

Hábitos de alimento de juveniles y adultos de *Archosargus probatocephalus* (Teleostei: Sparidae) en un estuario tropical de Veracruz

Juvenile and adult food habits of *Archosargus probatocephalus* (Teleostei: Sparidae) in a tropical estuary of Veracruz

Manuel Castillo-Rivera¹, Rocío Zárate-Hernández¹ e Isaías H. Salgado-Ugarte²

¹Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa. C.P. 09340. Apdo. Postal: 55-535. crma@xanum.uam.mx.

²Laboratorio de Biometría y Biología Pesquera, Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Batalla 5 de mayo S/N, Col. Ejército de Oriente, C.P. 09230.

Castillo-Rivera M., R. Zárate-Hernández e I. Salgado-Ugarte Isaías H. 2007. Hábitos de alimento de juveniles y adultos de *Archosargus probatocephalus* (Teleostei: Sparidae) en un estuario tropical de Veracruz. *Hidrobiológica* 17(2): 119-126

RESUMEN

Para analizar los hábitos de alimento de juveniles y adultos de *A. probatocephalus*, durante un ciclo anual se realizaron ciclos bimestrales de 24 h, en dos tipos de hábitat (con y sin vegetación sumergida), en la laguna de Pueblo Viejo. La especie mostró una dieta global omnívora constituida por invertebrados (principalmente peracáridos) y plantas (~80%), siendo el detritus (~20%) una fuente secundaria. Los juveniles (individuos pequeños) tendieron a consumir más invertebrados pequeños (>57%), mientras que los adultos (individuos grandes) consumieron más plantas (>40%). Algunos de estos cambios dietéticos están asociados con un aumento de la longitud relativa del intestino a medida que los peces crecieron. En el hábitat con pastos y durante la época de secas predominaron los juveniles, quienes mostraron un mayor consumo de invertebrados como copépodos y peracáridos, mientras que en el hábitat sin vegetación y durante la época de lluvias predominaron los adultos, los cuales consumieron más plantas y detritus. Aunque la dieta fue muy similar entre el día y la noche, la intensidad de la alimentación fue mayor durante el día ($P=0.041$), lo que sugiere que la especie es un depredador diurno. La historia de vida de la especie en la laguna de Pueblo Viejo, muestra adaptaciones tendientes a maximizar el aprovechamiento de la disponibilidad temporal y espacial, de los recursos tróficos.

Palabras clave: Sargo, ontogenia, variación trófica, *Ruppia maritima*, Pueblo Viejo.

ABSTRACT

Juvenile and adult food habits of *A. probatocephalus* were analysed during one annual cycle, sampling bimonthly over 24 h cycles, in two habitat types (with and without submerged vegetation) in the Pueblo Viejo lagoon. The species showed an omnivorous diet, feeding mainly on invertebrates (mostly peracarids) and plants (~80%), with detritus (~20%) as a secondary choice. Juvenile (small individuals) tended to consume more small invertebrates (>57%), while adult individuals (larger ones) fed mainly on plants (>40%). Some of these changes were associated with an increase in the intestine relative length as fish grew up. In the seagrass habitat and during the dry season predominated juvenile individuals, which showed a larger invertebrate consumption (mainly copepods and peracarids), whereas in the habitat without vegetation and during the rainy season, adult individuals were more common, consuming mainly detritus and plant items. Although diet was similar between day and night, feeding intensity was greater during daylight hours ($P=0.041$), suggesting a diurnal predator condition in this species. In this way, the life history of the species at Pueblo Viejo lagoon shows adaptations towards maximizing the use of trophic resources, according to its seasonal and spatial availability.

Key words: Sheepshead, ontogenetic, trophic variation, *Ruppia maritima*, Pueblo Viejo.

INTRODUCCIÓN

En general los peces de la familia Sparidae tienden a ser carnívoros y se alimentan principalmente de fauna bentónica, como crustáceos, poliquetos y gasterópodos. Sin embargo, los individuos medianos y grandes, particularmente de las especies costeras de la subfamilia Diplodinae, tienden a ingerir grandes cantidades de material vegetal, especialmente macroalgas y pastos acuáticos. Este es el caso de *Lagodon rhomboides* (Linnaeus, 1766) y de otras especies de la subfamilia, como *Diplodus holbrooki* (Bean, 1878) y *Archosargus rhomboidalis* (Linnaeus, 1758) (Stoner & Livingston, 1984; Chavance et al., 1986; Luczkovich & Stellwag, 1993).

