

*Research Article*

## Abundancia, distribución, hábitos alimentarios e interacciones tróficas de cinco especies de lenguados (Pleuronectiformes) en el Pacífico central mexicano

Juan R. Flores-Ortega<sup>1</sup>, Enrique Godínez-Domínguez<sup>1</sup>, Gaspar González-Sansón<sup>1</sup>  
Jorge A. Rojo-Vázquez<sup>1</sup>, Antonio C. López-Prado<sup>1</sup> & María Y. Morales-Jauregui<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zonas Costeras  
Universidad de Guadalajara, V. Gómez Farías 82, San Patricio-Melaque 48980, Jalisco, México

**RESUMEN.** Se analizaron los patrones de distribución espacial de las cinco especies de lenguados de mayor abundancia capturadas con redes camaroneras en la plataforma continental del Pacífico central mexicano. Además, se describen las dietas alimentarias e interacciones tróficas entre las especies de lenguados consideradas. Los lenguados se distribuyen entre 20 y 60 m de profundidad. *Bothus leopardinus* tiene su mayor abundancia durante la época fría (enero-mayo), el resto de las especies no presentaron diferencias significativas entre temporadas de captura (fría y cálida). En general la dieta de los lenguados está compuesta por crustáceos, peces y cefalópodos. *B. leopardinus* y *Syacium ovale* son consumidores de crustáceos como cangrejos, camarones y estomatópodos. *Cyclopsetta panamensis*, *C. querna* y *Monolene assaetae* basan su alimentación en peces y cefalópodos. La estrategia alimentaria de las cinco especies analizadas es generalista, ya que consumen un gran número de presas en ambas temporadas del año. Entre las especies de lenguados se observaron valores bajos en la superposición de la dieta por grupos de talla y periodos del año. Las especies de lenguados consumen los recursos alimentarios disponibles y tienden a cambiar sus preferencias de acuerdo a la disponibilidad de presas, lo que les permite eludir la competencia por alimento dentro y entre especies.

**Palabras clave:** lenguados, ecología trófica, abundancia, distribución, Pacífico central mexicano.

## Abundance, distribution, feeding habits and trophic interactions in five flatfish species (Pleuronectiformes) in the Mexican central Pacific

**ABSTRACT.** We analyzed the spatial distribution patterns of the five most abundant flatfish species caught by shrimp trawl nets on the continental shelf of the Mexican central Pacific. Food diets and trophic interactions between of the flatfish species are described as well. Flatfishes are distributed between 20 and 60 m depth. *Bothus leopardinus* showed the greatest abundance during the cold season (January-May), the other species did not show significant differences between seasons (cold and warm). The diet of the flatfish species consist of crustaceans, fishes and cephalopods. *B. leopardinus* and *Syacium ovale* are consumers of crustaceans, such as crabs, shrimps and stomatopods. *Cyclopsetta panamensis*, *C. querna* and *Monolene assaetae* based their diet in fishes and cephalopods. The feeding strategy of the five species analyzed is considered to be generalist, consuming a high number of preys in both seasons. Between the flatfish species, low values of overlapping in the diets were observed in size class and periods of the year. The flatfish species consume the available food resources and could change the preys consumed, according to prey availability, to avoid intra and interspecific competition.

**Keywords:** flatfish, trophic ecology, abundance, distribution, Mexican central Pacific.

---

Corresponding author: Juan R. Flores-Ortega (percebes5@gmail.com)

### INTRODUCCIÓN

Los Pleuronectiformes son abundantes en los hábitats de fondos blandos de estuarios y en la plataforma continental (Gibson, 2005). Constituyen parte de las capturas comerciales de las pesquerías multiespecíficas costeras (Stehlik & Meise, 2000; Tomiyama

*et al.*, 2007; Latour *et al.*, 2008). En las costas del Pacífico tropical mexicano, las especies de lenguados forman parte de las capturas de la pesca de arrastre y son consideradas como especies acompañantes o incidentales en la pesquería del camarón (Amezcuca *et al.*, 2006; López-Martínez *et al.*, 2010). También se registran en las capturas de la flota artesanal costera

que utiliza redes de enmalle, y su importancia es considerada marginal (Vázquez-Hurtado *et al.*, 2010), aunque bien valorada por la calidad de su carne.

Las áreas costeras someras, proveen las condiciones adecuadas para la alimentación y crecimiento de juveniles y pre-adultos de peces. Esas áreas son utilizadas como zonas de cría por numerosas especies de lenguados, y son de gran importancia en el reclutamiento de nuevos organismos a la población de adultos que se encuentran en zonas adyacentes (Howell *et al.*, 1999; Cabral *et al.*, 2002; Fairchild *et al.*, 2008; Latour *et al.*, 2008; Freitas *et al.*, 2009). La mayor diversidad de especies de lenguados ha sido encontrada en las áreas costeras someras de la plataforma continental (Gibson, 2005).

