencia y del área que ocupa cada tipo de presa, mediante la expresión (Cortés *et al.*, 1997):

$$IIR_i = \%FO_i \cdot \%A_i \quad (4)$$

Donde: IIR_i es el índice de importancia relativa de la presa i
 $\%FO_i$ representa la frecuencia de ocurrencia de la presa i , ecuación 2
 $\%A_i$ es el valor del área de la presa i , ecuación 3

A pesar de no ser una práctica común, en algunos trabajos se ha usado la expresión porcentual del IIR para facilitar la comparación entre los tipos de alimento (Cortés, 1997). Por esa razón, los valores del índice de importancia relativa fueron expresados como un porcentaje del total de los valores obtenidos (k):

$$\%IIR_i = \frac{100 \cdot IIR_i}{\sum_{i=1}^k IIR_i} \quad (5)$$

El número de estómagos vacíos con relación al total de estómagos examinados se expresó mediante el coeficiente de vacuidad (CV ; Windell, 1971):

$$CV = \frac{\text{número de estómagos vacíos}}{\text{número de estómagos analizados}} \cdot 100 \quad (6)$$

Estrategia alimentaria

Se utilizó el método de Costello (1990) para representar gráficamente los valores de los índices descriptivos del contenido estomacal y mostrar las estrategias alimentarias de la especie analizada. En esta representación se usaron $\%FO$ y $\%A$ como variables para construir los gráficos cartesianos que describen las contribuciones de los tipos de alimento principal (Figura 9). Los puntos que se ubican cercanos al 100% considerando los ejes de FO y A corresponden al alimento más común y abundante (*Dominante* en la Figura 9). Inversamente, los valores localizados cerca del origen de los ejes representan tipos de presas ocasionales o raras (*Ocasional* en la Figura 9).

Los vértices corresponden a dietas ya sea especializadas o generalizadas. Un grupo de puntos localizados cerca de $\%FO \approx 100$, $\%A \approx 1$ indica una dieta en la cual los individuos consumen diferentes presas con abundancias bajas (*Generalista* en la Figura 9). En contraste, puntos cercanos a $\%FO \approx 1$, $\%A \approx 100$ (*Especialista* en la Figura 9) indican una dieta especializada.

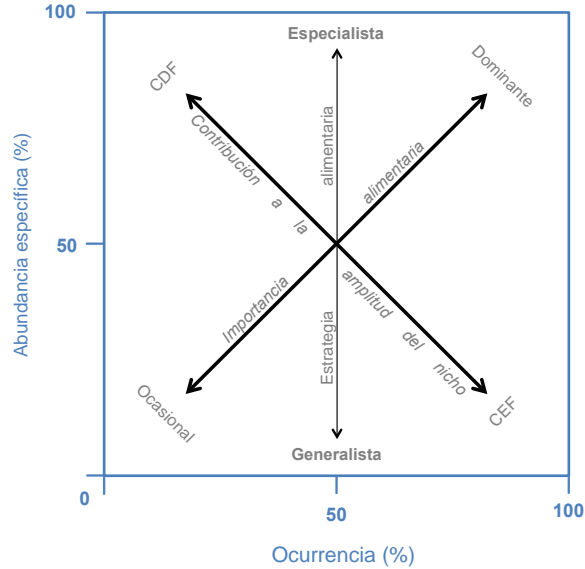


Figura 9. Diagrama conceptual para clasificar los hábitos alimentarios de una especie con base en la representación bidimensional de los índices (%A, %FO). CDF indica que predominan componentes interfenotípicos en la contribución a la amplitud del nicho, mientras que CEF corresponde a componentes intrafenotípicos.

Amplitud del nicho trófico

La amplitud de la dieta de una especie está estrechamente relacionada con su nicho trófico (Mar Silva *et al* 2014). El índice de Levins se utilizó para valorar el carácter generalista o especialista de una especie con base en el uso de los recursos alimentarios. En su forma estandarizada (B_A), este índice adquiere valores de 0 a 1 que corresponden a dietas especializadas ($B_A \approx 0$) o al consumo generalista ($B_A \approx 1$). Se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$B_A = \frac{\left(\frac{1}{\sum p_i^2}\right)^{-1}}{n-1} \quad (7)$$

Donde: p_i es la frecuencia relativa de las presas
 n es el número de posibles componentes alimentarios.

Traslape trófico

Para evaluar el traslape trófico e inferir el grado en que las dos especies del género *Fundulus* comparten los recursos alimentarios, se calculó el índice de Jaccard (IS_j), que utiliza las presencias/ausencias de las presas comunes a las dos especies (A y B) (Krebs, 1999):

$$IS_j = \frac{a}{a+b+c} \quad (8)$$

Donde: a es el número de especies comunes en ambas especies
 b es el número de presas exclusivas de la especie A
 c es el número presas exclusivas de la especie B.

Valores de 0 indican que no existe traslape y valores de 1 indican que el uso de los recursos alimentarios es idéntico.

Nivel trófico

El nivel trófico (NT_i) de cada especie se calculó de acuerdo con Cortés (1999). Se utilizó el programa TrophLab 2k (<http://fishbase.org/Download/index.htm>), que incorpora una base de datos que contiene información sobre los componentes de la dieta en peces y asigna niveles a dichos alimentos. Las presas se agruparon en categorías tróficas generales de acuerdo con la propuesta que se presenta en la Tabla 1. Se usó la siguiente fórmula:

$$NT_i = 1 + \left(\sum_{j=1}^k \%IIR_j \cdot NT_j \right) \quad (9)$$

Donde: NT_i es el nivel trófico de la especie i
 k es el número de categorías tróficas presentes en la dieta
 NT_j es el nivel trófico de la presa j (ver Tabla 1)
 $\%IIR_j$ es el índice de importancia relativa de la presa j en la dieta del depredador

Los valores indican el número de veces que la energía es transformada antes de formar parte de la dieta de un consumidor y ser acumulada como biomasa. De acuerdo con lo anterior, a partir del aporte de la energía solar, valores de 1 corresponden a los productores, 2 a los consumidores primarios y valores ≥ 3.0 corresponden a consumidores secundarios. Los omnívoros se ubican en el intervalo $2.0 < NT < 3.0$.

Tabla 1. Niveles tróficos de los principales grupos de presas (*j*) (Cortés, 1999).

	Nivel trófico (<i>NT_j</i>)
Peces teleósteos	3.24
Cefalópodos (calamares y pulpos)	3.20
Moluscos (excepto cefalópodos)	2.10
Crustáceos decápodos	2.52
Otros invertebrados (excepto moluscos, crustáceos y zooplancton)	2.50
Zooplancton (principalmente “krill”)	2.20
Aves marinas	3.87
Reptiles marinos (tortugas y culebras marinas)	2.40
Mamíferos marinos (cetáceos, pinnípedos y mustélidos)	4.02
Peces condriictios (tiburones, rayas y quimeras)	3.65
Plantas (plantas marinas y algas)	1.00

VI) Análisis multivariado

Se utilizaron *shade plots* para representar visualmente las matrices de abundancia y poder escoger la transformación necesaria para los datos (Clarke *et al.* 2013). Se utilizó la misma matriz de distancias transformada con raíz cuadrada generada con el método de Jaccard que utiliza las presencias/ausencias de las presas comunes para calcular la distancia entre muestras (A y B).

Asimismo, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS por sus siglas en inglés: non-metric Multi-Dimensional Scaling) para obtener una representación de la dieta de cada especie de *Fundulus* ordenada en dos dimensiones (de la Rosa-Meza *et al.* 2013). Las muestras de mayor similitud están más cerca en la ordenación puesto que su ubicación en la gráfica es definida por la jerarquía entre los valores de similitud de cada par de muestras (CIPara determinar las diferencias en las dietas de las dos especies considerando los cambios ontogénicos y temporales en el consumo de las presas, se usó un análisis de varianza basado en técnicas de permutación (PERMANOVA). Los factores que se utilizaron fueron:

- Especie {*F. grandissimus*, *F. persimilis*}
- Sexo {♂, ♀}
- Clases de talla {cuya amplitud se obtuvo mediante el criterio de Sturges (anexo 2)}
- Temporadas climáticas {(agrupadas de acuerdo a Sánchez-Santillán *et al.*, 2012) SECAS: febrero – mayo; LLUVIAS: junio – septiembre; NORTES: octubre – enero}

Se consideraron las siguientes interacciones (×) entre los factores:

INTERACCIONES

especie × *seco*

especie × *talla*

especie × *época*

talla × *sexo*

talla × *época*

especie × *sexo* × *talla*

especie × *sexo* × *época*

especie × *talla* × *época*

sexo × *talla* × *época*

especie × *sexo* × *talla* × *época*

Las pruebas de hipótesis se realizaron contrastando los valores obtenidos con los de una distribución de probabilidades, o modelo nulo, generada calculando 9999 permutaciones de los residuales en bruto..

En los casos en que las interacciones entre los factores resultaron significativas, se realizaron comparaciones pareadas *a posteriori* entre los niveles del factor de interés (Anderson *et al.*, 2008).

Los análisis de PERMANOVA, nMDS y *shade plots* se realizaron con el programa PRIMER v7 & PERMANOVA+ (Clarke y Warwick, 2001; Anderson *et al.*, 2008).

RESULTADOS

Caracterización del ambiente

En la figura 10 se presenta la serie temporal de las variables ambientales que fueron registradas a lo largo de los muestreos. La temperatura (KW-H = 23.3), el pH (KW-H = 114.1), la concentración de sólidos totales (KW-H = 180.8), la saturación de oxígeno disuelto (KW-H = 37.5) y la profundidad (KW-H = 11.4), no presentaron diferencias significativas entre los sitios de Homochén y la laguna de la Carbonera ($p > 0.05$).

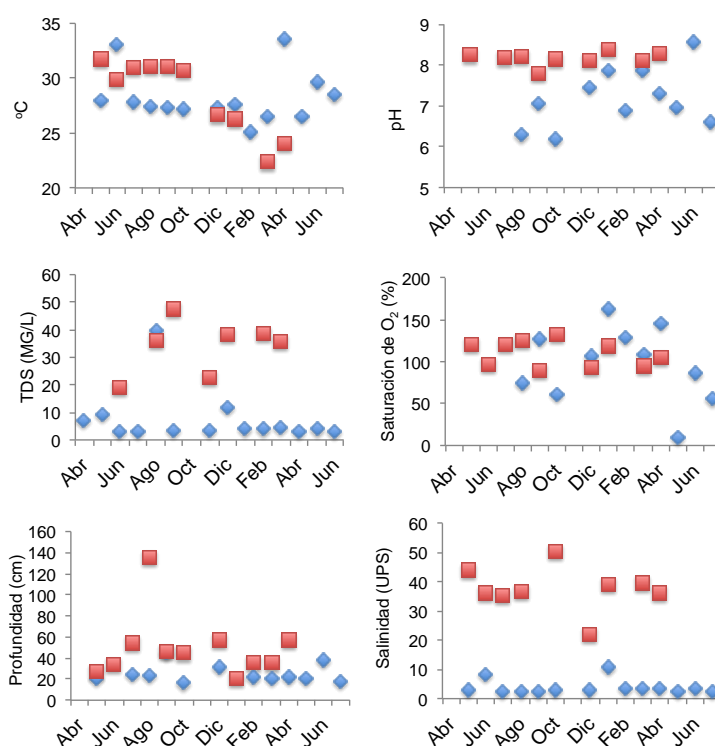


Figura 10. Serie temporal de las variables fisicoquímicas obtenidas en Homochén (desde abril del 2014 a julio del 2015, \blacklozenge) y en la laguna de la Carbonera (desde mayo del 2009 a abril del 2010, \blacksquare).

La salinidad es la variable que diferencia a los dos sistemas estudiados; los valores registrados en Homochén son menores a los obtenidos en la laguna de la Carbonera (KW-H = 231.7; $p < 0.05$). Sin embargo, especímenes de las dos especies de *Fundulus* fueron capturados en condiciones de salinidad que fluctuaron de 3 a 44 por lo que ésta no parece ser la variable que limita su distribución dentro de dicho intervalo.

Composición por tallas y sexos

Se obtuvieron 1,094 organismos de *Fundulus grandissimus* de los cuales 553 fueron hembras y 535 machos. La talla mínima fue de 5.1 cm, el peso mínimo registrado fue de 2.3 g, mientras que la talla máxima fue de 21.7 cm, y el máximo peso registrado fue de 125.4 g (Tabla 2).

Se recolectaron 795 individuos de *Fundulus persimilis*, de los cuales 450 fueron hembras y 335 machos a lo largo de los 12 meses de muestreo. La talla mínima obtenida fue de 1.36 cm, el peso mínimo registrado fue de 0.02 g, mientras que la talla máxima fue de 13.1 cm y el peso de 32.8 g (Tabla 4).

Tabla 2. Número de individuos (*n*) recolectados a lo largo del estudio separados por sexo. Se presentan los intervalos de longitud (LT, cm) y peso (g) registrados.

	<i>n</i>			LT, cm		Peso, g	
	Hembras	Machos	Indeterminados	Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo
<i>F. grandissimus</i>	553	535	6	5.10	21.70	2.30	125.4
<i>F. persimilis</i>	450	338	7	1.36	13.10	0.02	32.8

En las figuras 11 y 12 se muestran las abundancias relativas de *Fundulus persimilis* y *F. grandissimus* obtenidas en varios eventos de captura realizados en dos sitios de muestreo geográficamente cercanos, que forman parte del sistema de humedales costeros de Yucatán. La probabilidad de que estas especies co-ocurran es de 0.14 [IC_{95%} 0.06 - 0.29; $P(X < -0.14) < 0.05$], lo que constituye una evidencia de segregación espacial.

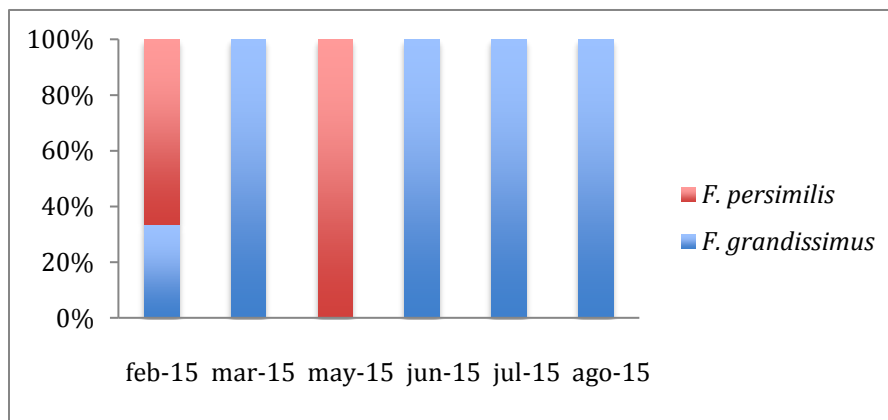


Figura 11. Abundancias relativas (%N) de *Fundulus grandissimus* y *F. persimilis* en las capturas realizadas en el petén Homochén. Nota: sólo se muestran los meses en los que se capturó al menos una de las especies.