El espárido *Archosargus probatocephalus* (Walbaum, 1792) es una especie marina costera que regularmente ingresa a aguas salobres y cuya distribución comprende de Nueva Escocia a Florida y Golfo de México, con registros esparcidos de Honduras a Río de Janeiro (Carpenter, 2002). De esta especie existen estudios sobre desarrollo osteológico (Mook, 1977), cariología (Fitzsimons & Parker, 1985), aspectos reproductivos (Render & Wilson, 1992), edad y crecimiento (Parsons & Peters, 1989; Schwartz, 1990; Beckman et al., 1991; Dutka-Gianelli & Murie, 2001) y biomecánica de la alimentación (Hernandez & Motta, 1997; Cutwa & Turingan, 2000). Aunque en la laguna de Pueblo Viejo, la abundancia relativa de *A. probatocephalus* representa menos del 1% de la comunidad total de peces (Castillo-Rivera et al., 2003), esta especie es el mayor consumidor de plantas, por lo que puede contribuir de manera considerable a la dinámica trófica del sistema (Castillo-Rivera, 2001).

No obstante que para la otra especie del género en el Atlántico Occidental *A. rhomboidalis*, se tiene información detallada sobre la dieta en lagunas costeras del sur del Golfo de México (Chavance et al., 1986; Vega-Cendejas et al., 1994), sobre *A. probatocephalus* se sabe poco sobre su ecología y biología trófica, particularmente para ecosistemas tropicales (Sedberry, 1987; Castillo-Rivera, 2001). Así, el objetivo del presente estudio fue analizar la dieta de *A. probatocephalus*, comparando los hábitos de alimento de juveniles y adultos, así como algunas de las variaciones espacio temporales y su relación con ciertas características morfológicas.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio. La laguna de Pueblo Viejo representa el sistema estuarino-lagunar más al norte del estado de Veracruz (22° 05'–22° 13' Latitud Norte y 97° 50'–98° 00' Longitud Oeste), próxima al puerto de Tampico, Tamaulipas. Este es un sistema somero (profundidad media de 1.3 m), con una área aproximada de 89 km². La laguna se conecta en su porción norte al río Pánuco, aproximadamente a 10 km donde éste desemboca en el Golfo de México, definiéndose dos subsistemas estuarinos: hacia el sur el hábitat de influencia dulceacuícola (HID), con

densas praderas de *Ruppia maritima* L. y hacia el norte el hábitat de influencia marina (HIM), de substrato blando sin vegetación sumergida (Castillo-Rivera et al., 2003). De acuerdo a los promedios de precipitación mensual (García, 1988) de la estación de Tampico (durante 60 años), se puede definir una época de secas de noviembre a mayo (con precipitaciones promedio menores a los 50 mm) y una época de lluvias de junio a octubre (con precipitaciones promedio mayores a los 120 mm).

Recolecta de datos. Durante un ciclo anual, a partir de septiembre, cada dos meses se realizaron ciclos de muestreos de 24 h (cada 2 horas) en dos localidades diferentes (alejadas una de la otra 2.5 km), una con vegetación sumergida (HID) y otra sin este tipo de vegetación (HIM, doce ciclos en total). Para la captura de peces se utilizó un chinchorro playero de 30 m de longitud por un metro de profundidad, con una luz de malla de 1 cm. Inmediatamente después de cada colecta, los especímenes se fijaron en formalina al 10% y posteriormente en el laboratorio fueron lavados con agua y conservados en alcohol etílico al 70%.

A cada espécimen se le determinó sexo, longitud patrón, peso total, peso del estómago lleno y vacío, número de ciegos pilóricos y longitud del intestino, la cual se expresó en su relación porcentual con respecto a la longitud patrón (longitud relativa del intestino).

Análisis de la dieta. Los contenidos estomacales fueron examinados bajo un microscopio estereoscópico (40x) y el material ingerido fue identificado y agrupado en grupos tróficos (ítems), que variaron desde un amplio nivel taxonómico (v.g. clase) hasta género o especie, de acuerdo a las posibilidades reales de identificación. Posteriormente, el área correspondiente que cada grupo trófico cubrió en el portaobjetos fue medida de acuerdo al método para el análisis de volúmenes estomacales pequeños (Hyslop, 1980) y la importancia relativa de cada grupo fue evaluada y expresada como un porcentaje.

Para determinar si la diversidad de presas encontradas en los estómagos, podría representar fielmente la dieta de la especie, se graficó el número acumulado de grupos tróficos consumidos con respecto al número de contenidos estomacales progresivamente analizados (en orden cronológico) (curvas *especies-muestras*, Brower et al., 1990). Para evaluar la intensidad de la alimentación (Hyslop, 1980), se determinó el índice de repleción (o de plenitud) de acuerdo con la ecuación: $IR = (PCE/PT) \times 100$ (donde: IR=Índice de repleción, PCE= Peso del contenido estomacal y PT= Peso total del pez) y para evaluar la diversidad dietética se determinó la amplitud de nicho trófico, de acuerdo con el índice de Shannon-Wiener (Krebs, 1999). Las estimaciones de ambos índices se hicieron para cada individuo.