Los estudios sobre hábitos alimentarios han sido la base para describir la dinámica y estructura de la comunidad, las interacciones y el nivel trófico de las especies (Link *et al.*, 2006). La disponibilidad de presas es uno de los factores clave que determinan la calidad de los hábitats de cría de lenguados (Gibson, 1994; Amara *et al.*, 2004), y la variación estacional de los patrones de productividad bentónica pueden afectar el crecimiento y mortalidad de juveniles de lenguados (De Raedemaeker *et al.*, 2011)

Las especies de lenguados se caracterizan por utilizar estrategias de alimentación generalista-oportunista (Carlson *et al.*, 1997; Beyst *et al.*, 1999; Cabral *et al.*, 2002; Sá *et al.*, 2006; Marques *et al.*, 2009; Carpentieri *et al.*, 2010; Esposito *et al.*, 2010), pocas especies son especialistas y en un reducido número de especies se ha observado canibalismo (Norbis & Galli, 2004). Las diferencias en los ritmos alimentarios, las preferencias por consumir algunos recursos, las abundancias y las estructuras de tallas reducen directamente la competencia por el alimento (Aarnio *et al.*, 1996; Piet *et al.*, 1998; Darnaude, 2001; Hourston *et al.*, 2004). La partición de recursos permite a las especies de peces y en particular a los lenguados, evitar la competencia inter e intraespecífica (Piet *et al.*, 1998; Schückel *et al.*, 2012).

En el Pacífico central mexicano son escasos los trabajos documentados sobre especies de lenguados y los aspectos tróficos permanecen desconocidos. González-Sansón *et al.* (1997) y Rodríguez-Ibarra (2006), encontraron las mayores abundancias y biomásas de lenguados entre 20 y 60 m de profundidad. Dentro de esta zona se han realizado estudios sobre aspectos tróficos de diferentes especies demersales costeras (Raymundo-Huizar & Chiappa-Carrara, 2000; Raymundo-Huizar *et al.*, 2005; Raymundo-Huizar & Saucedo-Lozano, 2008; Saucedo-Lozano *et al.*, 1999; Saucedo-Lozano & Chiappa-Carrara, 2000; Valadez-González *et al.*, 2000, 2001;

Pérez-España *et al.*, 2005; Aguilar-Palomino & González-Sansón, 2010; Flores-Ortega *et al.*, 2010, 2011), donde se han detallado los principales componentes y algunas interacciones tróficas.

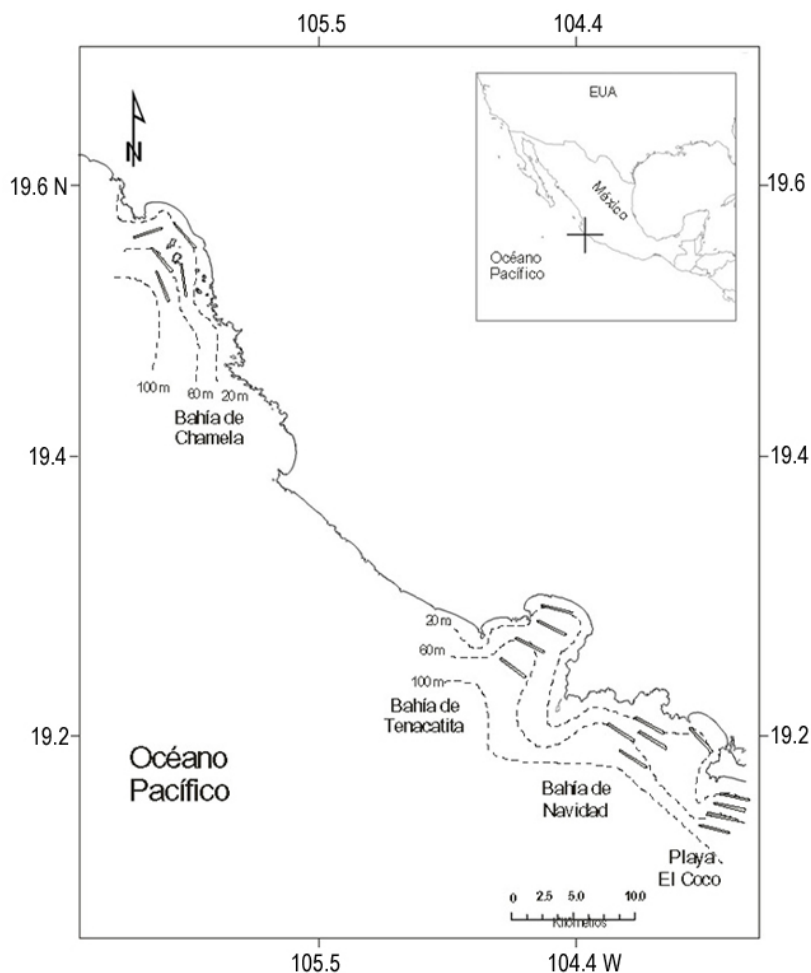
El objetivo de este trabajo es definir los patrones de distribución y abundancia, y las características alimentarias de cinco especies de lenguados, *Bothus leopardinus* (Günther, 1862), *Cyclopsetta panamensis* (Steindachner, 1875), *C. querna* (Jordan & Bollmann, 1890), *Monolene assaetae* (Garman, 1899) y *Syacium ovale* (Günther, 1864), capturados en la plataforma continental del Pacífico central mexicano, así como las variaciones en la alimentación relacionadas con la longitud, la profundidad y la época del año, además de las interacciones tróficas entre estas especies de lenguados.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El área de muestreo está localizada en el extremo sur de la costa del estado de Jalisco, en el Pacífico central mexicano (Fig. 1). Esta región presenta una convergencia de dos sistemas de corrientes importantes: la Corriente de California (CC) y la Contracorriente Norecuatorial (CCNE). El predominio alterno de estas corrientes produce cambios en los patrones hidrolimáticos (Pacheco, 1991; Filonov *et al.*, 2000; Kessler, 2006), y determina los ciclos estacionales de las comunidades de zooplancton (Franco-Gordo *et al.*, 2001a, 2001b, 2003), peces costeros (Godínez-Domínguez *et al.*, 2000) y macroinvertebrados bentónicos de fondos blandos (Godínez-Domínguez *et al.*, 2009). El periodo cálido o de influencia de la CCNE, se extiende de julio a diciembre y el periodo frío o de influencia de la CC, de enero a junio.