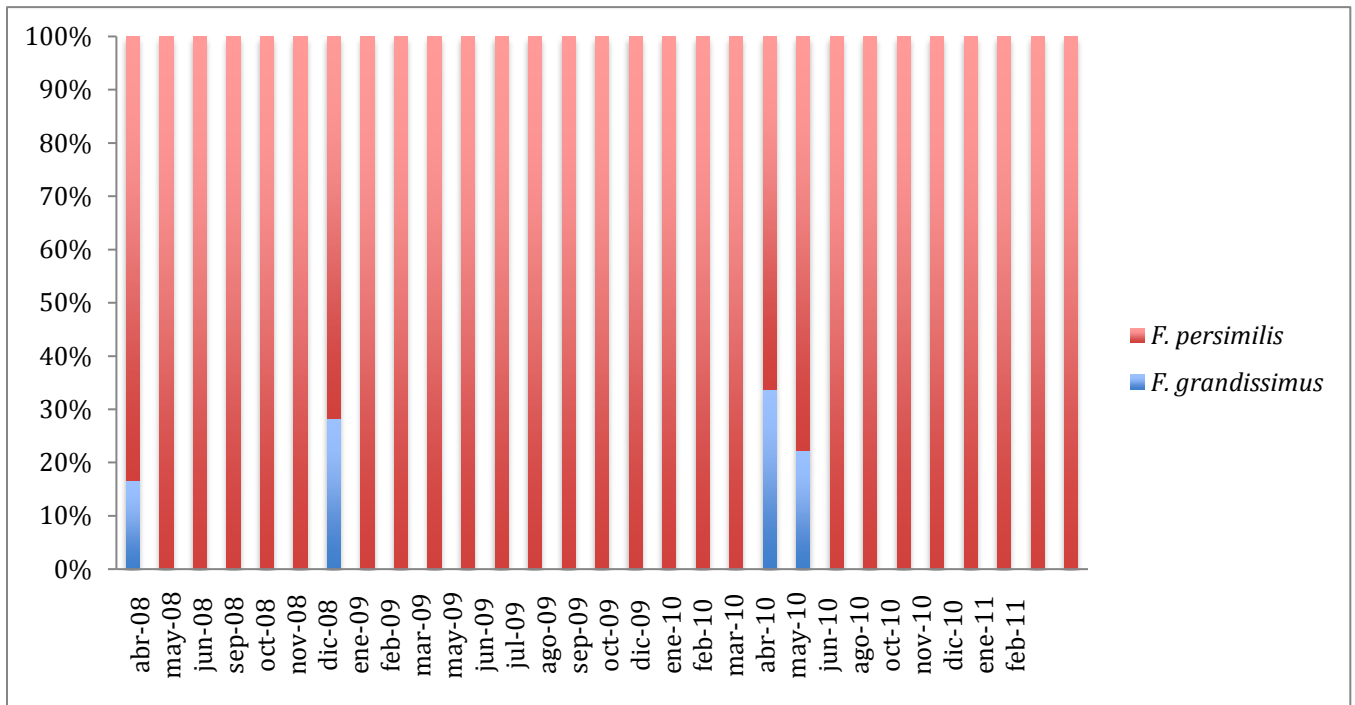


Figura 12. Abundancias relativas (%N) de *Fundulus grandissimus* y *F. persimilis* en las capturas realizadas en la laguna de la Carbonera. Nota: sólo se muestran los meses en los que se capturó al menos una de las especies.

Relación peso-talla

La comparación de los valores de los parámetros de las ecuaciones potenciales obtenidas para relacionar la longitud total y el peso tanto de los machos como de las hembras de ambas especies indican que las curvas de crecimiento de los individuos de cada sexo no son estadísticamente distintas. En el caso de *F. grandissimus* (figuras 13 y 14), el valor calculado de *t*-Student para la prueba de igualdad de pendientes fue $t=0.94$ ($\eta=1084$; $p > 0.05$). En el caso de *F. persimilis* (figuras 15 y 16) el resultado para la prueba de pendientes fue $t=-0.03$ ($\eta=784$; $p > 0.05$).

Los exponentes de las relaciones peso – longitud de *F. grandissimus* muestran que el crecimiento de ambos sexos es isométrico [σ : $t=0.88$ ($\eta=533$, $p > 0.05$); ϕ : $t=1.21$ ($\eta=552$, $p > 0.05$)].; en cambio, el crecimiento de *F. persimilis* es alométrico positivo [σ : $t=8.74$ ($\eta=336$, $p < 0.05$); ϕ : $t=9.12$ ($\eta=448$, $p < 0.05$)]

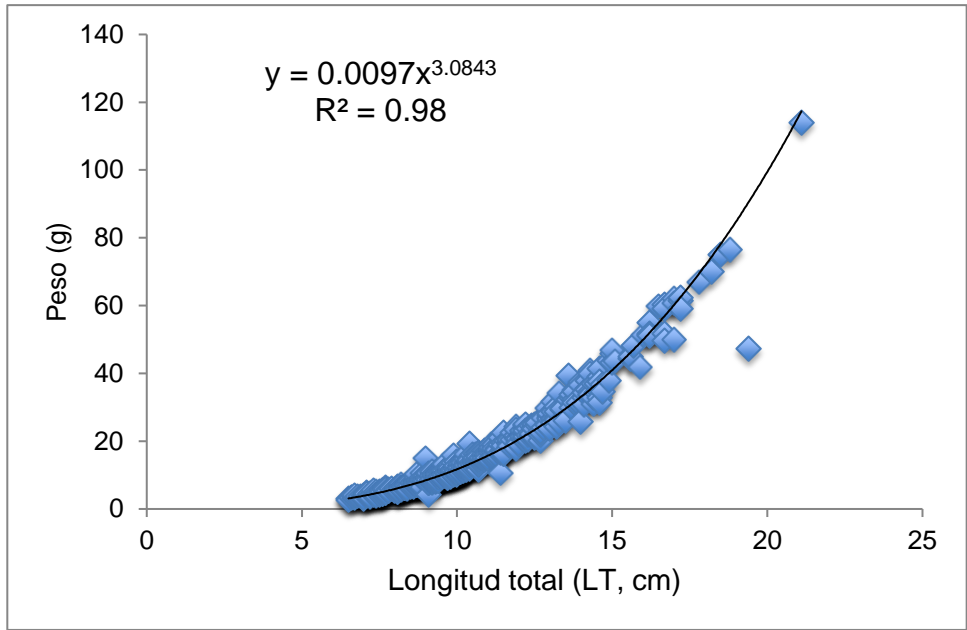


Figura 13. Relación peso (W, g) longitud total (LT, cm) de los machos de *F. grandissimus* (n = 535). Se presenta la ecuación y el coeficiente de determinación (R^2).

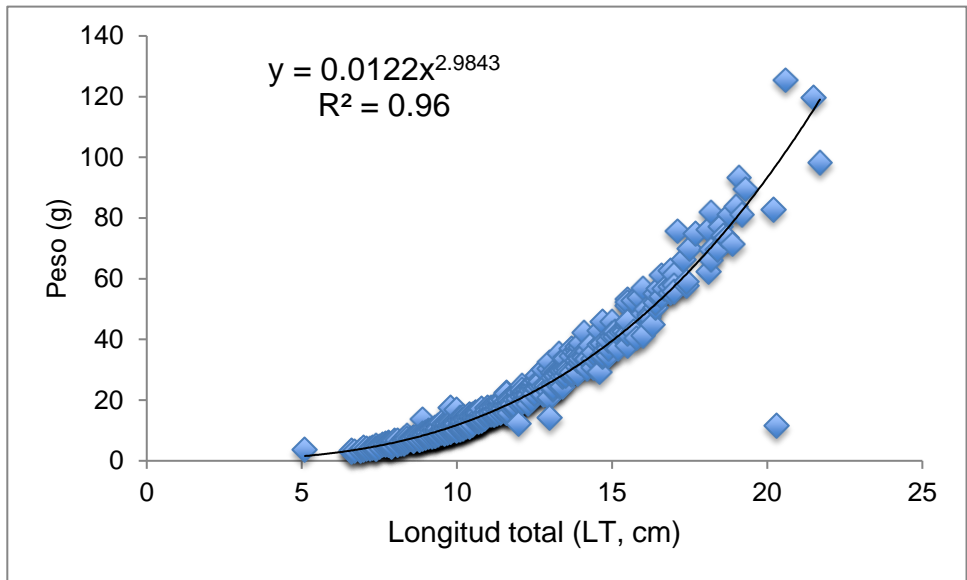


Figura 14. Relación peso (W, g) longitud total (LT, cm) de las hembras de *F. grandissimus* (n = 553). Se presenta la ecuación y el coeficiente de determinación (R^2).

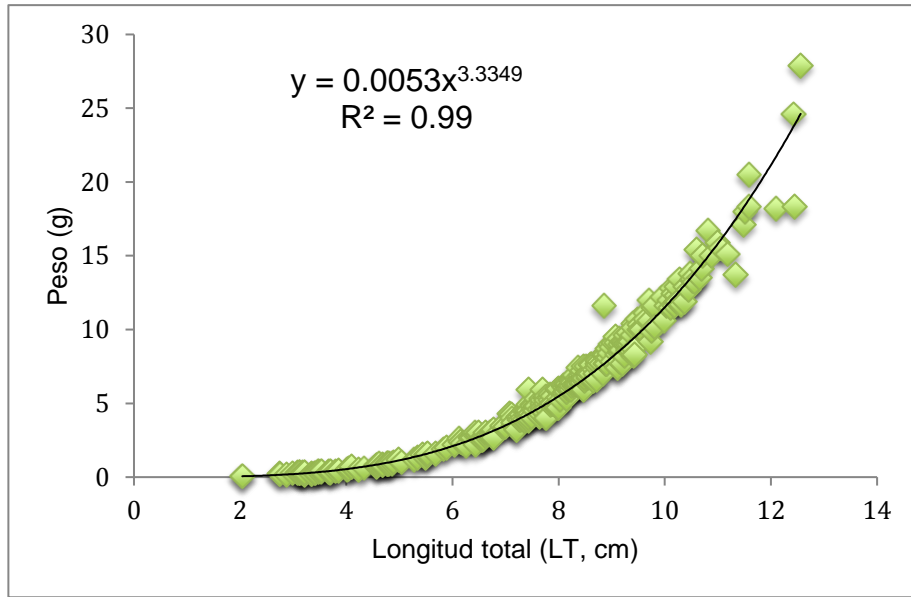


Figura 15. Relación peso (W, g) longitud total (LT, cm) de los machos de *F. persimilis* (n = 338). Se presenta la ecuación y el coeficiente de determinación (R^2).

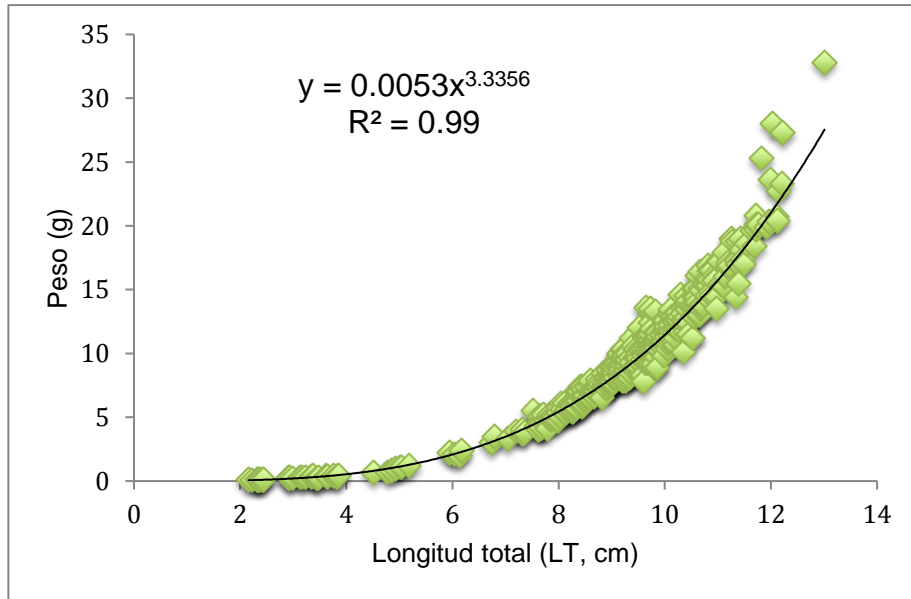


Figura 16. Relación peso (W, g) longitud total (LT, cm) de las hembras de *F. persimilis* (n = 450). Se presenta la ecuación y el coeficiente de determinación (R^2).

Composición del espectro trófico y tamaño de muestra

En la Tabla 3 se presentan los principales grupos de presas identificados en el contenido estomacal de *F. grandissimus*. Para construir las curvas de acumulación de las especies presentes en el contenido estomacal de esta especie, se consideraron los 12 tipos de presas identificadas considerando que algunos fragmentos no pudieron ser identificados plenamente (como es el caso de los restos de peces). Asimismo, el material digerido e inidentificable se agrupó en la categoría de “materia orgánica no identificada” (MONI). Las algas y los restos vegetales así como los insectos no identificados no fueron incluidos en la Tabla 6 debido a la incertidumbre taxonómica de su identidad, pero fueron incluidos en el análisis para realizar la curva de acumulación de especies.

En la figura 17 se presenta la curva de acumulación de especies que consume *F. grandissimus*, así como el ajuste del modelo de Clench. El valor del coeficiente de determinación (R^2) fue >0.99 y el valor calculado de la asíntota indica que ésta se alcanza con 12 especies. Es decir, el análisis de 1094 estómagos permitió encontrar el 99.4% del total de presas predichas por el modelo.

Tabla 3. Clasificación taxonómica de las presas identificadas en el contenido estomacal de *F. grandissimus*.