Análisis estadístico. En la comparación de promedios, si se cumplía con los supuestos de las pruebas paramétricas, se aplicó un análisis de varianza de una vía (F), empleando una transformación logarítmica ($\text{Log}_e(x+1)$) en los casos necesarios. Si los datos no satisficieron estos supuestos, se utilizó el análisis no paramétrico de Mann-Whitney (U). Para evaluar el grado de asociación entre variables, se aplicó la correlación de Pearson $-r$ - si se cumplía con los supuestos del análisis paramétrico, pero si existían serias violaciones, se utilizó la alternativa no paramétrica de Spearman $-r_s$ - (Zar, 1999).

RESULTADOS

Dieta general. Producto de 144 muestreos, fueron capturados en total 52 individuos, analizándose los contenidos estomacales de todos ellos. Las longitudes patrón variaron entre 21.95 y 275 mm ($\bar{x}=54.05$; Fig. 1) y valores de peso entre 0.29 y 800.2 g ($\bar{x}=34.80$). Con respecto a la morfología trófica, la especie mostró una serie de dientes incisivos en la parte anterior de la boca y dos series de dientes molariformes en la parte posterior. El estómago presentó forma de saco, el número de ciegos pilóricos varió de 4 a 7 y la longitud relativa del intestino mostró una variación de 26.30 a 393.3%. Los respectivos promedios totales de estas últimas variables morfológicas se muestran en la Tabla 1.

La dieta de *A. probatocephalus* se constituyó por 14 grupos tróficos (Tabla 1) y en la Figura 2 se muestra el comportamiento asintótico del número acumulado de estos grupos con respecto al porcentaje de contenidos estomacales analizados. De acuerdo con el porcentaje de importancia relativa de cada uno de los grupos tróficos consumidos, se puede observar que la dieta general estuvo principalmente constituida por crustáceos (~50%) y plantas (~30%), mientras que el detritus (~20%) fue una fuente secundaria de alimento y los restos de peces (paquetes musculares, aletas, etc.) una alternativa sólo ocasional (<2%).

Dentro de los crustáceos los grupos más importantes fueron los peracáridos, aportando más del 37% en importancia, siendo los restos no determinados taxonómicamente y los anfípodos (casi exclusivamente miembros de la familia Gammaridae, particularmente por la especie *Gammarus mucronatus*) los que en mayor grado contribuyeron a este porcentaje. Los copépodos (principalmente calanoideos) también aportaron a la dieta con casi el 8 %, mientras que los moluscos (mayoría gasterópodos) contribuyeron con menos del 4%. Con respecto a las plantas, las algas cianofíceas filamentosas, las clorofíceas del género *Ulva* y las rodofíceas de la especie *Polysiphonia atlantica* fueron poco importantes en la dieta (~3%), aunque la especie consumió más pastos (>4%, *Ruppia maritima* L.) y más de un 22% de restos vegetales que no fue posible asignar a taxón alguno.

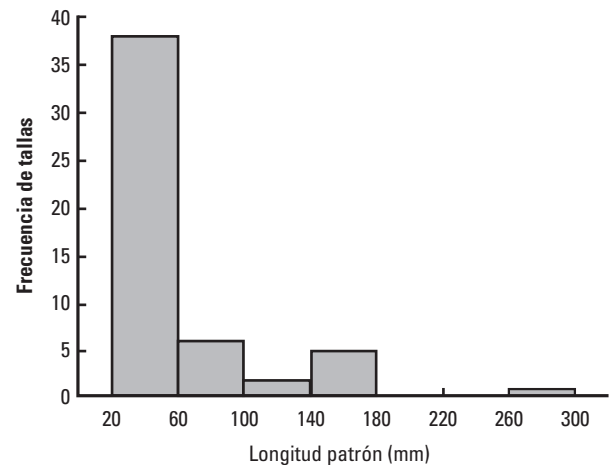


Figura 1. Distribución de frecuencias de tallas de todos los individuos capturados y analizados de *Archosargus probatocephalus* durante el ciclo completo de estudios.

Variabilidad ontogénica. En total 30 individuos fueron juveniles ($\bar{x}=34.13$ mm) y 22 adultos ($\bar{x}=81.21$ mm; Fig. 1). La longitud relativa del intestino de los juveniles (Tabla 1) fue significativamente menor a la de los adultos ($U=160.00$; $22/30$; $P=0.010$). Por el contrario, no existieron diferencias significativas entre los promedios del número de ciegos pilóricos ($F<0.001$; g.l.=1/48; $P=0.983$). Con respecto a la dieta, los juveniles (individuos de menor talla) tendieron a consumir más invertebrados (>57%, Tabla 1), principalmente crustáceos pequeños, como copépodos (prácticamente consumidos solo por juveniles) y restos de peracáridos, representando el detritus una fuente secundaria de alimento. En los adultos (individuos de talla mayor) disminuyó el consumo de invertebrados (<40%), siendo la principal fuente de alimento las plantas (>40 %).