Se realizaron 67 arrastres entre octubre 2007 y mayo 2010 a bordo del buque "BIP V", en cuatro estratos de profundidad de los fondos blandos: 20 m (n = 27), 40 m (n = 19), 60 m (n = 14) y 80 m (n = 7). Los arrastres se realizaron por la noche, durante 30 min, con dos redes de arrastre (una a cada lado de la embarcación) similares a las utilizadas en la pesca comercial de camarón en el Pacífico mexicano, con 6,9 m de ancho de boca y 38 mm de luz de malla en el copo. Las posiciones de inicio y final del arrastre fueron determinadas mediante un GPS, y los arrastres se realizaron siguiendo el mismo piso batimétrico.

Los lenguados fueron separados del resto de la captura, contados y pesados por especie. De cada ejemplar se registro la longitud total (cm) y el peso total (g). A cada una de los lenguados se le extrajo el estómago y se congelaron (-4°C) para su posterior análisis en el laboratorio.



**Figura 1.** Área de estudio. Las líneas cortas indican los sitios de arrastres de pesca y las líneas punteadas las isobatas (m).

Los estómagos de los lenguados fueron agrupados por épocas de año (época fría (C) de enero a junio y época cálida (W) de julio a diciembre), clases de talla (talla menor (S), talla media (M) y talla mayor (L)) y profundidad de captura (20, 40 y 60 m) (Tabla 2). La amplitud de las clases de talla fue obtenida de la diferencia entre la talla máxima y la talla mínima capturada dividida entre tres.

No se consideraron los organismos capturados a 80 m de profundidad y los estómagos vacíos para el análisis de contenido estomacal. Los organismos encontrados dentro de cada estómago se identificaron hasta el taxon más bajo posible con la ayuda de claves especializadas para cada grupo.

Para determinar la suficiencia del número de estómagos analizados, se generaron curvas de acumulación de presas para cada especie de lenguado por periodo de estudio, utilizando un procedimiento de remuestreo con 50 aleatorizaciones usando el programa EstimateS 8.2 (Colwell, 2009).

## Análisis de datos

### Abundancia y biomasa capturada

Para la estimación de la abundancia y biomasa se utilizó el número y peso en kg de individuos capturados por unidad de área (CPUA). El área barrida en cada arrastre fue expresada en hectáreas (ha), se estimó multiplicando la distancia recorrida por la longitud de operación de la boca de ambas redes de arrastre (descrita en González-Sansón *et al.*, 1997). Se realizó un ANOVA de tres vías de clasificación (Zar, 1996), para comparar la abundancia, biomasa y peso medio (transformadas  $\log(x + 1)$ ), considerando como factores: especie, profundidad y época del año. Se utilizó un análisis *pos-hoc* para analizar diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), entre pares de medias, y determinar grupos homogéneos a través de la prueba de comparaciones múltiples de Student-Newman-Keuls SNK (Underwood, 1997). El peso medio para cada arrastre se estimó como la razón de peso total por especie entre el número de organismos.

### Análisis del contenido estomacal

Los componentes alimentarios encontrados en los estómagos se cuantificaron de acuerdo con los métodos Numérico ( $\%N = N_i/N_t$ , donde  $N_i$  es el número de organismos encontrados de una categoría  $i$  y  $N_t$  es el número total de organismos de todas las categorías encontradas); Gravimétrico ( $\%W = W_i/W_t$ , donde  $W_i$  es el peso de la categoría  $i$  y  $W_t$  es el peso total de todas las categorías encontradas); Frecuencia de Ocurrencia ( $\%FO = N_o/N_s$ , donde  $N_o$  es el número de ocurrencias de la categoría  $i$  y  $N_s$  es el número total de estómagos analizados, y el Índice de Importancia Relativa (IIR =  $(\%N + \%W) * \%FO$ ) (Pinkas *et al.*, 1971), que permite valorar la importancia de cada categoría alimentaria en la dieta y se expresa en porcentaje (Cortés, 1997).