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género y especie
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Hippolytidae	N/D
	Arachnida	N/D		
	Insecta	Hymenoptera	Formicidae	N/D
		Coleoptera	N/D	
		Copepoda	N/D	
Chordata	Actinopterygii	Atheriniformes	Atherinopsidae	<i>Menidia colei</i>
		Cyprinodontiformes	Cyprinodontidae	<i>Jordanella pulchra</i> <i>Cyprinodon artifrons</i>
			Poeciliidae	<i>Poecilla mexicana</i>
			Engraulidae	<i>Anchoa lamprotaenia</i>
		Clupeiformes	Poeciliidae	<i>Gambusia yucatanana</i>

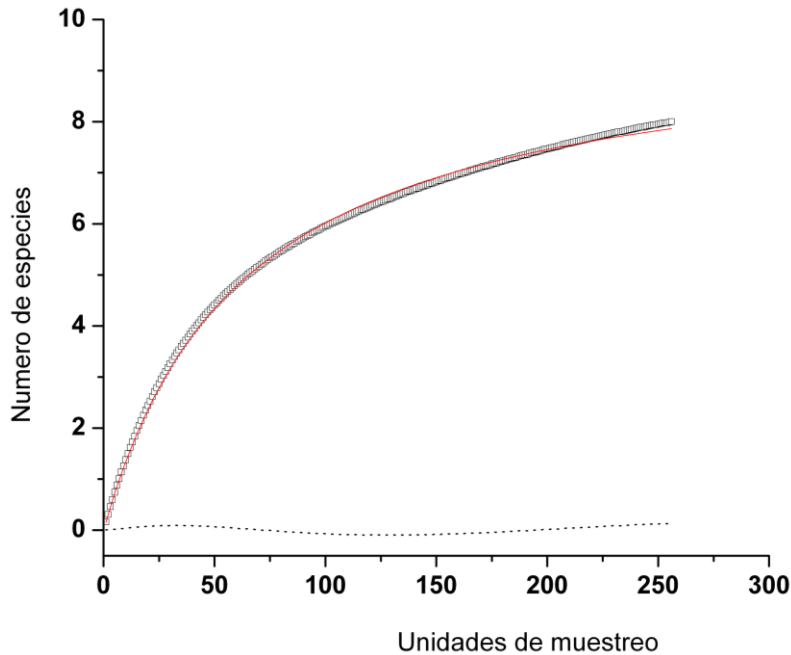


Figura 17. Curva de acumulación del número de especies (S) presentes en el contenido estomacal de *Fundulus grandissimus* en función de las unidades de muestreo (n). □ Valores de S_{est} ; — Ajuste del modelo de Clench: $S_n = \frac{0.156 \cdot n}{1 + 0.016 \cdot n}$ ($R^2 = 0.994$); ... residuales.

En la Tabla 4 se presentan los principales tipos de presas identificados en el contenido estomacal de *F. persimilis*. Las presas que no pudieron ser identificadas pero que se incluyeron en el análisis para la construcción de la curva de acumulación de especies fueron: moluscos no identificados, crustáceos no identificados, insectos no identificados y detritus. En la figura 18 se presenta la curva de acumulación de las presas encontradas en el contenido estomacal de *F. persimilis*. El modelo indica que con 6 especies se alcanza la asíntota. Es decir, el análisis de 795 estómagos permitió encontrar el 94.7% del total de presas predichas por el modelo.

Tabla 4. Clasificación taxonómica de las presas que lograron ser identificadas en el contenido estomacal de *F. persimilis* (N/D: no determinado).

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género y especie
Arthropoda	Malacostraca	Tanaidacea	Leptocheliidae	<i>Leptochelia</i> sp.
		Amphipoda	<i>Corophiidae</i>	N/D
		Crustacea	N/D	N/D
	Insecta	N/D	N/D	N/D
Mollusca	Bivalvia	N/D	N/D	N/D
	Gastropoda	N/D	N/D	N/D

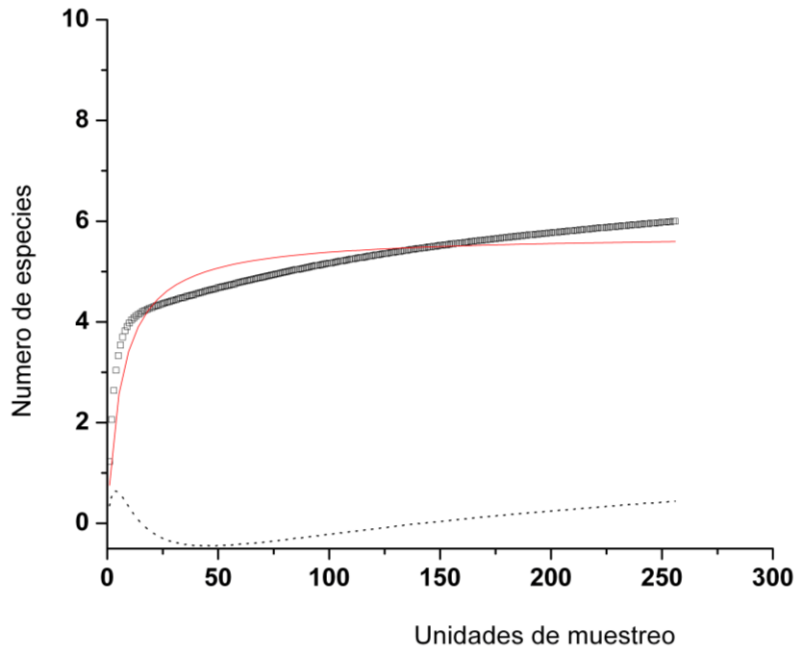


Figura 18. Curva de acumulación del número de especies (S) presentes en el contenido estomacal de *Fundulus persimilis* en función de las unidades de muestreo (n). □ Valores de S_{est} ; — Ajuste del modelo de Clench: $S_n = \frac{0.873 \cdot n}{1 + 0.152 \cdot n}$ ($R^2 = 0.947$); ... residuales.

Coeficiente de vacuidad

Se analizaron 1094 estómagos de *F. grandissimus* de los cuales 813 contenían algún tipo de presa. El coeficiente de vacuidad (*CV*) calculado fue del 35.3% (Figura 19).

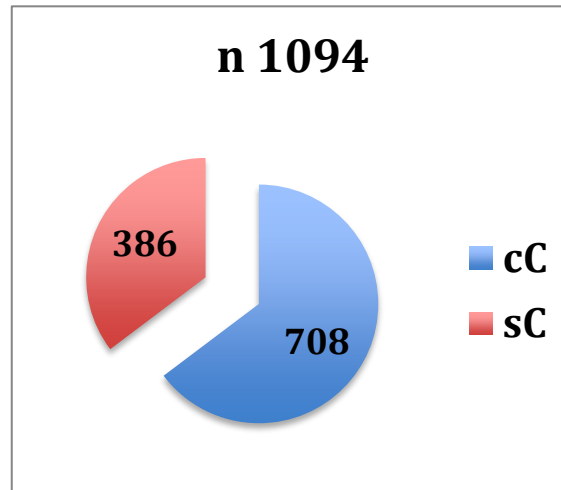


Figura 19. Número de estómagos de *F. grandissimus* con contenido (cC) y sin contenido (sC); *n* indica el número total de estómagos analizados.

En el caso de *F. persimilis* se analizaron 795 estómagos de los cuales 510 contenían algún tipo de presa. El coeficiente de vacuidad calculado fue del 35.8% (Figura 20).

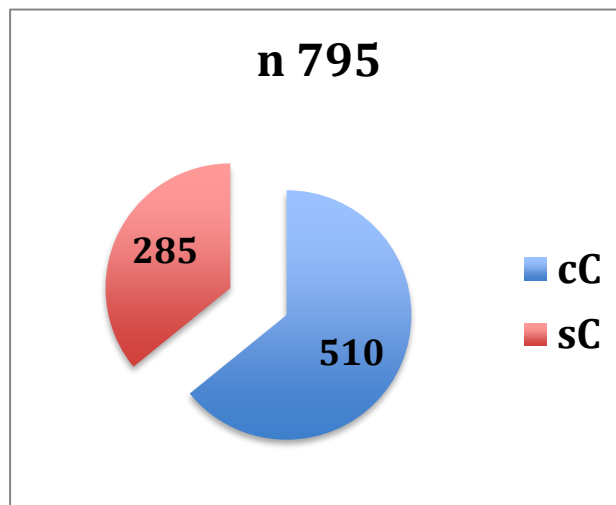


Figura 20. Número de estómagos de *F. persimilis* con contenido (cC) y sin contenido (sC); *n* indica el número total de estómagos analizados.

Espectro trófico de *Fundulus grandissimus*

La dieta de *F. grandissimus* fue la que presentó el mayor número de componentes entre las dos especies analizadas. La presencia de varias especies de peces, camarones de la familia Hippolytidae, insectos y arácnidos contribuyó a obtener los valores más elevados de diversidad en la dieta de esta especie. Los valores porcentuales de frecuencia de ocurrencia (%FO), del área (%A) y del índice de importancia relativa (%IIR) de cada tipo de presa se consignan en la Tabla 5.

Espectro trófico *Fundulus grandissimus* por clase de talla

El número de clases de las talla utilizadas para agrupar a los organismos de *F. grandissimus* se establecieron usando el criterio de Sturges, resultando:

- Clase de talla 1: 5.1 - 10.0 cm
- Clase de talla 2: 10.1 - 15.0 cm
- Clase de talla 3: 15.1 - 20.0 cm

Tabla 5. Espectro trófico de la dieta de *F. grandissimus*. Se muestran las frecuencias porcentuales de ocurrencia (%FO), de área (%A) y el índice de importancia relativa (%IIR) de cada tipo de presa. Se resaltan los valores más altos.

Ítem	%FO	%A	%IIR
Algas	0.25	0.18	< 0.01
Restos vegetales	1.14	0.56	0.02
Arácnidos	0.13	0.26	< 0.01
Insectos no identificados	0.88	0.23	0.01
Fam. Formicidae	1.90	0.68	0.03
Coleópteros	1.26	0.53	0.02
Crustáceos			
Copépodos	0.13	0.06	< 0.01
Fam. Hippolytidae	1.14	0.60	0.02
Peces			
<i>M. colei</i>	0.76	0.60	0.01
<i>J. pulchra</i>	2.02	1.79	0.09
<i>C. artifrons</i>	2.40	2.62	0.16
<i>P. mexicana</i>	0.13	0.39	< 0.01
<i>A. lamprotaenia</i>	0.13	0.13	< 0.01
<i>G. yucataná</i>	1.01	0.95	0.02
Peces no identificados	57.52	47.42	68.46
MONI	28.95	42.90	31.17
Otros	0.25	0.11	< 0.01

Los ítems alimentarios que dominaron en el contenido estomacal de los individuos pertenecientes a las tres clases de talla fueron los restos de peces y el material no identificado (MONI). En la Tabla 6 se presentan los valores de los índices alimentarios ($\%FO$, $\%A$, $\%IIR$) calculados por tipo de presa para los individuos pertenecientes a cada una de las clases de talla.

Espectro trófico de *Fundulus grandissimus* por época climática

Los muestreos abarcaron de abril del 2014 a junio del 2015 por lo que los resultados se agruparon considerando las tres temporadas climáticas que imperan en la región:

- Secas: febrero – mayo
- Lluvias: junio – septiembre
- Nortes: octubre – enero

Los datos se presentan considerando la siguiente progresión temporal:

- época de secas 2014
- época de lluvias 2014
- época de nortes 2015
- época de secas 2015
- época de lluvias 2015

Tabla 6. Espectro trófico e índices descriptivos (%FO, %A, %IIR) de la dieta de *F. grandissimus* para los organismos pertenecientes a las tres clases de talla (I: 5.1-10.0 cm LT; II: 10.1-15.0 cm LT; III >15 cm TL). Se resaltan los valores más altos.

	Clase I			Clase II			Clase III		
	%FO	%A	%IIR	%FO	%A	%IIR	%FO	%A	%IIR
Algas	-	-	-	0.23	0.08	< 0.01	1.49	1.07	0.04
Restos vegetales	0.68	0.41	< 0.01	1.40	0.57	0.02	1.49	0.94	0.03
Arácnidos	-	-	-	-	-	-	1.49	2.14	0.08
Insectos no identificados	0.34	0.05	< 0.01	1.17	0.31	0.01	1.49	0.27	< 0.01
Fam. Formicidae	1.01	0.52	0.01	2.10	0.57	0.03	4.48	1.61	0.18
Coleópteros	1.35	0.67	0.02	0.93	0.42	0.01	2.99	0.67	0.05
Copépodos	0.34	0.21	< 0.00	-	-	-	-	-	-
Fam. Hippolytidae	0.68	0.47	< 0.01	1.17	0.40	0.01	2.99	1.87	0.14
<i>M. colei</i>	1.69	1.29	0.05	0.23	0.34	< 0.01	-	-	-
<i>J. pulchra</i>	2.70	1.92	0.11	1.40	1.70	0.06	2.99	1.87	0.14
<i>C. artifrons</i>	5.07	6.63	0.72	0.93	0.99	0.02	-	-	-
<i>P. mexicana</i>	-	-	-	0.23	0.68	< 0.01	-	-	-
<i>A. lamprotaenia</i>	-	-	-	0.23	0.23	< 0.01	-	-	-
<i>G. yucatanana</i>	2.03	2.43	0.11	0.47	0.34	< 0.01	-	-	-
Peces no identificados	65.54	64.60	90.88	56.31	42.25	58.51	29.85	27.44	20.49
MONI	18.24	20.65	8.09	32.94	51.01	41.32	50.75	62.12	78.84
Otros	0.34	0.16	< 0.01	0.23	0.11	< 0.01	-	-	-

En la Tabla 7 se presenta el espectro trófico y los índices descriptivos de la dieta (%FO, %A, %IIR) de *F. grandissimus* agrupados por época climática. Los ítems encontrados en mayor cantidad en las épocas de secas y lluvias del 2014 fueron MONI, para nortes y secas del 2015 se encontró mayor cantidad de restos de peces y para lluvias del 2015. El material orgánico no identificado presentó los valores más altos.

Estrategia alimentaria de *Fundulus grandissimus*

En la Figura 21 se presenta la estrategia alimentaria de *F. grandissimus* utilizando el método de Costello (1990), considerando los valores de los índices de ocurrencia y del área que ocupan las presas (%FO, %A). Los peces ocupan la porción del gráfico que corresponde a las presas dominantes, basadas en una estrategia alimentaria especializada; el resto de los presas se presentan como raras u ocasionales en la dieta.

Tabla 7. Espectro trófico e índices descriptivos de la dieta (%FO, %A, %IIR) de *Fundulus grandissimus* agrupados por época climática. Se resaltan los valores más altos.