Para ciertos grupos tróficos existió una progresión en su consumo, a medida que los peces aumentaron de talla. Así, los análisis de correlación mostraron que la longitud patrón tuvo relación significativa inversa con la importancia de copépodos ($r_s=-0.352$; $P<0.02$) y directa con los restos de peces ($r_s=0.293$; $P<0.05$). La longitud relativa del intestino se correlacionó inversamente con la importancia de restos de peracáridos ($r_s=-0.388$; $P<0.01$), y *G. mucronatus* ($r_s=-0.294$; $P<0.05$), y de manera directa con detritus ($r_s=0.355$; $P<0.02$), pastos ($r_s=0.351$; $P<0.02$) y restos de peces ($r_s=0.308$; $P<0.05$), mientras que el número de ciegos pilóricos se correlacionó sólo con los restos vegetales ($r_s=0.304$; $P<0.05$).

A pesar que el promedio del índice de repleción de los juveniles fue mayor al de los adultos (Tabla 1), no existieron diferencias significativas en la intensidad de la alimentación, ni en la amplitud de nicho trófico ($P_s>0.3$).

Tabla 1. Importancia relativa porcentual de cada uno de los grupos tróficos encontrados en los contenidos estomacales de *A. probatocephalus*, de acuerdo con la dieta general y su variación entre juveniles y adultos. Asimismo, se presentan los promedios de variables morfológicas y de diversidad e intensidad de la alimentación.

Grupos Tróficos	Dieta General n=52	Juveniles n=30	Adultos n=22
<i>Plantas</i>	29.92	20.70	42.50
<i>Cianophyta</i>	2.41	3.00	1.61
<i>Chlorophyta</i>	0.19	0.00	0.46
<i>Rhodophyta</i>	0.39	0.00	0.91
<i>Ruppia maritima</i>	4.48	1.60	8.41
<i>Restos de plantas</i>	22.45	16.10	31.11
<i>Invertebrados</i>	49.09	57.10	38.15
<i>Mollusca</i>	3.51	3.40	3.66
<i>Crustacea</i>			
<i>Copepoda</i>	7.85	13.60	0.01
<i>Tanaidacea e Isopoda</i>	0.87	1.17	0.46
<i>Amphipoda</i>			
<i>Gammaridae</i>	5.52	6.57	4.09
<i>Gammarus mucronatus</i>	12.65	10.43	15.68
<i>Caprellidae</i>	0.01	0.01	0.00
<i>Restos de peracáridos</i>	18.68	21.93	14.25
<i>Restos de peces</i>	1.68	0.00	3.98
<i>Detritus</i>	19.31	22.20	15.38
Número de ciegos pilóricos (\bar{x})	5.86	5.86	5.86
Longitud relativa intestinal (\bar{x})	128.75	105.06	159.21
Amplitud de nicho trófico (\bar{x})	0.301	0.265	0.352
Índice de Repleción (\bar{x})	1.153	1.179	1.120

Variabilidad espacio-temporal. Espacialmente, los individuos capturados en el hábitat sin vegetación fueron de talla mayor (HIM, \bar{x} =101.66) que los capturados en el hábitat con vegetación (HID, \bar{x} =42.80). Con respecto a la dieta, en el hábitat sin vegetación sumergida, los contenidos estomacales presentaron una mayor importancia de ítems de origen vegetal (50%) y detritus (>40%). Por el contrario, los invertebrados (>60%), la mayoría de ellos de talla pequeña, como copépodos, anfípodos, restos de peracáridos y moluscos gasterópodos, fueron prácticamente sólo consumidos en el hábitat con pastos. La amplitud de nicho trófico fue significativamente más grande en el hábitat sin vegetación ($F=4.236$; $1/48$; $P=0.045$), mientras que la intensidad de la alimentación no mostró diferencias entre los dos tipos de hábitat ($F=0.007$; $g.l.=1/44$; $P=0.933$).

Estacionalmente, durante la época de lluvias predominaron los individuos adultos (\bar{x} =93.42 mm), los cuales tendieron a consumir más plantas (~46%, consumiendo algas sólo en este

período), detritus (~25%) y restos de peces (~9%, exclusivamente consumidos en esta época). Por el contrario, durante la época de secas, cuando predominaron los juveniles (\bar{x} =44.67 mm), la especie consumió principalmente invertebrados (~56%), hecho particularmente notable en el consumo de presas de talla pequeña, como copépodos (consumo exclusivo durante este período) y restos de peracáridos. Entre estas dos épocas, la amplitud trófica y el índice de repleción no mostraron diferencias significativas ($P_s > 0.15$).