Se estimó el índice de Smith (1982), para conocer la amplitud del sub-nicho trófico de cada una de las especies ( $FT = \sum \sqrt{p_j a_j}$ ), donde  $FT$  es el valor de la amplitud del sub-nicho trófico,  $p_j$  es el valor porcentual de la categoría alimentaria en la dieta total,  $a_j$  es la proporción de la categoría alimentaria  $j$  del total de categorías. Como una medida del potencial competitivo entre las especies de lenguados, clases de longitud y épocas del año, se utilizó el índice de Pianka (1973), que estima la superposición de dietas. Cuando los valores oscilan entre el 0,00 y 0,29 la superposición se considera baja, de 0,30 a 0,60 es considerada media, y mayores de 0,60 la superposición de la dieta se considera alta (Langton, 1982). Ambos índices están estandarizados entre 0 y 1 (Krebs, 1999). Los cálculos se hicieron con el programa Ecological Methodology 7.0.

Para analizar gráficamente el patrón de asociación de presas de acuerdo a la especie y talla del depredador, temporada del año y profundidad, se utilizó el método de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) (Clarke, 1993), y un análisis de clasificación numérica jerárquica aglomerativa (promedio aritmético de grupos de pares no ponderados, (UPGMA) por medio del programa estadístico PRIMER v6 (Clarke & Gorley, 2004); en ambos casos se utilizó el índice de Bray-Curtis (Clarke & Warwick, 2001), como medida de similitud. La significancia en la formación de los grupos de asociaciones de presas en el dendrograma se determinó con la prueba SIMPROF, la cual realiza una prueba de permutaciones a cada nodo de un dendrograma para identificar patrones de asociación significativos en muestras *a priori* no estructuradas (Clarke *et al.*, 2008). Estos análisis se realizaron con los valores porcentuales de peso (W%) con que contribuye cada uno de los grupos de presas.

## RESULTADOS

### Distribución espacial y temporal de las especies de lenguados

En el análisis de varianza realizado se observan diferencias significativas de las abundancias entre especies, épocas del año y la profundidad, mientras que la diferencia en la biomasa solo fue significativa en la profundidad (Tabla 1).

A través de la prueba de SNK para grupos homogéneos en la abundancia de las especies, se observó la formación de dos grupos ( $P < 0,05$ ), con *C. querna* y *C. panamensis* en el grupo de baja abundancia, mientras que el grupo de mayor abundancia se integró por *B. leopardinus*, *M. assaetae* y *S. ovale*. Las especies de lenguados se distribuyeron más frecuentemente entre 20 y 60 m de profundidad. Se observó una tendencia general de la abundancia y la biomasa a declinar con la profundidad en la mayoría de las especies (Fig. 2). Se encontró una mayor abundancia durante la época fría (enero-junio) en *B. leopardinus*, mientras que en el resto de las especies la diferencia entre épocas del año no fue significativa.

La interacción época del año-profundidad, que fue significativa para la abundancia y la biomasa, fue debida a que el patrón decreciente con respecto a la profundidad observada durante la época fría, no ocurrió durante la época cálida, donde la abundancia y la biomasa no presentaron ningún patrón respecto a la profundidad (Fig. 3). No se observó ningún patrón ( $P > 0,05$ ) del peso medio en relación a la profundidad en ambos periodos para las cinco especies de lenguados.