	Secas 2014			Lluvias 2014			Nortes 2015			Secas 2015			Lluvias 2015		
	%A	%FO	%IIR	%A	%FO	%IIR	%A	%FO	%IIR	%A	%FO	%IIR	%A	%FO	%IIR
Algas	2.17	1.94	0.13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Restos vegetales	5.53	7.77	1.33	0.53	0.74	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Arácnidos	-	-	-	1.22	0.74	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Insectos no identificados	0.99	2.91	0.09	0.08	0.74	< 0.01	-	-	-	0.08	0.45	< 0.01	0.86	1.14	0.02
Fam. Formicidae	4.15	4.85	0.62	0.76	4.44	0.08	-	-	-	0.22	0.22	< 0.01	0.52	3.41	0.04
Coleópteros	2.77	3.88	0.33	0.69	1.48	0.02	-	-	-	0.27	0.89	< 0.01	-	-	-
Copépodos	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.11	0.22	< 0.01	-	-	-
Fam. Hippolytidae	4.94	5.83	0.89	-	-	-	-	-	-	0.25	0.45	< 0.01	0.52	1.14	0.01
<i>M. colei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.01	1.34	0.03	-	-	-
<i>J. pulchra</i>	3.56	2.91	0.32	0.31	0.74	< 0.01	22.73	22.22	20.90	1.48	1.79	0.05	-	-	-
<i>C. artifrons</i>	-	-	-	-	-	-	15.58	11.11	7.16	3.80	3.80	0.27	-	-	-
<i>P. mexicana</i>	-	-	-	-	-	-	15.58	5.56	3.58	-	-	-	-	-	-
<i>A. lamprotaenia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.22	0.22	< 0.01	-	-	-
<i>G. yucatan</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.61	1.79	0.05	-	-	-
Peces no identificados	4.74	28.16	4.14	4.89	47.41	5.47	31.82	44.44	58.51	69.83	69.35	92.02	43.47	50.00	47.27
MONI	71.15	41.75	92.13	91.52	43.70	94.39	14.29	16.67	9.85	20.93	19.02	7.56	54.64	44.32	52.66
Otros	2.17	1.94	0.13	-	-	-	-	-	-	0.19	0.45	< 0.01	-	-	-

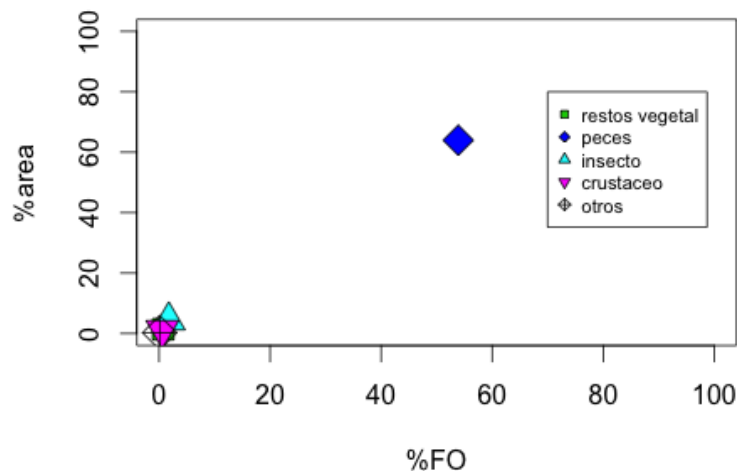


Figura 21. Estrategia alimentaria de *Fundulus grandissimus* representada mediante el método de Costello. Se muestran los valores porcentuales del área ocupada por cada tipo de presa (%A) y sus frecuencias de ocurrencia (%FO). Los peces se presentan con valores >50 de %FO y %A.

Espectro trófico de *Fundulus persimilis*

La dieta de *F. persimilis* presenta valores bajos de diversidad entre ambas especies, puesto que se compone de cinco grupos de presas. El detritus es considerado como captura incidental sin embargo se incluye en el cálculo de %IIR (Tabla 8).

Tabla 8. Espectro trófico de la dieta de *F. persimilis*. Se muestran las frecuencias porcentuales de ocurrencia (%FO), de área (%A) y el índice de importancia relativa (%IIR) de cada tipo de presa. Se resaltan los valores más altos.

Ítem	%A	%FO	%IIR
Moluscos no identificados	0.06	0.33	< 0.01
Fam. Corophiidae	21.93	23.78	19.44
Tanaidacea: <i>Leptochelia</i> sp.	37.43	36.97	51.59
Crustáceos no identificados	17.52	19.87	12.97
Insectos no identificados	0.15	0.33	< 0.01
Detritus	22.91	18.73	16.00

Espectro trófico de *Fundulus persimilis* por clase de talla

El número y la amplitud de los intervalos de las clases de talla de *F. persimilis* obtenidos por el criterio de Sturges fueron: clase de talla I: ≤ 6.35 cm LT; clase de talla II: 6.36-11.35 cm LT; clase de talla III: >11.35 cm LT.

Los tanaidáceos del género *Leptochelia* constituyen las presas más importantes en la dieta de *F. persimilis* a lo largo de todas las clases de talla analizadas (Figuras 22, Tabla 9).

Tabla 9. Espectro trófico de la dieta de *F. persimilis*; se resaltan los valores más altos del porcentaje de área (%A), porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO) e índice de importancia relativa (%IIR) de las presas de los organismos agrupados por clase de talla. Se resaltan los valores más altos.

Ítem	Clase I			Clase II			Clase III		
	%A	%FO	%IIR	%A	%FO	%IIR	%A	%FO	%IIR
Moluscos no identificados	-	-	-	0.07	0.37	< 0.01	-	-	-
Fam. Corophiidae	6.67	7.50	1.04	22.58	25.05	21.46	20.35	22.86	13.11
Tanaidacea: <i>Leptochelia</i> sp.	60.00	62.50	78.13	35.59	34.69	46.86	51.77	42.86	62.54
Crustáceos no identificados	33.33	30.00	20.83	16.23	18.37	11.32	27.43	31.43	24.31
Insectos no identificados	-	-	-	0.16	0.37	< 0.01	-	-	-
Detritus	-	-	-	25.37	21.15	20.36	0.44	2.86	0.04

Espectro trófico *Fundulus persimilis* por época climática

Los muestreos abarcaron de abril de mayo del 2009 a abril del 2010 por lo que los resultados se agruparon considerando las tres temporadas climáticas que imperan en la región:

- Secas: febrero – mayo
- Lluvias: junio – septiembre
- Nortes: octubre – enero

Utilizando dicho criterio, se presentan los resultados de acuerdo con la siguiente progresión temporal:

- época de secas 2009
- época de lluvias 2009
- época de nortes 2010
- época de secas 2010

Las presas encontradas en mayor cantidad en los estómagos de los organismos capturados en las épocas de secas y lluvias del 2009 corresponden a los tanaidáceos del género *Leptochelia*. Durante la temporada de nortes del 2009, el detritus predominó en los contenidos estomacales mientras que *Leptochelia* sp. fue de nuevo importante en la dieta de los organismos capturados en la época de secas del 2010. En la figura 23 se presentan los valores del %IIR de los distintos grupos de presas en las épocas ya definidas.

Las frecuencias porcentuales de ocurrencia (%FO), de área (%A) y el índice de importancia relativa (%IIR) de cada tipo de presa, por época climática, se reportan en la Tabla 10.

Tabla 10. Espectro trófico de la dieta de *F. persimilis* durante las tres épocas climáticas analizadas. Se resaltan los valores más altos del porcentaje de área (%A), porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO) e índice de importancia relativa (%IIR) de las presas de los organismos. Se resaltan los valores más altos.

Ítem	Secas 2009			Lluvias 2009			Nortes 2010			Secas 2010		
	%A	%FO	%IIR	%A	%FO	%IIR	%A	%FO	%IIR	%A	%FO	%IIR
Moluscos no identificados	-	-	-	0.09	0.46	< 0.01	-	-	-	-	-	-
Fam. Corophiidae	-	-	-	25.58	28.77	28.82	14.21	12.77	5.61	14.07	12.03	3.55
Tanaidacea: <i>Leptocheilia</i> sp.	71.43	66.67	83.33	29.31	30.86	35.41	12.11	14.89	5.58	64.36	63.91	86.33
Crustáceos no identificados	28.57	33.33	16.67	16.41	17.87	11.48	16.32	27.66	13.96	20.65	23.31	10.10
Insectos no identificados	-	-	-	0.17	0.23	< 0.01	0.53	2.13	0.03	-	-	-
Detritus	-	-	-	28.44	21.81	24.29	56.84	42.55	74.82	0.92	0.75	0.01

Estrategia alimentaria de *Fundulus persimilis*

En la Figura 22 se presenta la estrategia alimentaria de *F. persimilis* inferida a partir de la gráfica propuesta por Costello, construida con los valores de los índices de ocurrencia y del área que ocupan las presas (%FO, %A). Los crustáceos peracáridos (*Leptocheilia* sp. y Corophiidae) constituyen el grupo de presas dominante en la dieta. Muestra también que esta especie tiene una estrategia alimentaria especializada a favor de los crustáceos peracáridos. La presencia de detritus podría ser explicada considerando que los peracáridos forman parte de la fauna béntica. Asimismo, los crustáceos aparecen en mayor cantidad y son más importantes que los insectos y moluscos, los que se presentan como presas raras.

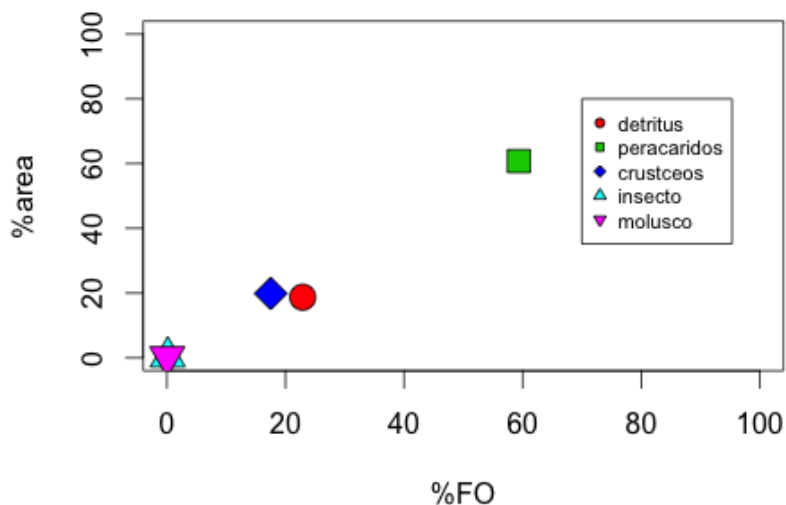


Figura 22. Estrategia alimentaria de *Fundulus persimilis* representada mediante el método de Costello. Se muestran los valores porcentuales del área ocupada por cada tipo de presa (%A) y las frecuencias de ocurrencia (%FO) de los principales grupos de presas. Los crustáceos peracáridos dominan la dieta de esta especie que se especializa en su consumo.

Amplitud del nicho trófico de las especies

Se calculó el índice de Levins para ambas especies considerando el género, las clases de talla y las épocas climáticas anuales. Los datos correspondientes a *F. grandissimus* se pueden observar en la Tabla 25 mientras que para *F. persimilis*, en la Tabla 26.

El valor promedio de B_A calculado considerando todos los individuos de *F. grandissimus* fue de 0.09, al igual que para los machos. El valor obtenido para las hembras fue de 0.12. Conforme los individuos crecen, los valores del índice se incrementan influenciados por la ausencia de algunas presas que se sólo se encontraron en los organismos más pequeños. A lo largo del año también existen variaciones en los valores de B_A . El máximo se presentó durante la época de nortes del 2015, mientras que el mínimo se obtuvo en la época de lluvias del 2015 (Tabla 11).

El valor promedio de B_A calculado considerando todos los individuos de *F. persimilis* fue de 0.55. El valor obtenido para las hembras fue de 0.66 y para los machos, de 0.56. A lo largo del crecimiento individual, el valor mínimo se presentó en los individuos correspondientes a la clase de talla 1, mientras que el valor máximo se obtuvo en la clase de talla 2. En relación con la progresión temporal, los valores mínimos corresponden a los muestreos realizados en la época de secas 2010, que contrasta con el valor máximo obtenido en la misma temporada del año previo (Tabla 12).

Tabla 11. Valores del índice estandarizado de Levins (B_A), indicativo de la amplitud del nicho trófico de *F. grandissimus*. Se resaltan los valores más altos.

	B_A
<i>F. grandissimus</i>	0.09
Hembras	0.12
Machos	0.09
Talla 1 (≤ 10.0 cm LT)	0.10
Talla 2 (10.1-15.0 cm LT)	0.10
Talla 3 (> 15 cm TL)	0.20
Secas 2014	0.34
Lluvias 2014	0.20
Nortes 2015	0.61
Secas 2015	0.08
Lluvia 2015	0.14

Tabla 12. Valores del índice estandarizado de Levins (B_A), indicativo de la amplitud del nicho trófico de *F. persimilis*. Se resaltan los valores más altos.

	B_A
<i>F. persimilis</i>	0.55
Hembras	0.66
Machos	0.56
Talla 1 (≤ 6.35 cm LT)	0.53
Talla 2 (6.36-11.35 cm LT)	0.56
Talla 3 (> 11.35 cm LT)	0.66
Secas 2009	0.80
Lluvias 2009	0.58
Nortes 2010	0.59
Secas 2010	0.37

Los valores de la amplitud de nicho para cada clase de talla son muestra de la variación ontogénica de la dieta (Figuras 23 y 24). No sólo aumenta la diversidad de los grupos tróficos consumidos sino que los individuos de tallas mayores se alimentan de presas más grandes. Asimismo, en la época de nortes del 2010 se obtuvo otro conjunto de valores los más altos para las épocas consideradas. En relación con la serie completa de datos, en el caso de *F. persimilis* sólo se obtuvieron diferencias en los valores correspondientes a la época de secas del 2009, en la que se presentaron algunos componentes ocasionales o raros de la dieta. A pesar de que la amplitud del nicho permanece constante a lo largo del desarrollo, se observó que los individuos de tallas más pequeñas se alimentan de presas de un tamaño menor.

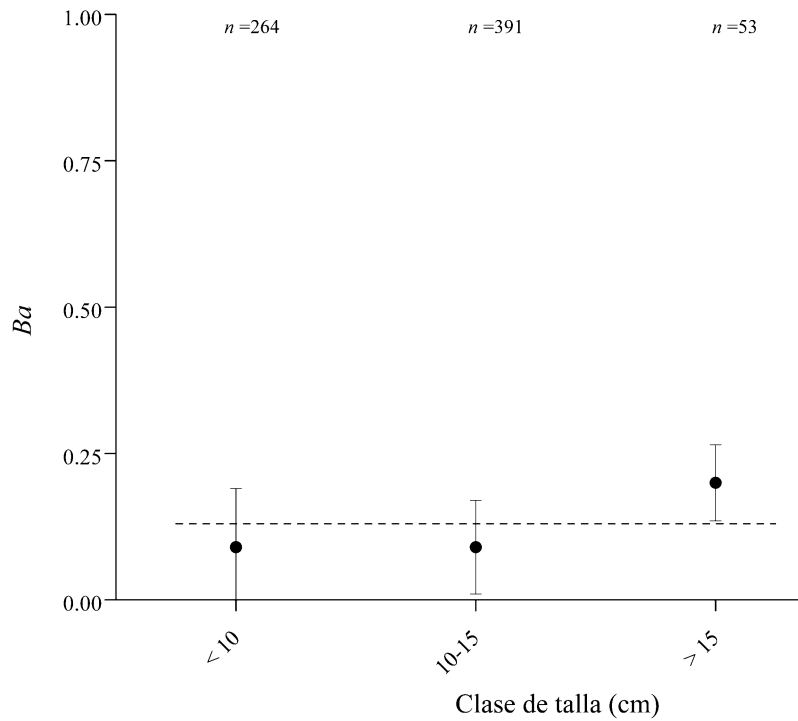


Figura 23. Variaciones ontogénicas del índice estandarizado de Levins por clase de talla de *F. grandissimus* (• $B_A \pm IC_{95\%}$; -- B_A promedio); “n” es el número de estómagos con alimento.