A lo largo de los ciclos de 24h, considerando las tallas de los individuos capturados en el día (\bar{x} =30.09 mm; 06:00 a 18:00 h) y la noche (\bar{x} =27.98 mm; 19:00 a 05:00 h), no existió una segregación nictímera aparente entre juveniles y adultos, siendo además, la dieta muy similar entre estos dos períodos. Aunque la amplitud trófica tampoco presentó diferencias a este nivel ($F=0.003$; $g.l.=1/50$; $P=0.959$), la intensidad de alimentación fue

significativamente mayor durante el día ($\bar{x}=1.256$), que en la noche ($\bar{x}=0.431$; $F=4.422$; g.l.=1/46; $P=0.041$).

DISCUSIÓN

Dieta general. El comportamiento de la curva descrita en la Figura 2, la cual alcanza un nivel asintótico aproximadamente al 40% (~20 individuos), permite establecer que el número de contenidos estomacales analizados en el presente estudio, es apropiado para representar fielmente la dieta global de la especie y algunas de las variaciones analizadas. Si bien los espáridos tienden a ser carnívoros, alimentándose de invertebrados bentónicos, ciertas especies cambian de un hábito carnívoro a un hábito omnívoro o herbívoro durante diversas etapas de su vida (Sedberry, 1987). Este es el caso de *A. probatocephalus*, cuya dieta estuvo dominada por invertebrados crustáceos y plantas (Tabla 1).

Aunque las especies de peces asimilan más eficientemente los crustáceos, que las algas y pastos (Jobling, 1995), la abundante disponibilidad y bajo costo energético de localización y

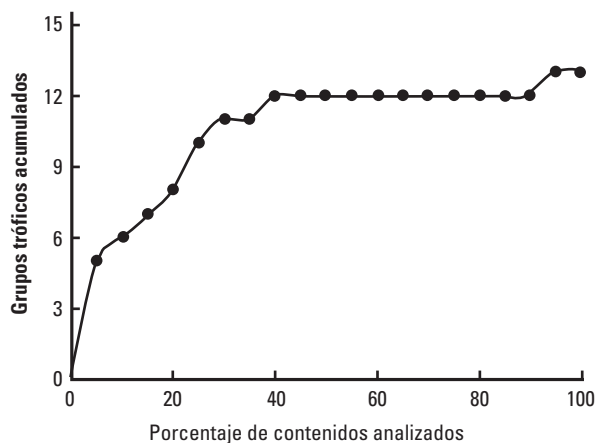


Figura 2. Número acumulado de categorías tróficas consumidas por *Archosargus probatocephalus*, en función del incremento porcentual de contenidos estomacales analizados.

captura de plantas, puede favorecer en *A. probatocephalus* una estrategia trófica omnívora, sobre un hábito de carácter estrictamente carnívoro (Montgomery & Targett, 1992). La capacidad de esta especie de consumir recursos tróficos, tanto de origen animal como vegetal, se ha observado en otros estudios en los que también se le ha considerado como una especie omnívora (Odum & Heald, 1972). Asimismo, los hábitos de alimento presentados por *A. probatocephalus* en la laguna de Pueblo Viejo son similares a los presentados por la especie en ambientes estuarinos de Texas (Matlock & García, 1983) y Veracruz (López-López *et al.*, 1991), y por los reportados para la especie *A. rhomboidalis* en lagunas costeras mexicanas (Chavance *et al.*, 1986; Vega-Cendejas *et al.*, 1994).

A pesar de que como se señaló, la mayoría de los miembros de la familia Sparidae tienden a ser depredadores carnívoros, y de que en general el consumo directo de plantas es poco común en peces estuarinos, la facultad de consumir material vegetal por *A. probatocephalus*, se puede relacionar con la presencia de adaptaciones morfológicas en la dentición y longitud del intestino. Así, los individuos de esta especie presentaron longitudes intestinales que con frecuencia rebasaron el 100% de sus respectivas longitudes patrón, además de que cuentan con dientes incisivos capaces de cortar y con series de molares capaces de triturar, características típicas de herbívoros (Jobling, 1995; Moyle & Cech, 2000). Sin embargo, el estómago en forma de saco y el número de ciegos pilóricos típico de carnívoros, son elementos que aparentemente no han tenido modificaciones conspicuas con respecto a las otras especies de esta familia.

Obviamente la capacidad de consumir plantas puede radicar en estas adaptaciones morfológicas, pero la capacidad de digerir el material vegetal, depende crucialmente de la actividad enzimática (celulasas) encargada de hidrolizar compuestos de alto peso molecular. La fuente de celulasas en el tubo digestivo de peces, puede deberse a tres causas (Luczkovich & Stellwag, 1993), las cuales podrían actuar en sinergia para *A. probatocephalus* en la laguna de Pueblo Viejo. La primera sugiere que la celulasa asociada al tracto es producida por microflora residente en el intestino de la especie. Particularmente para el espárido *L. rhomboides* ha sido observado la presencia de celulasas producidas por la microflora asociada a su tubo digestivo (Horn, 1989; Luczkovich & Stellwag, 1993), condición que se podría presentar en el caso de *A. probatocephalus*.