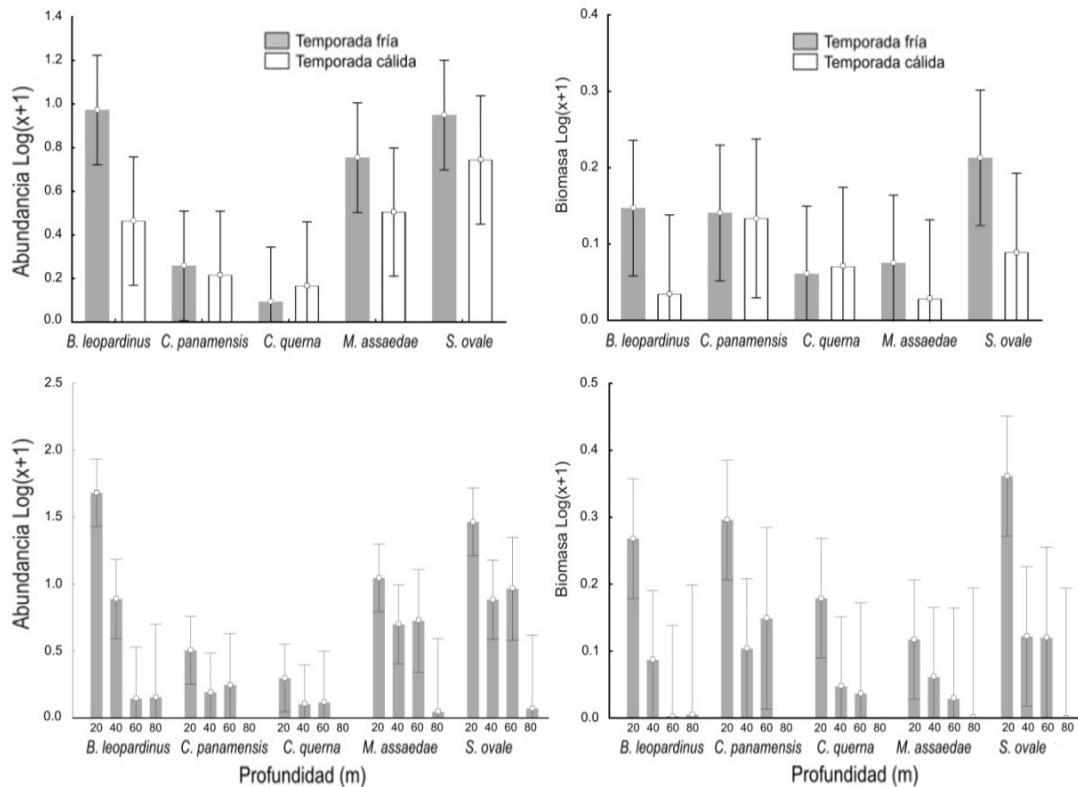
### Descripción de la dieta

El análisis del contenido estomacal se realizó con 1741 individuos de las cinco especies consideradas para este estudio, de los cuales sólo 883 (51,7%) presentaron algún tipo de presas dentro del estómago (Tabla 2). Todas las presas encontradas se agruparon en 50 categorías para estandarizar la comparación dentro de y entre las especies, identificando 24 categorías de crustáceos, 8 de moluscos, 12 de peces, 3 de poliquetos, restos de cnidarios, huevos y materia orgánica no identificada (Tabla 3).

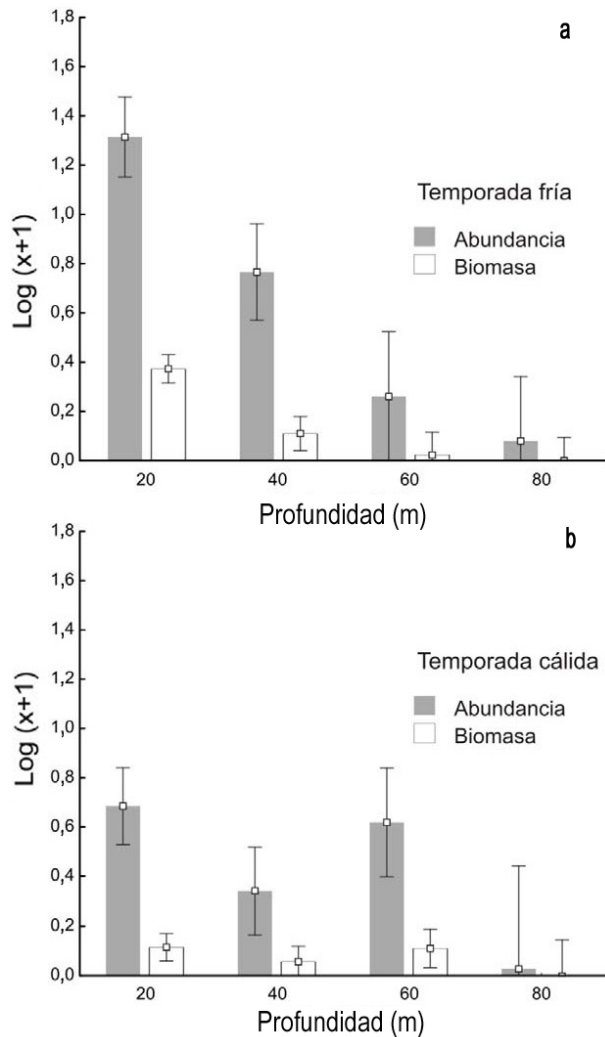
En *B. leopardinus* se analizaron 579 estómagos, pero sólo en 270 se encontraron presas. La dieta estuvo compuesta por 28 categorías, que en su mayoría fueron crustáceos, restos de peces y de poliquetos *n.i.* (no identificados) (87,3%, 8,7% y 2,1% del IIR total de la dieta respectivamente). Camarones carídeos de las familias Processidae y Ogyriidae, además de los camarones de la familia Penaeidae

**Tabla 1.** Resultados del análisis de varianza de la abundancia y biomasa de lenguados capturados de acuerdo a la especie, temporada de estudio y profundidad. En negrita se indican los valores significativos ( $P < 0,05$ ).

Abundancia	SC	gl	MS	F	P
Intercepto	60,16	1	60,16	135,53	< <b>0,00</b>
Época de estudio	2,01	1	2,01	4,53	<b>0,03</b>
Profundidad	29,90	3	9,97	22,45	< <b>0,00</b>
Especies	17,94	4	4,48	10,10	< <b>0,00</b>
Especies*Profundidad	10,70	3	3,57	8,03	< <b>0,00</b>
Época de estudio*Especies	2,25	4	0,56	1,27	0,28
Profundidad*Especies	13,97	12	1,16	2,62	< <b>0,00</b>
Época de estudio*Profundidad *Especies	5,05	12	0,42	0,95	0,50
Error	128,73	290	0,44		
Biomasa	SC	gl	MS	F	P
Intercepto	2,26	1	2,26	40,73	< <b>0,00</b>
Época de estudio	0,18	1	0,18	3,29	0,07
Profundidad	2,64	3	0,88	15,85	< <b>0,00</b>
Especies	0,35	4	0,09	1,57	0,18
Época de estudio*Profundidad	1,47	3	0,49	8,83	< <b>0,00</b>
Época de estudio*Especies	0,17	4	0,04	0,76	0,55
Profundidad*Especies	0,41	12	0,03	0,62	0,82
Época de estudio*Profundidad*Especies	1,26	12	0,10	1,89	<b>0,03</b>
Error	16,07	290	0,06		