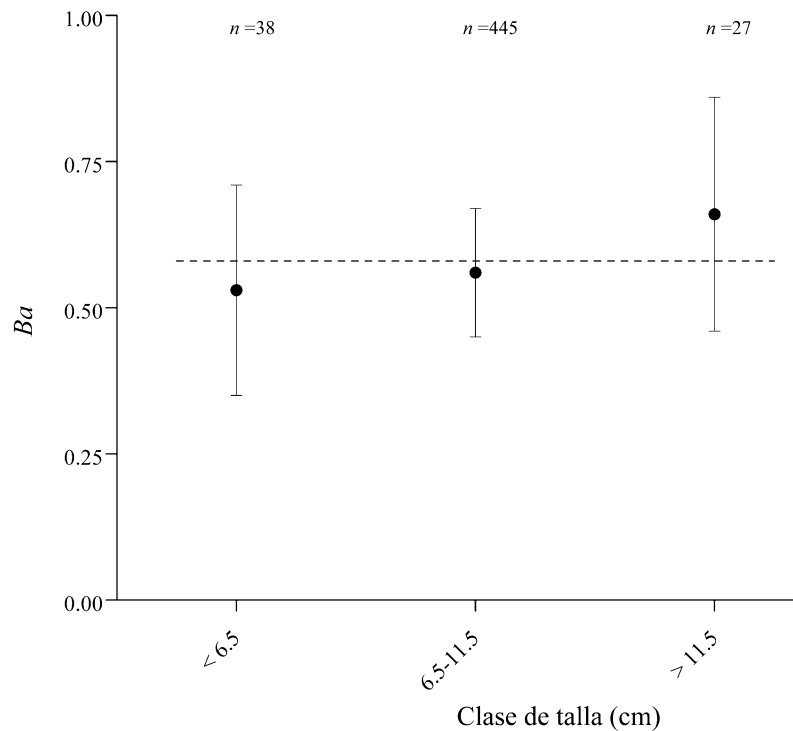


Figura 24. Variaciones ontogénicas del índice estandarizado de Levins por clase de talla de *F. persimilis* (• $B_A \pm IC_{95\%}$; -- B_A promedio); “n” es el número de estómagos con alimento.

Traslape trófico

El valor del índice de Jaccard fue de 0.05 lo que indica que no hay traslape entre los componentes dietéticos de ambas especies. El *shade plot* generado a partir de los valores de importancia relativa de las presas presentes en las dietas de ambas especies de fundúlidos, muestra que sólo los insectos no identificados se presentaron como un ítem alimentario común (figura 25) que puede estar presente como captura accidental. Las tonalidades oscuras del lado izquierdo de la gráfica corresponden a *F. grandissimus* en cuya dieta dominan los peces. En cambio, los tonos grises presentes en la porción derecha del gráfico corresponden a los componentes de la dieta de *F. persimilis*, dominada por los crustáceos.

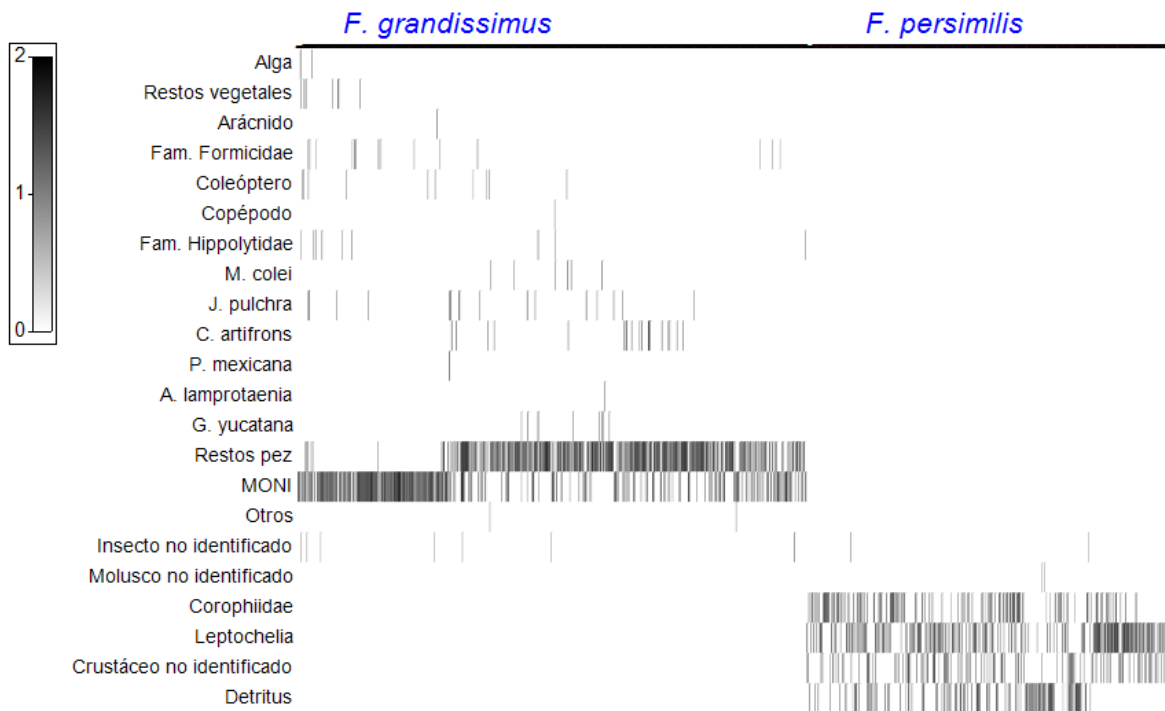


Figura 25. Shade plot: Los espacios en blanco indican ausencia de la especie en esa muestra y el negro indica el valor máximo en la matriz, las celdas en gris representan valores entre cero y el valor máximo. El único componente común corresponde a los insectos no identificados.

Niveles tróficos de las especies estudiadas

Se estimó el nivel trófico de cada especie (por sexo y por talla), a lo largo del período de estudio). El valor promedio del nivel trófico de *F. grandissimus* fue de 4.45 ± 0.79 , lo que lo ubica como un consumidor secundario de acuerdo con Cortes, (1999). No se presentaron diferencias significativas entre hembras y machos que comparten la mayor parte de las presas, a excepción de *P. mexicana* que representa una presa rara. Los valores que corresponden a los individuos agrupados en las clases de talla 1 y 2 fueron iguales debido a la similitud de las

presas que consumen. Los valores calculados para las épocas climáticas no difieren de manera significativa, lo que indica que consumen el mismo conjunto de presas a los largo del año (Tabla 13).

Fundulus persimilis presentó un nivel trófico de 2.99 ± 0.47 que, de acuerdo con Cortes, (1999), lo ubica como un consumidor secundario. Si bien los valores medios calculados por sexo, por clase de talla y por época climática tienen una zona de traslape considerando los errores estándar calculados, el número de presas de las hembras y los machos difiere, así como lo hace el número de componentes que se presentan conforme los organismos crecen. Para las épocas de lluvias 2009 y nortes 2010, las desigualdades se deben a que algunos tipos de presas se presentaron diferencialmente (Tabla 14).

Tabla 13. Niveles tróficos calculados (promedio y error estándar de la estimación) para *F. grandissimus* por sexo, clase de talla y época climática.

	Nivel trófico	Error estándar
<i>Fundulus grandissimus</i>	4.45	0.79
Hembras	4.44	0.79
Machos	4.44	0.79
Talla 1 (≤ 10.0 cm LT)	4.46	0.79
Talla 2 (10.1-15.0 cm LT)	4.46	0.79
Talla 3 (> 15 cm TL)	4.16	0.73
Secas 2014	4.14	0.73
Lluvias 2014	4.44	0.79
Nortes 2015	4.14	0.73
Secas 2015	4.16	0.73
Lluvias 2015	4.14	0.73

Tabla 14. Niveles tróficos calculados (promedio y error estándar de la estimación) para *F. persimilis* por sexo, clase de talla y época climática.

	Nivel trófico	Error estándar
<i>Fundulus persimilis</i>	2.99	0.47
Hembras	3.02	0.47
Machos	2.94	0.45
Talla 1 (≤ 6.35 cm LT)	3.29	0.53
Talla 2 (6.36-11.35 cm LT)	2.96	0.46
Talla 3 (> 11.35 cm LT)	3.28	0.53
Secas 2009	2.29	0.53
Lluvias 2009	2.91	0.45
Nortes 2010	2.55	0.35
Secas 2010	3.27	0.53

Análisis multivariado de la alimentación

En la figura 26 se muestran los resultados del análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) calculado con los valores de importancia relativa de las presa encontradas en los estómagos de las especies estudiadas, a lo largo del período de muestreo. Revela la separación entre los tipos de presa que forman las dietas de *F. grandissimus* y de *F. persimilis* como resultado de las diferencias entre los componentes señalados por los análisis univariados. Mientras que la estrategia alimentaria de *F. grandissimus* muestra una dieta basada en peces, la de *F. persimilis* se enfoca al consumo de crustáceos peracáridos, organismos con hábitos de vida asociados con el fondo marino.

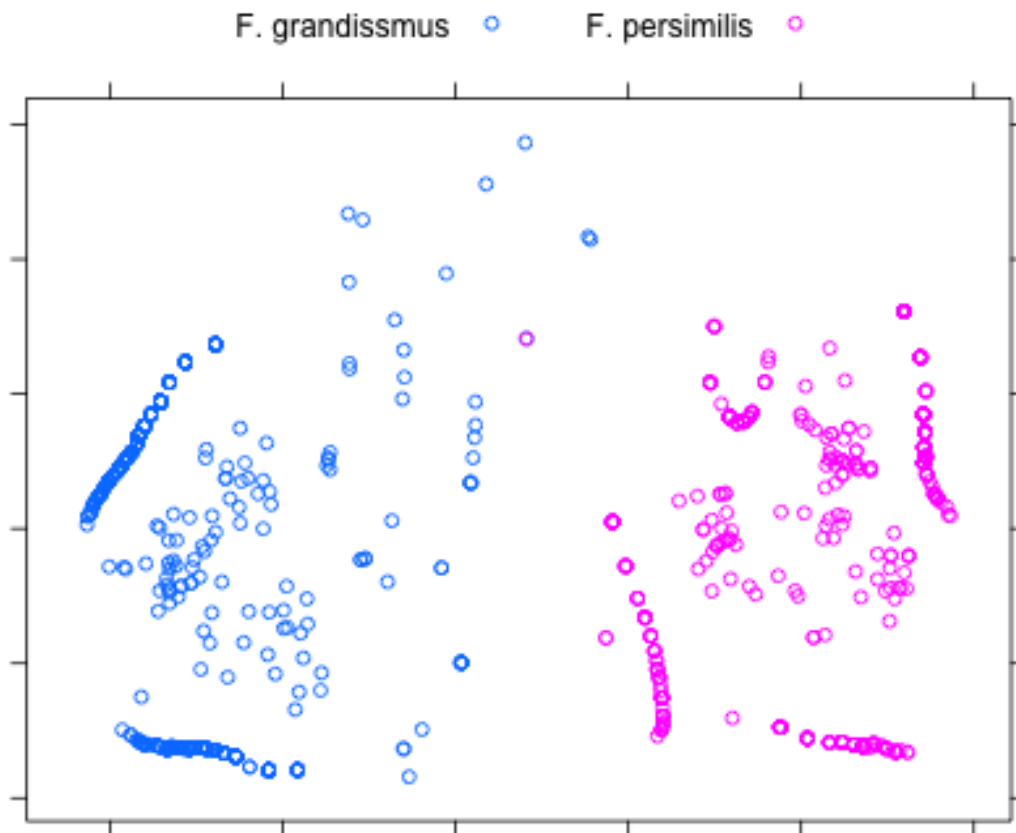


Figura 26. Análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) de los valores de importancia relativa de las presa encontradas en los estómagos de *F. grandissimus* (●) y *F. persimilis* (●) a lo largo del estudio.

El PERMANOVA mostró que hay diferencias significativas en las dietas de las dos especies estudiadas; asimismo, se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) tanto entre los individuos que pertenecen a las distintas clases de talla (*especie* × *talla*) como a lo largo del tiempo [*especie* × *época*; *talla* × *época*; *especie* × *talla* × *época* (Tabla 15)].

Para examinar con más detalle las variaciones temporales en la dieta de cada especie, se calcularon los PERMANOVA pareados considerando las interacciones entre los factores *especie* y *época climática* (*F. grandissimus* / *F. persimilis* × lluvias / secas / nortes). Los resultados se presentan en las tablas 16 y 17. En este caso, los valores de t representan las combinaciones de los factores y, entre más similares sean, indican dietas más similares. En el caso de *F. grandissimus*, los valores de t señalan que existen diferencias de las dietas en cada época. En cambio la dieta de *F. persimilis* difiere entre las épocas de lluvias y la de nortes, denotando cambios en la importancia relativa de los componentes de la dieta en estas épocas.

Tabla 15. PERMANOVA realizado a partir de las disimilitudes de Bray-Curtis de los valores transformados de importancia relativa ($\sqrt[4]{\%IIR}$) de las presas presentes en la dieta de *F. grandissimus* y *F. persimilis*, por sexo, talla y época climática (NOTA: se señalan los factores e interacciones significativos). Se resaltan los valores significativos ($P < 0.05$).

Fuente de variación	G.L.	Sumatoria Cuadrática	Cuadrados Medios	Pseudo-F	P	Permutaciones únicas
Especie	1	18,404.00	18,404.00	23.88	0.0001	9951
Sexo	2	941.33	470.66	0.61	0.7693	9937
Clase de talla	2	3,466.40	1,733.20	2.25	0.0234	9937
Época climática	2	4,868.30	2,434.20	3.16	0.0013	9939
INTERACCIONES						
<i>especie</i> × <i>sexo</i>	1	468.18	468.18	0.61	0.6627	9939
<i>especie</i> × <i>talla</i>	2	3,736.00	1,868.00	2.42	0.0152	9935
<i>especie</i> × <i>época</i>	2	4,368.90	2,184.50	2.83	0.006	9954
<i>sexo</i> × <i>talla</i>	2	1,261.40	630.70	0.82	0.5826	9926
<i>sexo</i> × <i>talla</i>	2	1,173.10	586.54	0.76	0.638	9947
<i>talla</i> × <i>época</i>	4	5,725.90	1,431.50	1.86	0.0211	9922
<i>especie</i> × <i>sexo</i> × <i>talla</i>	2	959.98	479.99	0.62	0.7602	9933
<i>especie</i> × <i>sexo</i> × <i>época</i>	2	1,470.90	735.45	0.95	0.4829	9942
<i>especie</i> × <i>talla</i> × <i>época</i>	3	5,455.00	1,818.30	2.36	0.0043	9937
<i>sexo</i> × <i>talla</i> × <i>época</i>	3	1,744.10	581.37	0.75	0.6962	9916
<i>especie</i> × <i>sexo</i> × <i>talla</i> × <i>época</i>	1	762.53	762.53	0.99	0.4097	9952
RESIDUOS	1186	914,130.00	770.77			
TOTAL	1217	1'442,900.00				

Tabla 16. PERMANOVA realizado con las matrices de disimilitud de Bray-Curtis de los valores transformados de importancia relativa ($\sqrt[4]{\%IIR}$) de las presas presentes en la dieta de *F. grandissimus* por época climática.