La segunda causa se podría deber a la presencia de bacterias con este tipo de actividad enzimática y que se encuentran asociadas al detritus ingerido. En este sentido, tanto el consumo de pastos, como el de detritus, se correlacionaron directa y significativamente ($P_s > 0.02$) con la longitud relativa del intestino de *A. probatocephalus*. La tercera causa considera que estas enzimas pueden provenir de invertebrados que son consumidos por los peces. El consumo de moluscos gasterópodos por *A. probatocephalus*, se podría relacionar con esta causa, ya que dentro de este grupo de invertebrados se ha reportado actividad enzimática capaz de digerir celulosa (Stone & Morton, 1958; Yokoe & Yasumasu, 1964).

Variabilidad ontogénica. Aunque los juveniles y adultos de *A. probatocephalus* presentaron una dieta omnívora, existieron cambios en los cuales los juveniles tendieron a consumir más crustáceos, mientras que los adultos mostraron preferencia a consumir más plantas (Tabla 1). La variación ontogénica de la dieta de *A. probatocephalus*, se puede relacionar con los cambios en el consumo de algunos grupos tróficos y su respectiva asociación con las modificaciones morfológicas que

se presentan a medida que los peces aumentan de talla. Así, el tamaño de la boca y su correspondiente capacidad de apertura aumentan a medida que los peces crecen, por lo que los peces de menor talla tienden a consumir presas pequeñas y los de talla mayor presas más grandes (Wootton, 1990; Jobling, 1995). Para *A. probatocephalus*, los juveniles (individuos más pequeños) fueron los únicos en consumir copépodos (las presas de menor tamaño en su dieta), mientras que los restos de peces (presas más grandes) fueron exclusivamente consumidos por los adultos, correlacionándose significativamente la longitud patrón ($P_s < 0.05$) de manera inversa con el consumo de copépodos y de manera directa con el consumo de restos de peces.

La longitud relativa del intestino, que fue significativamente menor en los juveniles ($P = 0.01$), se correlacionó significativamente de forma inversa con el consumo de restos de peracáridos y *G. mucronatus*, y de manera directa con el consumo de pastos y detritus ($P_s < 0.05$). En este sentido, se ha observado que los peces que consumen más detritus y material vegetal, tienden a presentar un intestino más largo que aquellos con un hábito preferentemente carnívoro (Moyle & Cech, 2000). Asimismo, Hernandez y Motta (1997) relacionaron los cambios ontogénicos en la dieta de *A. probatocephalus* con la fuerza del complejo abductor mandibular, encontrando una correlación significativa entre el incremento de esta fuerza y el incremento de un hábito 'durofago' (mayor capacidad de trituración), por lo que a medida que esta especie crece aumenta su fuerza de masticación, lo que le permite consumir más plantas.

A pesar que existieron diferencias en la dieta a medida que los peces crecieron, estos cambios no tuvieron incidencia sobre la variación ontogénica de la amplitud de nicho trófico y la intensidad de la alimentación, pues éstas no mostraron diferencias significativas entre juveniles y adultos ($P_s > 0.3$), hecho común para otras especies marinas del Golfo de México (Castillo-Rivera et al., 2000).

Variabilidad espacio-temporal. Las divergencias espaciales y entre épocas de la dieta de *A. probatocephalus* en la laguna de Pueblo Viejo, se pueden relacionar con las diferencias en la talla y con la disponibilidad de los recursos tróficos. Así, en el hábitat sin vegetación y durante la época de lluvias, los individuos fueron más grandes (principalmente adultos), existiendo un mayor consumo de plantas y detritus. No obstante, el mayor consumo de grupos tróficos vegetales (principalmente restos de plantas) en el hábitat sin vegetación, hace suponer restos en proceso de digestión que preferentemente fueron consumidos en las zonas con vegetación.

Por el contrario, en el hábitat con vegetación y durante la época de secas, los individuos tendieron a ser más pequeños (predominantemente juveniles), consumiendo más invertebrados (copépodos y restos de peracáridos). En relación con lo

anterior, la dominancia de individuos principalmente pequeños de *A. probatocephalus*, en un hábitat con vegetación sumergida, es un hecho común en espáridos (Huh & Kitting, 1985; Irlandi & Crawford, 1997), señalándose que los juveniles de esta familia tienden a agregarse en este tipo de ambientes, utilizándolos como áreas de protección, alimentación y rápido crecimiento (Jordan et al., 1996; Levin et al., 1997), aprovechando como recurso alimentario, la gran abundancia de invertebrados que presentan (Heck & Orth, 1980; Cutwa & Turingan, 2000).