**Figura 2.** Distribución temporal y batimétrica de la abundancia (ind ha<sup>-1</sup>) y biomasa (kg ha<sup>-1</sup>) de las especies de lenguado en el Pacífico central mexicano. Las líneas verticales segmentadas representan el error estándar.



**Figura 3.** Distribución batimétrica de la abundancia y la biomasa de las especies de lenguados en el Pacífico central mexicano durante la temporada fría (a) y cálida (b).

fueron los principales componentes de la dieta (Tabla 3). Durante el periodo cálido sus principales presas fueron los camarones carídeos y los peces, y en el periodo frío fueron los camarones carídeos y cangrejos (Fig. 4).

*C. panamensis* presentó una dieta compuesta por 24 categorías, principalmente peces y crustáceos. De esta especie se analizaron 95 estómagos de los cuales sólo en 81 se identificaron presas. Peces anguiliformes pequeños de la familia Nettastomatidae, fueron encontrados como la categoría más importante en la dieta, además de lenguados de la familia Bothidae y camarones penaeidos (Tabla 3). En el periodo cálido, los peces (Bothidae y peces *n.i.*) y camarones penaeidos fueron las presas de mayor importancia en la dieta, y en el periodo frío consumió peces anguili-

formes, cangrejos portúnidos y camarones penaeidos (Fig. 4).

En *C. querna* se analizaron 74 estómagos con alimento de los 165 colectados. La mayor parte de las entidades alimentarias fueron restos de peces no identificados (75,2%) del IIR, debido a su avanzado estado de digestión. Con menor representación fueron identificados carídeos de la familia Processidae y calamares (Loliginidae). En total, se cuantificaron 14 categorías para esta especie (Tabla 3). Esta especie en el periodo cálido consumió principalmente peces y camarones carídeos (Processidae) y en el periodo frío calamares y peces (Fig. 4).

Para *M. assaetae* se analizaron 329 estómagos de los cuales 117 presentaron contenido estomacal. La dieta se conformó principalmente de peces *n.i.*, algunos crustáceos y huevos de organismos no identificados (Tabla 3). En el periodo cálido consumió en mayor proporción peces y crustáceos, y en el periodo frío la dieta estuvo basada sólo en peces, donde se destacaron pequeños lenguados (Fig. 4).

En *S. ovale* se identificaron 30 categorías de presas en 341 estómagos de los 573 analizados. Los crustáceos fueron los más abundantes en la dieta (>91% del IIR total). Se identificaron, además, restos de peces no identificados y pequeños poliquetos. Estomatópodos de la familia Squillidae, carídeos de la familia Processidae, cangrejos portúnidos (Portunidae) y camarones penaeidos fueron los de mayor importancia en la dieta (Tabla 3). Esta especie no mostró cambios importantes en la dieta ya que es un consumidor de crustáceos en ambos periodos de análisis, sólo incrementó el consumo de estomatópodos del periodo cálido al frío y dejó de consumir camarones carídeos (Processidae) en el periodo frío para alimentarse de camarones penaeidos (Fig. 4).

Se consideró que el número de estómagos analizados es adecuado para describir la dieta de las cinco especies de lenguado, ya que las curvas acumuladas muestran una tendencia hacia la asíntota, con excepción de *C. panamensis* para el periodo cálido, para lo cual hubiera sido deseable un tamaño de muestra mayor (Fig. 5).