Grupos	T	P	Permutaciones únicas
Secas × lluvias	10.278	0.0001	9948
Secas × nortes	1.7562	0.0476	9949
Lluvias × nortes	3.8681	0.0384	9937

Tabla 17. PERMANOVA realizado con las matrices de disimilitud de Bray-Curtis de los valores transformados de importancia relativa ($\sqrt[4]{\%IIR}$) de las presas presentes en la dieta de *F. persimilis* por época climática.

Grupos	T	P	Permutaciones únicas
Secas × lluvias	5.9915	0.0001	9959
Secas × nortes	5.8354	0.0001	9955
Lluvias × nortes	2.5497	0.0007	9953

DISCUSIÓN

La información previa sobre los ámbitos de distribución de *Fundulus persimilis* y *F. grandissimus* en el sistema de humedales de la franja costera del norte de Yucatán, señala la presencia de ambas especies a lo largo del litoral entre las localidades de Chuburná (al oeste) y Chiquilá (al este) (Gallardo-Torres *et al.*, 2014). Otros reportes, como el del *Sistema de Información en Línea sobre peces costeros del Gran Caribe*¹ muestran que la distribución de *F. persimilis* se extiende a lo largo de las costas del golfo de México mientras que la de *F. grandissimus* se limita a la porción oriental del golfo (Figura 27); al parecer, existe un traslape evidente en los ámbitos de distribución de estas especies. Sin embargo, en estos trabajos no se señala si estas especies co-ocurren a lo largo de la franja en la cual se ha reportado su presencia.



Figura 27. Ámbitos de distribución geográfica de (a) *Fundulus persimilis* y (b) *F. grandissimus* señalados en amarillo (tomada del *Sistema de Información en línea, Peces Costeros del Gran Caribe*; Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales).

La composición de las capturas obtenidas durante las campañas de muestreo realizadas entre 2008 y 2011 en la laguna de la Carbonera mostró que la probabilidad de encontrar a ambas especies en el mismo lugar es muy baja, de acuerdo a las frecuencias de ocurrencia de las especies. En este sitio, la presencia de *F. persimilis* ocurrió a lo largo del período de observación mientras que la especie congénere, *F. grandissimus*, estuvo prácticamente ausente (ver figura 11). Por esta razón, se emprendió otro conjunto de campañas que se realizaron entre 2014 y 2015 en la zona conocida como petén Homochén. En este sitio, la tendencia se invirtió y la serie temporal en las frecuencias de ocurrencia de estas especies fue dominada por la presencia de *F. grandissimus* (ver figura 12).

<http://biogeodb.stri.si.edu/caribbean/es/gallery/gspecie/4521> consultado en línea el 14 de julio del 2016.

Cocheret de la Morinière *et al.* (2003) sugieren que los gradientes espaciales y estacionales en el ambiente determinan la distribución de las especies de peces considerando que los límites de tolerancia fisiológica a dichos gradientes no permanecen constantes a lo largo del ciclo de vida de un organismo. Del conjunto de variables ambientales, la temperatura y la salinidad han sido reconocidas como las que restringen la distribución de las comunidades de peces en los sistemas costeros (Harrison y Whitfield, 2006; Selleslagh y Amara, 2008). En el caso del sistema de humedales estudiado en este trabajo, la salinidad resultó ser la variable que distingue a los dos sitios de muestreo. Los resultados de Rivera (2015) muestran que los otolitos *sagittae* (estructuras solidas ubicadas en el oído interno de los peces) de *F. persimilis* no contienen vaterita (la exposición a estrés crónico debido a efectos de densidad, temperatura y falta de alimento pueden promover el desarrollo de otolitos de vaterita) por lo que descarta variaciones en el metabolismo individual producidas por condiciones anómalas en el ambiente que produzcan estrés fisiológico. Por ello, supone que las variaciones ambientales observadas en el sistema lagunar de la Carbonera se encuentran dentro de los límites de tolerancia de *F. persimilis*. Durante los muestreos de este estudio se obtuvieron especímenes de las dos especies de *Fundulus* en condiciones de salinidad que fluctuaron de 3 a 44 por lo que ésta no parece ser una variable que limite su distribución, al menos dentro de dicho intervalo.

Reducir el traslape trófico resulta una manera plausible para explicar los patrones de distribución local que presentan estas especies. Por ello se pensó que la hipótesis de la exclusión competitiva de Gause (1934) explicaría la segregación espacial observada a lo largo de los muestreos, de la misma manera en la que Weisberg y Lotrich (1986) observaron que los ámbitos de distribución de varias especies del género *Fundulus* no se superponen debido a que las dietas de dichas especies congéneres son similares dado que poseen aparatos bucales con características morfológicas y anatómicas parecidas.

El análisis de los contenidos estomacales de *F. grandissimus* mostró que se comporta como un carnívoro, con un nivel trófico (NT_j) calculado de 4.45 ± 0.79 . De acuerdo con clasificación de Cortes (1999), este valor corresponde a un consumidor secundario, cuya dieta está compuesta al menos por 15 diferentes tipos de presas. De acuerdo con los valores del índice de importancia relativa ($\%IIR$), los peces constituyen el grupo alimentario más importante tanto de los machos como de las hembras. De manera ocasional y como presas raras, en los peces pertenecientes a las clases de talla más pequeñas se encontraron restos vegetales (hojas), insectos no identificados (fragmentos de alas), organismos de la Familia Formicidae (hormigas), entre otros. En los de tallas mayores, se encontraron, además, arácnidos. La presencia de estos grupos en la dieta indica que *F. grandissimus* realiza excursiones por toda la columna de agua para alimentarse.

Los tipos de presas presentes en la dieta de esta especie presentan variaciones significativas a lo largo del desarrollo ontogénico. Los individuos más pequeños ($5.1 \leq LT, \text{ cm} \leq 10.1$) se alimentan principalmente de presas de menor tamaño (ver Tabla 6), mientras que individuos más grandes ($LT > 10.1$ cm) consumen con mayor frecuencia presas más grandes. Estos resultados sugieren que los cambios morfológicos y fisiológicos determinan el tamaño del alimento ingerido así como la biomasa consumida. Conforme el pez crece, el tamaño de la boca se incrementa y la capacidad de nado aumenta, por lo que también varían los requerimientos energético. La progresión del índice de Levins (B_A) calculado agrupando a los organismos de distintas clases de talla muestran que los valores se incrementan conforme los peces son más grandes con lo que se amplía la cantidad de recursos alimentarios utilizados (ver figura 25).

En pequeñas lagunas cársticas costeras de la península de Yucatán, la estación de secas, que es también la más caliente, reduce el hábitat disponible para los peces siendo reducido y alterado (Tapia *et al.*, 2008; Bonilla, 2014). La dieta de *F. grandissimus* cambia a lo largo del tiempo a pesar de que se encontraron restos de peces en todas las épocas climáticas. Estas variaciones pueden ser atribuidas a diferencias en la disponibilidad de presas a lo largo de las temporadas, debido a los cambios estacionales acentuados en las condiciones ambientales y la productividad del hábitat cárstico estudiado (Lankford, 1977). Huss *et al.* (2008) reportaron que el cambio de las dietas no es necesariamente una función del tamaño del cuerpo, sino que el cambio de dieta se produce a menudo con los cambios temporales en la disponibilidad de presas. Si bien no fue posible identificar a nivel de especie todas las presas, *Jordanella pulchra* (que alcanza tallas de 4 cm), *Cyprinodon artifrons* (cuya talla máxima reportada es de 6 cm) y *Poecilia mexicana* (que llega a medir 11 cm) forman parte de las especies que alcanzan los valores más elevados del índice de importancia relativa. Organismos pertenecientes a otras especies típicas del sistema de humedales (Gallardo-Torres *et al.*, 2014), como *Menidia colei*, *Gambusia yucatanana* y *Anchoa lamprotaenia* completan el espectro trófico de la sardinilla gigante.

De acuerdo con Arceo-Carranza y Vega-Cendejas (2009), los ensamblajes de peces estuarinos presentan variaciones cíclicas en su abundancia y composición, dado que pueden incluir peces de agua salada y dulce que presenten comportamientos migratorios o sedentarios a lo largo de su desarrollo, así como cambios en su hábitat, producto de los procesos costeros; si esto afecta a las presas de *F. grandissimus*, éste puede utilizar algún otro recurso para alimentarse indistintamente sean peces o invertebrados lo que explicaría la dieta que presenta en época de secas 2014, donde presenta una gran cantidad de presas ingeridas pero bajos niveles del IIR. Dobzhansky (1951) menciona que las especies con mayor capacidad adaptativa pueden ocupar más de un hábitat y evitar la competencia y depredación, lo cual explicaría los patrones de distribución de *F. grandissimus*.

La dieta de *F. persimilis* estuvo compuesta por cinco tipos de presas. Con base en los valores del *IIR*, los crustáceos peracáridos (de la familia Corophiidae y del género *Leptochelia*) resultaron los ítems más importantes. Estos invertebrados se encuentran asociados al sustrato por lo que se clasifican como bentónicos (Winfield *et al.*, 2015). La presencia de algunos insectos no identificados fue ocasional y podría indicar que la sardinilla yucateca tiene la capacidad de alimentarse en distintos niveles de la columna de agua.

Las variaciones ontogénicas en la dieta de *F. persimilis* se deben a la cantidad *Leptochelia* sp. que consumen los organismos de las tallas más pequeñas ($1.36 \leq LT, \text{ cm} \leq 6.36$) mientras los individuos más grandes ($LT > 6.36 \text{ cm}$), además, se alimentan de otros miembros de la familia Corophiidae. *Leptochelia* sp. está presente en la dieta de *F. persimilis* en todas las estaciones climáticas y registra consistentemente los valores más elevados del *IIR*. De acuerdo con Bonilla (2014) la presencia de micro-crustáceos en la dieta puede deberse a la facilidad de captura e ingestión de este tipo de presas de tamaño pequeño. Los únicos dos registros de insectos no identificados se presentaron en individuos de tallas intermedias ($6.35 \leq LT, \text{ cm} \leq 11.35$) que aportan menos del 0.01% del *IIR* (ver Tabla 9). De acuerdo con la clasificación de Cortes (1999), el nivel trófico de esta especie (*NT*) fue de 2.99 ± 0.47 que corresponde a un consumidor de segundo orden.

Jaramillo-Londoño (2009), en su trabajo realizado con otras especies de peces, menciona que es difícil asignar un nivel trófico único para cada especie pues los individuos suelen presentar cierta flexibilidad alimentaria que se demuestra con los cambios en la composición de la dieta en dependencia del conjunto de presas disponibles, de los cambios ontogénicos en la dieta, del género y del estadio de madurez sexual de los individuos, entre otras razones. En cambio, los valores de *NT_j* obtenidos para las sardinillas gigantes y las yucatecas no difieren significativamente considerando el género, la longitud del pez y la época climática. Estos resultados permiten inferir que las presas de las que se alimentan las especies estudiadas se encuentran igualmente disponibles a lo largo del año.

En muchos trabajos se concluye que la alimentación de especies congéneres que habitan en los mismos sitios suele presentar valores de traslape alimentario significativos debido a que la morfoanatomía de las estructuras bucales es similar. Por ello, se ha señalado que la partición trófica juega un papel más importante que la segregación espacial (Ross, 1986) para permitir la coexistencia de las especies. Otros autores, en cambio, señalan que ambos procesos son igualmente importantes (Gladfelter y Johnson 1983, Bouchon-Navaro 1986, Harmelin-Vivien *et al.* 1989) y, algunos más, han mostrado que la segregación temporal en la secuencia de alimentación explica la coexistencia de especies congéneres (Ibáñez-Aguirre 1993; Chiappa-Carrara *et al.*, 2004).

De acuerdo con Weisberg (1986) y Weisberg y Lotrich (1986), la alimentación de estos organismos incluye vegetación acuática, invertebrados, como crustáceos e insectos, así como peces pequeños. La caracterización de dos hábitats característicos de los humedales costeros que dominan el litoral norte de Yucatán indica que estas especies podrían coexistir puesto que se presentan en un intervalo amplio de valores de las variables ambientales que fueron medidas en este trabajo. Además, estos ecosistemas han sido reconocidos como sitios con niveles de producción biológica muy elevados durante la mayor parte del año (Kaplowitz, 2000) por lo que valores significativos de traslape trófico debieran ser limitantes sólo esporádicamente.

A diferencia de lo que se ha reportado en estudios previos sobre los hábitos alimentarios de miembros del género *Fundulus*, que señalan que varias especies muestran dietas similares, con valores elevados de traslape trófico (Weisberg, 1986), el análisis de las dietas de *F. grandissimus* y de *F. persimilis* en el sistema de humedales de la costa norte de Yucatán muestra que estas especies se alimentan de grupos de presas distintos. También el *shade plot* generado a partir de los valores del *IIR* muestra que sólo los insectos no identificados constituyen las presas comunes. Asimismo, el análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) construido con los valores del *IIR* permite discernir entre los grupos de presas consumidas por cada especie. Si bien los resultados muestran que *F. grandissimus* es un carnívoro especializado en el consumo de peces y *F. persimilis* centra su alimentación en el consumo de crustáceos peracáridos, con la información generada no es posible aseverar que existen preferencias tróficas por dichos componentes. Para ello será necesario realizar un inventario más completo de la biodiversidad (en sus componentes S y p_i) de la laguna y un estudio de la biodiversidad de la dieta en ciclos de 24 h para hallar las presas en estadios incipientes de digestión y así aportar información adicional sobre la dieta y los hábitos alimentarios de estas especies. Con esa información se podría calcular algún índice de selectividad alimentaria para comparar la estructura del ensamble de presas en el ambiente en relación con la encontrada en los estómagos de las especies estudiadas, de esta manera se evaluaría las interacciones en la comunidad junto con los factores ambientales.