En relación con la disponibilidad estacional de los recursos en la laguna de Pueblo Viejo, durante la época de lluvias son más abundantes los pastos y la mayoría de algas epifitas que crecen sobre ellos (Castillo-Rivera, 2001). Además, durante esta época, el escurrimiento de la cuenca derivado de las lluvias, arrastra al sistema gran cantidad de materia orgánica alóctona, lo que genera una mayor disponibilidad de detritus como fuente de alimento (Castillo-Rivera et al., 1994). Con respecto a los invertebrados, en el sistema estudiado los copépodos son más abundantes durante la época de secas (Cruz-Romero, 1973).

Así, en la laguna de Pueblo Viejo, la historia de vida de *A. probatocephalus* presenta un acoplamiento con la disponibilidad espacial y estacional de los recursos tróficos, utilizando los juveniles para su alimentación y crecimiento el ambiente con vegetación, principalmente durante la época de secas, en condiciones ambientales donde existe un adecuado tipo de presas. Como se ha señalado (Cutwa & Turingan, 2000), este uso diferencial del sistema puede ser favorecido por adaptaciones morfológicas, que para el presente caso fueron las variaciones entre juveniles y adultos, en la capacidad de apertura bucal y longitud del intestino. Aunque la intensidad de la alimentación fue equivalente entre los dos tipos de hábitat, existió una diversidad dietética significativa mayor en el hábitat sin vegetación, debido a la mayor equidad con la que son consumidas las presas en este ambiente.

En relación con la variabilidad nictímera, no obstante la dieta y la amplitud trófica fueron muy similares entre el día y la noche, la intensidad de alimentación mostró ser significativamente más alta durante el día (en tres ordenes de magnitud), lo que sugiere para esta especie una condición de depredador visual diurno. En este sentido, se ha señalado que otras especies de la familia Sparidae, también tienen una actividad trófica preferentemente diurna (Livingston, 1980; Stoner & Livingston, 1984; Huh & Kitting, 1985; Luczkovich & Stellwag, 1993).

REFERENCIAS

- BECKMAN, D.W., A.L. STANLEY, J.H. RENDER & C.A. WILSON. 1991. Age and growth-rate estimation of sheepshead *Archosargus probatocephalus* in Louisiana waters using otoliths. *Fishery Bulletin* 89(1):1-8

- BROWER, J.E., J.H. ZAR & C.N. VON ENDE. 1990. *Field and laboratory methods for General Ecology*. 3rd Ed. Wm. C. Brown. U.S.A. 237 p.
- CARPENTER, K.E. (ED.). 2002. The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volume 3: Bony fishes part 2 (Opistognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals. *FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5*. Rome, FAO. 2002. pp. 1375-2127.
- CASTILLO-RIVERA, M. 2001. Biología trófica de especies de peces dominantes en ecosistemas estuarinos del Golfo de México. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma Metropolitana. México. 193 p.
- CASTILLO-RIVERA, M., G. MORENO & R. INIESTRA. 1994. Spatial, seasonal, and diel variation in abundance of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli* (Teleostei: Engraulidae), in a tropical coastal lagoon of Mexico. *The Southwestern Naturalist* 39(3):263-268.
- CASTILLO-RIVERA, M., A. KOBELKOWSKY & A.M. CHÁVEZ. 2000. Feeding biology of the flatfish *Citharichthys spilopterus* (Bothidae) in a tropical estuary of Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 16(2):73-78.
- CASTILLO-RIVERA, M., J.A. ZAVALA-HURTADO & R. ZÁRATE-HERNÁNDEZ. 2003. Exploration of spatial and temporal patterns of fish diversity and composition in a tropical estuarine system of Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12:167-177.
- CHAVANCE, P., A. YÁÑEZ-ARANCIBIA, D. FLORES-HERNÁNDEZ, A. LARA-DOMÍNGUEZ & F. AMEZCUA-LINARES. 1986. Ecology, biology and population dynamics of *Archosargus rhomboidalis* (Pisces: Sparidae) in a tropical coastal lagoon system, southern Gulf of Mexico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 13(2):11-30.
- CRUZ-ROMERO, M. 1973. Análisis parcial del microplancton en la laguna de Pueblo Viejo, Ver. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 34:327-368.
- CUTWA, M.M. & R.G. TURINGAN. 2000. Intralocality variation in feeding biomechanics and prey use in *Archosargus probatocephalus* (Teleostei, Sparidae), with implications for the ecomorphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes* 59(2):191-198.
- DUTKA-GIANELI, J. & D.J. MURIE. 2001. Age and growth of sheepshead, *Archosargus probatocephalus* (Pisces: Sparidae), from the northwest coast of Florida. *Bulletin of Marine Science* 68(1):69-83.
- FITZSIMONS, J.M. & R.M. PARKER. 1985. Karyology of the sparid fishes *Lagodon rhomboides* and *Archosargus probatocephalus* (Osteichthyes, Perciformes) from coastal Louisiana, North Carolina, and Florida. *Proceedings of the Louisiana Academy of Sciences* 48:86-92.
- GARCÍA, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 4^a Ed. Instituto de Geografía, UNAM, México. 217 p.
- HECK, K. & R. ORTH. 1980. Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. In: V.S. Kennedy (Ed.), *Estuarine Perspectives*, Academic Press. New York, pp 449-464.
- HERNANDEZ, L.P. & P.J. MOTTA. 1997. Trophic consequences of differential performance: ontogeny of oral jaw-crushing performance in the sheepshead, *Archosargus probatocephalus* (Teleostei, Sparidae). *Journal of Zoology* 343(4):737-756.
- HORN, M.H. 1989. Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanographic Marine Biology: An Annual Review* 27:167-272.
- HUH, S.H. & C.L. KITTING. 1985. Trophic relationships among concentrated populations of small fishes in seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 92:29-43.
- HYSLOP, E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17:411-429.
- IRLANDI, E.A. & M.K. CRAWFORD. 1997. Habitat linkages: the effect of intertidal saltmarshes and adjacent subtidal habitats on abundance, movement, and growth of an estuarine fish. *Oecologia* 110(2):222-230.
- JOBLING, M. 1995. *Environmental Biology of Fishes*. Chapman & Hall. Great Britain. 455 p.
- JORDAN, F., M. BARTOLINI, C. NELSON, P.E. PATTERSON & H.L. SOULEN. 1996. Risk of predation affects habitat selection by the pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 208(1-2):45-56.
- KREBS, C. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd Ed. Addison-Wesley. California. 620 p.
- LEVIN, P., R. PETRIK & J. MALONE. 1997. Interactive effects of habitat selection, food supply and predation on recruitment of an estuarine fish. *Oecologia* 112(1): 55-63.
- LIVINGSTON, R.J. 1980. Ontogenetic trophic relationships and stress in a coastal seagrass system in Florida. In: V.S. Kennedy (Ed.), *Estuarine Perspectives*, Academic Press. New York, pp 423-435.
- LÓPEZ-LÓPEZ, E., M. SALGADO-MEJÍA & S.A. GUZMÁN-DEL PROO. 1991. Un análisis estacional de la ictiofauna de la laguna de Tampamachoco, Ver., y sus hábitos alimentarios. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 34:81-107.
- LUCZKOVICH, J.J. & E.J. STELLWAG. 1993. Isolation of cellulolytic microbes from the intestinal tract of the pinfish, *Lagodon rhomboides*: Size-related changes in diet and microbial abundance. *Marine Biology* 116(3):381-388.
- MATLOCK, G.C. & M.A. GARCÍA. 1983. Stomach contents of selected fishes from Texas bays. *Contributions in Marine Science* 26:95-110.
- MONTGOMERY, J.L. & T.E. TARGETT. 1992. The nutritional role of seagrass in the diet of the omnivorous pinfish *Lagodon rhomboides* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 158(1):37-57.