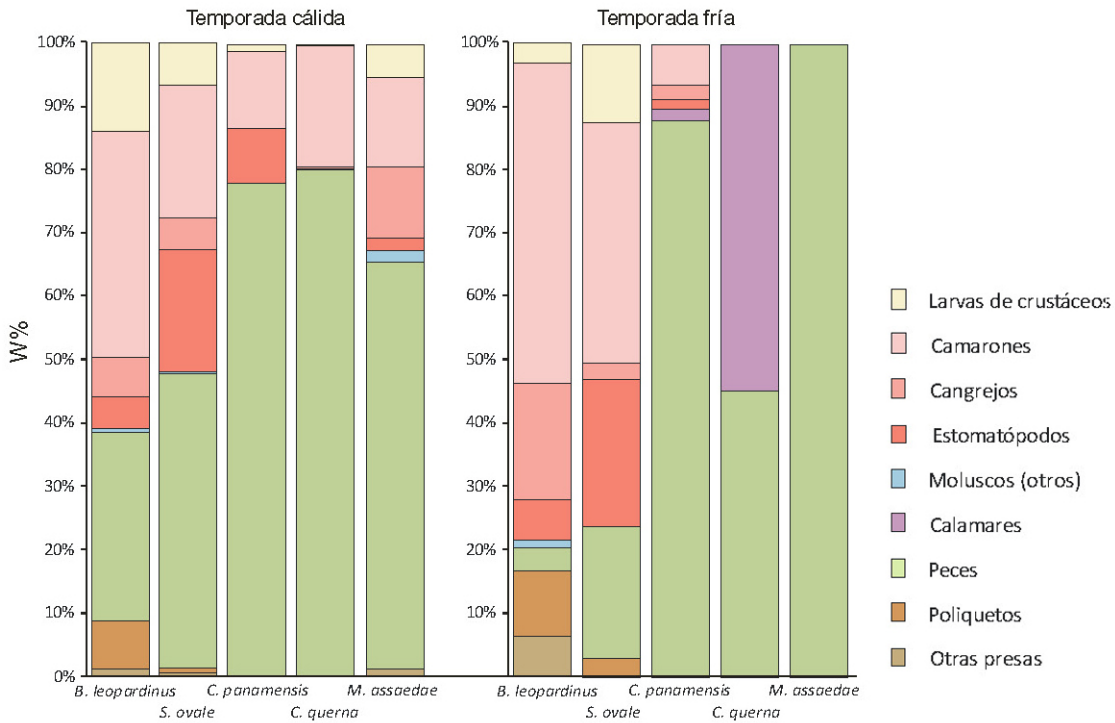
#### Amplitud de sub-nicho trófico y similitud de dietas

En las cinco especies de lenguados el número de categorías identificadas fue entre 22 y 30, a excepción de *C. querna* donde se identificaron 14. Sin embargo, los valores del Índice de Smith oscilaron entre 0,65 y 0,79, por lo cual las especies de lenguados analizadas presentan una estrategia alimentaria generalista. Estos resultados se observaron también para cada temporada, clases de talla y profundidad de captura en todas las especies (Fig. 6).

**Tabla 2.** Número de estómagos analizados de las cinco especies de lenguados para cada temporada de estudio, intervalo de talla (cm) y profundidad (m).

		<i>B. leopardinus</i>	<i>C. panamensis</i>	<i>C. querna</i>	<i>M. assaetae</i>	<i>S. ovale</i>
Temporada de estudio	Cálida	145	33	56	71	165
	Fría	125	48	18	46	176
Clases de talla	S	(< 7)115	(< 21)20	(< 21)31	(< 8)32	(< 9)87
	M	(7- 9)113	(21-34)9	(21-31)21	(8-10)53	(9-12)192
	L	(> 9)42	(> 34) 42	(> 31)22	(> 10)32	(> 12)62
Profundidad	20	164	46	67	39	77
	40	95	15	6	40	170
	60	11	20	1	38	94

\* Intervalos de talla en paréntesis, S (talla menor), M (talla media), L (Talla mayor)



**Figura 4.** Principales componentes alimentarios de las especies de lenguados para cada temporada de estudio.

En general, se observaron valores de superposición de dietas bajos a moderados, al compararse las especies de lenguados por grupos de talla y periodo del año (Tabla 4). Durante el periodo cálido se observaron 24 (23%) valores altos de superposición de dietas y 11 (10,5%) en el periodo frío. Durante el periodo cálido la especie con mayor número de traslapes importantes fue *M. assaetae*, cuya dieta se superpone con *B. leopardinus* y *S. ovale*. La mayor superposición de dietas en función de los grupos de talla dentro de las especies ocurre en ambos periodos, aunque durante el periodo frío, *B. leopardinus*, *C. panamensis* y *S. ovale*,

presentaron el mayor número de altos traslapes de dieta.