Los resultados muestran que la dieta de los fundúlidos analizados en este trabajo no es plástica y que cada una de las especies muestra un tipo de alimentación especializada en grupos taxonómicos y ecológicos distintos, lo cual contradice la idea que la similitud de las estructuras bucales impone hábitos de alimentación similares.

Para ilustrar las diferencias de las estructuras óseas del cráneo de *F. grandissimus* y de *F. persimilis*, incluyendo los maxilares se obtuvieron las radiografías que se presentan en la figura 28. Se calculó el ángulo máximo de apertura de acuerdo con las características morfológicas del maxilar, el hueso

angular inferior, el suprangular y el opérculo, de acuerdo con Van Wassenbergh *et al.* (2005). Si bien estas observaciones son preliminares, realizadas en un solo ejemplar de cada especie, indican que el ángulo de apertura que corresponde a *F. grandissimus* es de $\approx 60^\circ$ mientras que el de *F. persimilis* es de $\approx 50^\circ$. Estas diferencias pueden significar distintas capacidades de ingestión de presas de distintos tamaños.

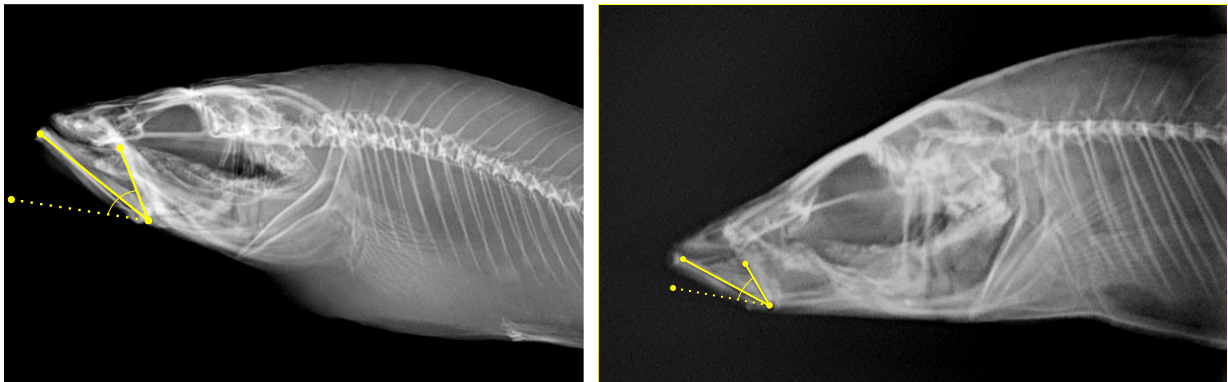


Figura 28. Imágenes de rayos-X de (a) *Fundulus grandissimus* y de (b) *F. persimilis*. Los ejemplares provienen de la Colección Ictiológica Regional de Referencia de la Unidad Académica de la UNAM en Yucatán. Se muestran la posición que puede alcanzar el maxilar (línea punteada) y el ángulo estimado de apertura bucal.

En resumen, este trabajo permitió mostrar que los ámbitos locales de distribución de dos especies congéneras, endémicas de la costa norte de Yucatán, no se traslapan. Existe, por lo tanto, una segregación espacial que no se debe a diferencias en las condiciones del ambiente puesto que ambas especies tienen la capacidad de utilizar el mismo sitio, aunque de manera secuencial. A esta escala de observación, la teoría de nicho, que afirma que la estructura de una comunidad está determinada principalmente por la variabilidad de los factores ambientales (Hutchinson, 1957; Leibold, 2008), no opera. El uso de los recursos alimentarios tampoco limita la coexistencia de *F. persimilis* y de *F. grandissimus*, considerando que cada una utiliza conjuntos bien diferenciados de presas. Por lo tanto, la hipótesis de la exclusión competitiva de Gause (1934) no explica el patrón de distribución observado ni las diferencias en la alimentación de cada especie. Deben existir otros controles que actúan en los niveles ecológicos o evolutivos para mantener los ámbitos de distribución de estas especies separados.

CONCLUSIONES

- La presencia de *F. grandissimus* y de *F. persimilis*, especies endémicas cuyas áreas de distribución se habían asumido como superpuestas, no ocurre en los mismos sitios al mismo tiempo. La probabilidad de co-ocurrencia fue baja a pesar de que ambas pueden ocupar los mismos ambientes en el sistema de humedales característico de la zona norte de Yucatán. En el sitio de muestreo ubicado en la boca de la Carbonera predominó *F. persimilis*; en cambio, *F. grandissimus* predominó en el petén conocido como Homochén.
- La dieta de *F. grandissimus* estuvo compuesta principalmente por peces pequeños, típicos del sistema de humedales costeros de Yucatán (*J. pulchra*, *C. artifrons*, *P. mexicana*, *M. colei*, *G. yucatanana* y *A. lamprotaenia*). En cambio la dieta de *F. persimilis* consistió de invertebrados, principalmente de crustáceos peracáridos (especialmente los del género *Leptocheilia*) propios del bentos. No se observó traslape trófico entre estas especies (índice de Jaccard = 0.05). La alimentación de estas especies no es *plástica* y cada una se especializa en presas pertenecientes a grupos taxonómicos y ecológicos distintos.
- Las dietas de *F. grandissimus* y de *F. persimilis* difieren significativamente; asimismo, se encontraron diferencias significativas en la alimentación de los individuos de las distintas clases de talla y en las épocas climáticas. No existen diferencias significativas entre las dietas de los machos y de las hembras.
- Existe una diferenciación en el uso de los recursos alimentarios a lo largo del crecimiento y peces de distinto tamaño aprovechan presas diferentes. Esta partición puede ayudar a satisfacer los requerimientos energéticos de cada etapa del ciclo de vida de estas especies.
- *F. grandissimus* y *F. persimilis* pertenecen a diferentes niveles tróficos ($NT = 4.45$ y 2.99 respectivamente). El valor de NT coloca a *F. grandissimus* como uno de los depredadores tope en el sistema de Homochén.
- Las diferencias en los ángulos de apertura de la boca (de $\approx 50^\circ$ en *F. persimilis* y de $\approx 60^\circ$ en *F. grandissimus*) indican que cada especie tiene capacidades únicas para ingerir presas de distintos tamaños.
- Los factores ambientales y la exclusión competitiva, no explican por sí mismas los patrones locales de distribución espacial de *F. persimilis* y de *F. grandissimus* ni las diferencias en la alimentación de cada especie.

LITERATURA CITADA

1. ARCEO-CARRANZA, D. y VEGA-CENDEJAS, M. E. Spatial and temporal characterization of fish assemblages in a tropical coastal system influenced by freshwater inputs: northwestern Yucatan península. *Revista de Biología Tropical*, 57 (1-2): 89-103.
2. ANDERSON, M.J., GORLEY RN y CLARKE KR. 2008. PERMANOVA for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK.
3. BAKER, D. H. 1986. Problems and pitfalls in animal experiments designed to establish dietary requirements for essential nutrients. *Journal of Nutrition*, 116: 2339-2349.
4. BATLLORI-SAMPEDRO, E., GONZÁLEZ-PIEDRA, J. I., DÍAS-SOSA, J., FEBLES-PATRÓN, J. L. 2006. Hydrological characterization of the Yucatan's northwest coastal region, Mexico. *Investigaciones Geográficas*, 59: 74-92.
5. BONILLA J.L. 2014. Distribución espacio-temporal y estructura trófica de peces costeros en relación a la dinámica ambiental en la laguna de la Carbonera, Península de Yucatán. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de México.
6. BOUCHON-NAVARO, Y. 1986. Partitioning of food and space resources by chaetodontid fishes on coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 103: 21-40
7. CANTO-MAZA, W.G., VEGA-CENDEJAS, M.E. 2008. Hábitos alimenticios del pez *Lagodon rhomboides* (Perciformes: Sparidae) en la laguna costera de Chelem, Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical (Int. J. Trop. Biol.)*, 56 (4): 1837-1846.
8. CARPENTER, K. E. 2002. The living marine resources of the Western Central Atlantic Vol. 2: Bony fishes part 1 (Acipenseridae to Grammatidae). Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy.
9. CHIAPPA-CARRARA, X., ROJAS-HERRERA, A., MASCARÓ, M. 2004. Coexistencia de *Lutjanus peru* y *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en la costa de Guerrero, México: relación con la variación temporal en el reclutamiento. *Revista de Biología Tropical (Int. J. Trop. Biol.)*, 52(1): 177-185.
10. CLARKE, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
11. CLARKE, K.R. y WARWICK R.M. 2001. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. Plymouth Marine Laboratory, UK, Plymouth.

12. CLARKE K.R., TWEEDLEY J., VALESINI F. 2013. Simple shade plots aid better long-term choices of data pre-treatment in multivariate assemblage studies. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 94: 1-16. DOI: 10.1017/S0025315413001227
13. COCHERET DE LA MORINIÈRE, E., POLLUX, B. J. A, NAGELKERKEN, I., VAN DEL VELDE, G. 2003. Diet shifts of Caribbean grunts (Haemulidae) and snappers (Lutjanidae) and the relation with nursery to coral reef migrations. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 57: 1079-1089.
14. CORTÉS, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 726–738
15. CORTÉS, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*, 56: 707-717.
16. COSTELLO, M.J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*, 36: 261–263.
17. DE LA ROSA-MEZA, K., SOSA-NISHIZAKI, O., DE LA CUEVA-SALCEDO, H. Feeding habits of the speckled guitarfish *Rhinobatos glaucostigma* (Elasmobranchii, Batoidea) in the southeastern Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 39(3): 277-290
18. DE DIOS, C. 2014. Ecología trófica de un gremio de aves piscívoras durante la temporada de reproducción en la costa de Yucatán. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
19. DOBZHANSKY, T. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press Nueva York. 1951. 580 p.
20. ESPÍNOLA, L., DOMINGUES, W. Y BENEDITO, E. 2008. Variaciones en el contenido de energía en músculos de *Salminus brasiliensis* en diferentes estados de desenvolvimiento gonadal en el área de influencia del reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia Série Zoologia*, Porto Alegre, 98(1):143-147.
21. FLORES R. 2013. Ecología Reproductora de la Sardinilla Yucateca (*Fundulus persimilis* Miller, 1955), especie endémica de Yucatán. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Chapingo.
22. GALLARDO-TORRES, A., BADILLO-ALEMÁN M., GALINDO-SANTIAGO C., LOERA-PÉREZ J., RIOJA-NIETO R., CHIAPPA-CARRARA X. 2012. Listado taxonómico de los peces de la laguna boca de la Carbonera, Yucatán: un primer paso para el manejo y evaluación de los recursos costeros del norte de Yucatán. En Sánchez AJ, Chiappa-Carrara X, Brito Pérez R (eds) *Recursos Acuáticos Costeros del Sureste*. CONCIYTEY - UNAM, 1106 p.
23. GALLARDO-TORRES, A., BADILLO-ALEMÁN M., GALINDO-SANTIAGO C., LOERA-PÉREZ J., GÁRCIA-GALANO R., CHIAPPA-CARRARA X. 2014. Catálogo de peces de la costa norte de Yucatán. Segunda Ed. CONCIYTEY – UNAM, 255.

24. GALLARDO-TORRES, A., BADILLO-ALEMÁN, M., GUTIERREZ-OLIVA, H., CHIAPPA-CARRARA, X. 2016. La colección ictiológica regional de referencia (CIRR) de la UMDI-Sisal. En Del Moral-Flores LF, Ramírez-Villalobos AJ, Martínez-Pérez JA, González-Acosta AF (eds). Colecciones Ictiológicas de Latinoamérica. Universidad Nacional Autónoma de México & Sociedad Mexicana de Ictiología, México, pp 430-442. ISBN 978-607-02-8066-5
25. GAUSE, G.F. 1934. The struggle for existence (Ed. 1969). Hafner.
26. GLADFELTER, W.B. and JOHNSON, W.S. 1983. Feeding niche separation in a guild of tropical reef fishes (Holocentridae). *Ecology*, 64: 552-563.
27. GODOY, M. P. 1975. Peixes do Brasil: suborden Characoidei. Bacia do rio Mogi Guassu. Piracicaba, Franciscana. v.2. 178p.
28. HARMELIN-VIVIEN, M.L., KAIM-MALKA, R.A., LEDOYER, M., JACOB-ABRAHARN, S.S. 1989. Food partitioning among scorpaenid fishes in Mediterranean seagrass beds. *Journal of Fish Biology*, 34: 715-734.
29. HELFMAN, G., COLLETTE, B.B., FACEY, D.E., BOWEN, B.W. 2009. The diversity of fishes: Biology, Evolution, and Ecology. John Wiley & Sons, 736 p.
30. HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415–427.
31. HUSS, M., BYSTRÖM, P., PERSSON, L. 2008. Resource heterogeneity, diet shifts and intra- cohort competition: effects on size divergence in YOY fish. *Oecologia*, 158: 249- 257.
32. HYSLOP, E.J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
33. IBÁÑEZ-AGUIRRE, A.L. 1993. Coexistence of *Mugil cephalus* and *M. curema* in a coastal lagoon in the Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology*, 42: 959-961
34. JAMES, A.G., CHIAPPA-CARRARA, X. 1990. A comparison of field based studies on the trophic ecology of *Engraulis capensis* and *E. mordax*. En: Barnes, M. y R.N. Gibson (eds.), *Trophic Relationships in the Marine Environment*. Aberdeen University Press, pp. 208–221.
35. JARAMILLO-LONDOÑO, A.M. 2009. Estudio de la biología trófica de cinco especies de peces bentónicos de la costa de Cullera. Relaciones con la acumulación de metales pesados. Tesis de Doctorado. Universidad Politécnica de Valencia.
36. JIMÉNEZ-VALVERDE, A. y HORTAL, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8(31):151-161.