- MOOK, D. 1977. Larval and osteological development of the sheepshead, *Archosargus probatocephalus* (Pisces: Sparidae). *Copeia* 1:126-133.
- MOYLE, P.B. & J.J. CECH. 2000. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. 4th Ed. Prentice Hall. USA. 612 p.
- ODUM, W.E. & E.J. HEALD. 1972. Trophic analysis of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science* 22(3):671-738.
- PARSONS, G.R. & K.M. PETERS. 1989. Age determination in larval and juvenile sheepshead, *Archosargus probatocephalus*. *Fishery Bulletin* 87(4):985-988.
- RENDER, J.H. & C.A. WILSON. 1992. Reproductive biology of sheepshead in the Northern Gulf of Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society* 121(6):575-764.
- SCHWARTZ, F.J. 1990. Length-weight, age and growth, and landings observations for sheepshead *Archosargus probatocephalus* from North Carolina. *Fishery Bulletin* 88(4):829-832.
- SEDBERRY, G.R. 1987. Feeding habits of sheepshead, *Archosargus probatocephalus*, in offshore reef habitats of the southeastern continental shelf. *Northeast Gulf Science* 9(1):29-37.
- STONE, B.A. & J.E. MORTON. 1958. The distribution of cellulases and related enzymes in the Mollusca. *Proceedings of Malacology Society, London* 33:127-141.
- STONER, A.W. & R.J. LIVINGSTON. 1984. Ontogenetic patterns in diet and feeding morphology in sympatric sparid fishes from seagrass meadows. *Copeia* 1:174-187.
- VEGA-CENDEJAS, M., M. HERNÁNDEZ & F. ARREGUIN-SÁNCHEZ. 1994. Trophic interrelations in a beach seine fishery from the northwestern coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Fish Biology* 44(4):647-659.
- WOOTTON, R.J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall. Great Britain. 404 p.
- YOKOE, Y. & I. YASUMASU. 1964. Cellulase in invertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology* 13:323-338.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th Ed. Prentice Hall. New Jersey. 929 p.

Recibido: 17 de septiembre de 2006.

Aceptado: 15 de diciembre de 2006.