37. JERÓNIMO, G., GÓMEZ-VALDÉS, J., BADILLO, M., LÓPEZ-AGUIAR, K., GALINDO DE SANTIAGO, C., GALLARDO, A., LOERA-PÉREZ, J., ARROYO-PEDRAZA, L., CHIAPPA-CARRARA, X., 2012. Variación estacional de temperatura y salinidad en la Boca de la Carbonera, Yucatán, 2009-2010. *En* Sánchez AJ, Chiappa-Carrara X, Brito Pérez R (eds) Recursos Acuáticos Costeros del Sureste. CONCIYTEY - UNAM, 1106 p.
38. KAPLOWITZ, M.D. 2000. Identifying ecosystem services using multiple methods: Lessons from the mangrove wetlands of Yucatan, Mexico. *Agriculture and Human Values*, 17: 169-179. DOI: 10.1023/A:1007669404425
39. KRAMER D., 2001. *Evolutionary Ecology Concepts and Case Studies*. edited by C.W. Fox, D.A. Roff, and D.J. Firbairn. Oxford University Press.
40. KREBS, C. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd Ed., Addison Wesley Longman, USA. 433p.
41. LANKFORD, R. R. 1977. Coastal lagoons of Mexico: their origin and classification, Pp. 182- 215. *En*: Wiley, M. (Ed.), *Estuarine Processes*. Academic Press, New York
42. LEIBOLD, M.A. 2008. Ecology: return of the niche. *Nature*, 454: 39-41.
43. MAR SILVA, V., HERNÁNDEZ MORALES, R., MEDINA NAVA, M. 2014. Métodos clásicos para el análisis del contenido estomacal en peces. *Biológicas*, 16(2): 13 – 16
44. MARTÍNEZ, C.A. y RÍOS M.G. 2004. Aspectos en alimentación de peces y uso de microagregados. Posgrado en Zootecnia- PPZ de la Universidad estatal de Maringa.
45. PIELOU, E.C. *Ecology diversity*. Wiley Ed. Nueva York.1975. 165 p.
46. PIELOU, E.C. *Mathematical Ecology*. Wiley Ed. Nueva York.1977. 385p
47. POOT, A.V., CANTO, W.G., VEGA-CENDEJAS, M.E. 2005. Hábitos alimenticios de *Floridichthys polyommus* Hubbs, 1936 (Pisces: Cyprinodontidae) en dos sistemas lagunares costeros. *Hidrobiológica*, 15 (2 Especial): 183-194
48. RIVERA, V. 2015. Variación ontogénica de la *sagitta* en *Fundulus persimilis* Miller 1955. Tesis de maestría, Universidad Autonoma de México.
49. ROSS, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 1986: 352-388.
50. SÁNCHEZ-SANTILLÁN, N., DE LA LANZA-ESPINO, G., SÁNCHEZ-TREJO, R. 2012. Análisis de la climatología dinámica en el NE de la península de Yucatán, México. *En* Sánchez AJ, Chiappa-Carrara X, Brito Pérez R (Eds.) Recursos Acuáticos Costeros del Sureste. Mérida, México: CONCIYTEY - UNAM. pp. 29-55. ISBN 978-607-9060-08-4

51. SOBERÓN, J. y LLORENTE J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.
52. TAPIA, F. U., HERRERA-SILVEIRA, J. A., AGUIRRE-MACEDO, M. L. 2008. Water quality variability and eutrophic trends in karstic tropical coastal lagoons of the Yucatan Peninsula. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 76: 418-430.
53. TIRASIN, E.M. y JØRGENSEN, T. 1999. An evaluation of the precision of diet description. *Marine Ecology Progress Series*, 182: 243-252.
54. VALIELA, I. 1991. Ecology of Water Columns. *En: Barnes, R. S. K., Mann K. H. (Eds.) Fundamentals of Aquatic Ecology*. Blackwell Science, 29-56 pp.
55. VAN WASSENBERGH, S., HERREL, A., ADRIAENS, D., AERTS, P. 2005. A test of mouth-opening and hyoid-depression mechanisms during prey capture in a catfish using high-speed cineradiography. *Journal of Experimental Biology*, 208: 4627-4639 DOI: 10.1242/jeb.01919
56. WEISBERG, S. B. 1986. Competition and coexistence among four estuarine species of *Fundulus*. *American Zoologist*, 26: 249-257.
57. WEISBERG, S. B. y LOTRICH, V. A. 1986. Food limitation of a Delaware salt marsh population of the mummichog, *Fundulus heteroclitus* (L.). *Oecologia*, 68: 168-173.
58. WERNER, E. E. y HALL, D. J. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the Bluegill Sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, 55: 1216-1232.
59. WILSON, E. B. 1927. Probable Inference, the Law of Succession, and Statistical Inference," *Journal of the American Statistical Association*, 22, 209-212
60. WINDELL J. 1971 Food analysis and rate of digestion. *En: Ricker WE. (Ed.) Methods for assessment of fish production in fresh waters*. 2nd edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford England. pp 215-226.
61. WINFIELD, I. MUCIÑO-REYES, M.R., ORTIZ M., CHÁZARO-OLVERA, S. LOZANO-ABURTO, M.A. 2015. Biodiversidad de los anfípodos bentónicos (Peracarida: Amphipoda) asociados a macroalgas de Puerto Progreso, Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(3): 613-619 <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2015.05.002>
62. ZAR, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice.

Anexo

1.A. Presas presentes en los contenidos estomacales de *Fundulus grandissimus*

Entre las presas identificadas se encontraron: hormigas (*Formicidae*), coleópteros, *Jordanella pulchra*, *Cyprinodon artifrons*, *Poeceilla mexicana*, *Menidia colei*, *Gambusia yucatana*, *Anchoa lamprotaenia* y camarones de la Familia Hippolytidae (Fig.1 – 9).



Figura 1.A.1. Formicidae.

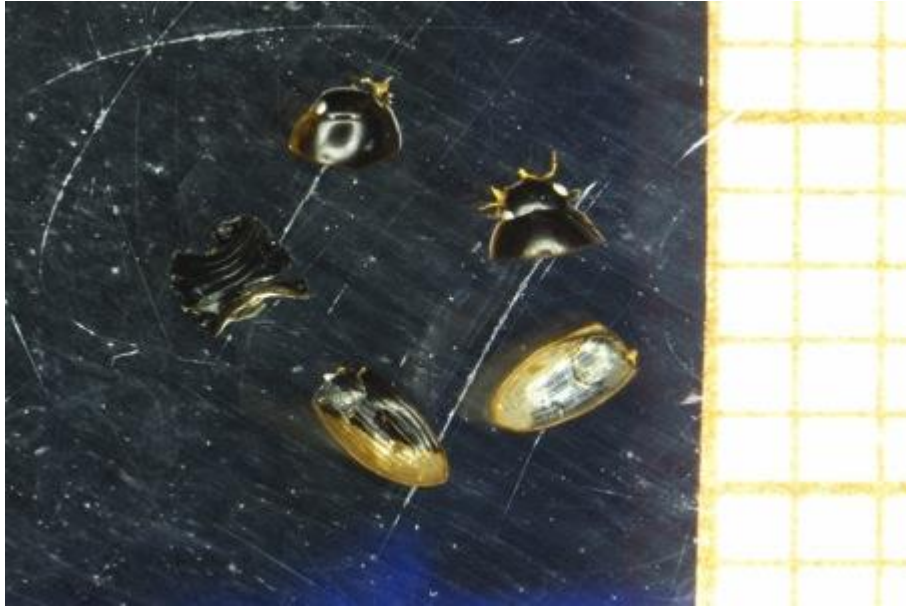


Figura 1.A.2. Coleóptero



Figura 1.A.3. *Jordanella pulchra*



Figura 1.A.4. *Cyprinodon artifrons*



Figura 1.A.5. *Poecilia mexicana*



Figura 1.A.6. *Anchoa lamprotaenia*



Figura 1.A.7. *Gambusia yucatana*



Figura 1.A.8. *Menidia colei*



Figura 1.A.9. Camarones (Fam. Hippolytidae)

1.B. Presas presentes en los contenidos estomacales de *Fundulus persimilis*

Las presas encontradas en los contenidos estomacales de *Fundulus persimilis* fueron principalmente crustáceos peracáridos (anfípodos e isópodos) de la familia Corophiidae, género *Leptocheilia*.



Figura 1.B.1. Restos de Corophiidae.

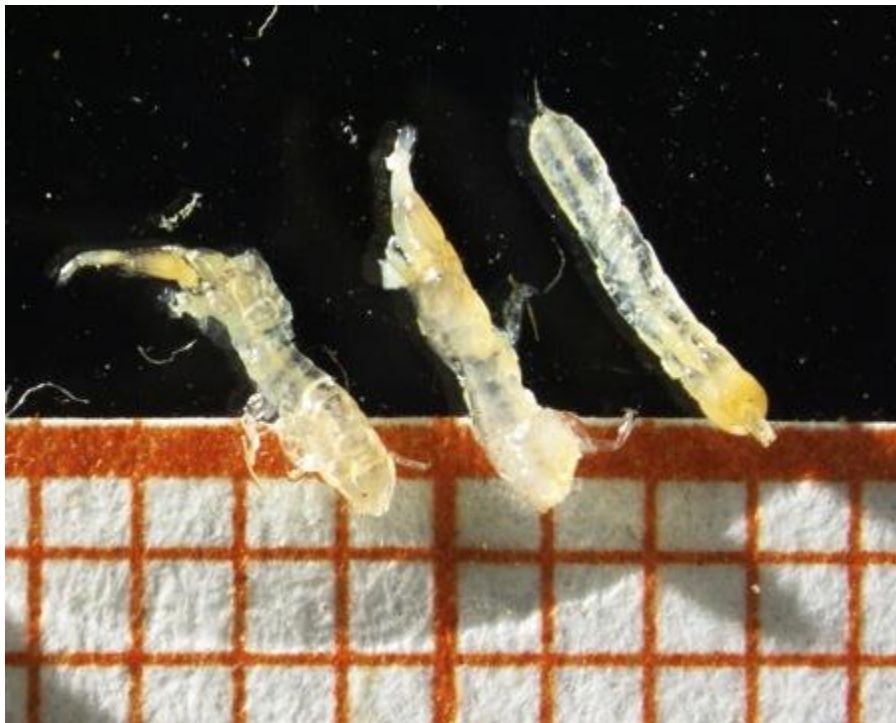


Figura 1.B.2. Restos de Corophiidae y *Leptocheilia* sp. (extremo derecha).



Figura 1.B.3. Restos de crustáceos no identificados.

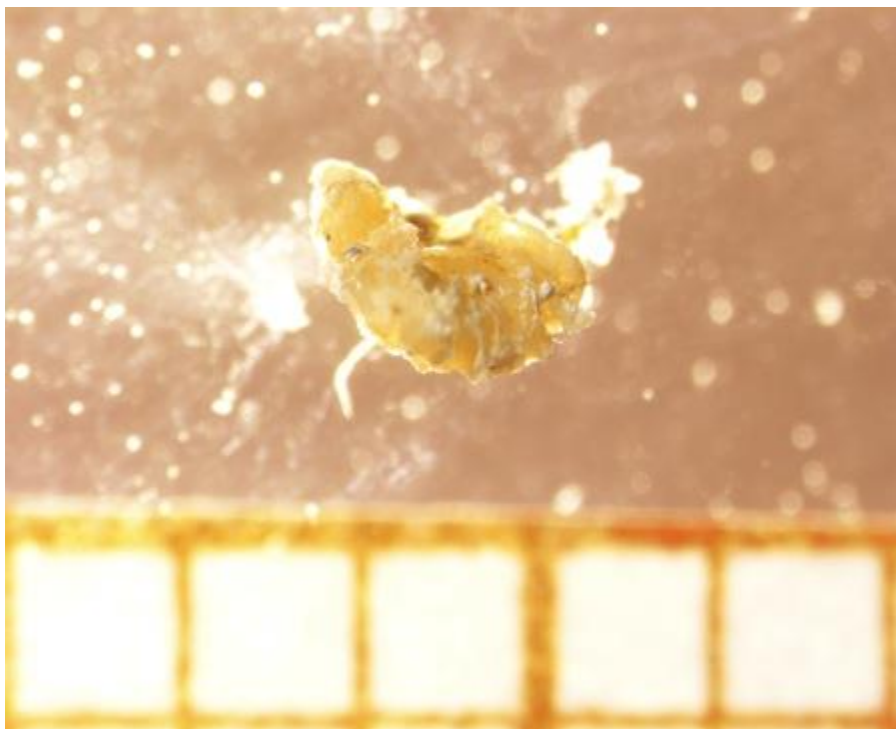


Figura 1.B.4. Restos de crustáceos no identificados.



Figura 1.B.5. *Leptochelia* sp. al microscopio.



Figura 1.B.6. Restos *Leptochelia* sp. al microscopio.



Figura 1.B.7. Restos de *Corophium* sp. al microscopio.



Figura 1.B.8. Restos *Corophium* sp. al microscopio.

B. Índice de fórmulas

Ecuación de Clench	(1)	16
Frecuencia de ocurrencia	(2)	19
Porcentajes medios de área	(3)	19
Índice de Importancia Relativa (<i>IIR</i>)	(4)	19
Índice porcentual de Importancia Relativa	(5)	19
Coefficiente de Vacuidad (<i>CV</i>)	(6)	19
Índice de Levins	(7)	21
Índice de Jaccard	(8)	21
Nivel trófico (<i>NT_j</i>)	(9)	21

3.A. Desarrollo de la ecuación (7) Índice de Levins.

PASO No. 1.

Para desarrollar la ecuación (9) es necesario contar primero con la frecuencia relativa y para ello se necesita calcular antes la frecuencia absoluta. La frecuencia absoluta se realiza con el recuento de la variable (ítem-presa en los estómagos) y se observa el número de veces que aparece cada nota.

PASO No. 2

Una vez se obtienen, se puede calcular la frecuencia relativa de cada elemento como la división de la frecuencia absoluta entre el total de elementos. La suma de estos elementos debe de ser siempre 1.

PASO No. 3

Dichos valores de frecuencia relativa son elevados al cuadrado y luego sumados entre si. Se divide 1 entre el valor de suma de cuadrados antes obtenido, el cual se reconocerá como B.

PASO No. 4

Se lleva acabo una división utilizando en el numerador el valor de B menos 1 y en el denominador el total de las presas ingeridas presentes en dichos individuos menos 1. El resultado de dicha operación es el valor de Levins, que no puede ser mayor a 1.

3.B. Criterio de Sturges

Para determinar el número de clases para las tallas de *F. persimilis* y *F. grandissimus* se empleó el criterio de Sturges.

La metodología utilizada se presenta a continuación:

PASO No. 1.

Determinar el rango: (Diferencia entre el dato mayor y el menor)

$$\text{Rango} = \text{Valor máximo} - \text{valor mínimo}$$

Para que haya congruencia, se recomienda que el rango contenga el mismo número de decimales que los datos de origen.

PASO No. 2.

Determinar el número de intervalos de clase: Significa en cuántas categorías o subgrupos vamos a clasificar o agrupar nuestros datos. Para determinar el número óptimo de intervalos de clase, aplicamos la Regla de Sturges:

$$\text{Regla de Sturges} \rightarrow \text{No. de intervalos de clase} = 1 + (3.322 * (\log n))$$

En donde “n” representa el número total de datos u observaciones que tenemos recopilados. Evidentemente, el número de intervalos debe ser exacto; es decir, un número entero.

PASO No. 3.

Cálculo de la Amplitud: Ahora procederemos a calcular el ancho de los intervalos de clase; es decir, la dimensión que tendrá cada uno de los intervalos que determinamos en el paso anterior.

$$\text{Amplitud} = \text{Rango/No. de intervalos de Clase}$$

Es importante comentar que para el cálculo de la amplitud se tiene que considerar que la amplitud tiene que tener, exactamente, el mismo número de decimales que manejan los datos originales.