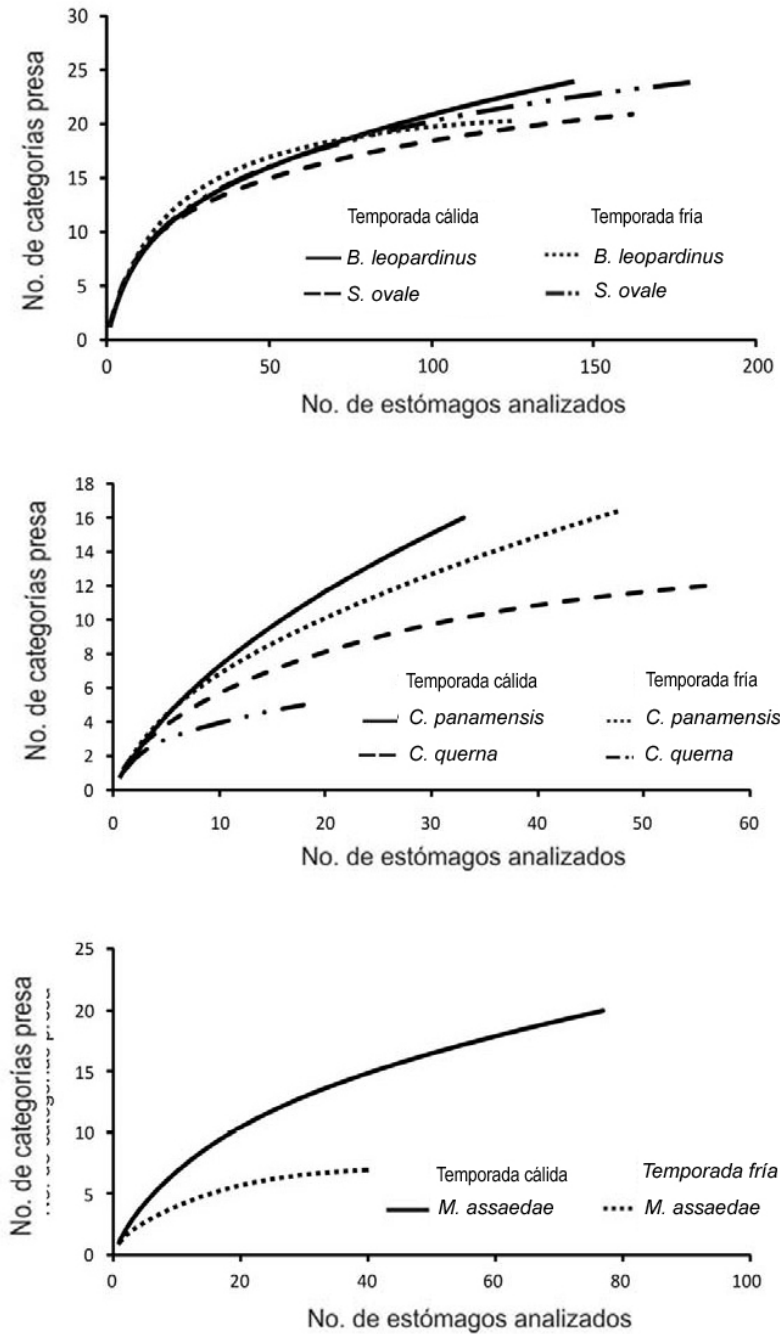
Con el análisis de clasificación numérico y la prueba SIMPROF se identificaron nueve estructuras tróficas estadísticamente significativas ( $P < 0,01$ ), las cuales no se explican de acuerdo a la especie y talla del depredador, estación del año y profundidad. Lo que explica este patrón de agregación es la afinidad de la dieta, la cual se define como: el grupo A es un consumidor de larvas de crustáceos (braquiuros y estomatópodos), los grupos E, F, G y H consumen principalmente categorías de cangrejos, camarones y

**Tabla 3.** Composición de la dieta de las cinco especies de lenguados en porcentajes de contribución de los índices numérico (N%), Peso (W%), frecuencia de ocurrencia (FO%) e importancia relativa (IIR%) de las categorías alimenticias en cada temporada de estudio. ni: no identificados.

Category	<i>Bothus leopárdinus</i>				<i>Cyclopsetta panamensis</i>				<i>Cyclopsetta querna</i>				<i>Monolene assaeda</i>				<i>S. ovale</i>							
	N%	W%	FO%	IIR%	N%	W%	FO%	IIR%	N%	W%	FO%	IIR%	N%	W%	FO%	IIR%	N%	W%	FO%	IIR%				
Crustáceos																								
Albuneidae	0,3	0,4	0,6	<0,1																				
Alpheidae																								
Amphipoda	2,1	0,8	2,5	0,4																				
Brachyura (Larvas)	6,3	6,8	5,3	4,1	1,7	0,1	2,3	0,2	1,1	<0,1	2,2	0,1	2,1	1,2	2,7	0,2	10,0	2,3	3,5	2,4	0,6	0,1	0,7	<0,1
Calappidae	0,6	1,3	0,9	0,1	0,8	0,1	1,1	<0,1	0,5	0,1	1,1	<0,1					0,6	0,6	0,7	<0,1				
Carideos n.i.	0,2	0,1	0,3	<0,1	1,7	0,1	2,3	0,2																
Crustáceos ni	7,1	11,3	13,7	15,0	0,8	<0,1	1,1	<0,1					2,5	0,6	6,3	0,5	11,6	7,9	17,1	18,9	0,2	0,1	0,2	<0,1
Diogenidae																								
Euryquillidae					0,8	0,4	1,1	0,1																
Gecarcinidae	0,2	0,1	0,3	<0,1									0,4	0,1	0,9	<0,1	0,6	0,3	0,9	0,1				
Isopoda	3,2	0,7	2,5	0,6	0,8	<0,1	1,1	<0,1	1,1	<0,1	2,2	0,1	2,8	0,4	5,4	0,5	0,3	<0,1	0,5	<0,1				
Leucosiidae	1,4	0,5	0,6	0,1																				
Mysida	15,2	0,6	0,3	0,3																				
Ogyrididae	11,7	8,2	10,0	11,8	0,8	0,1	1,1	<0,1	6,0	0,2	4,4	0,6	3,5	1,0	5,4	0,7	7,8	1,2	4,2	2,1				
Ostracoda	0,3	<0,1	0,3	<0,1																				
Palaemonidae																								
Penaeidae	0,6	2,8	1,2	0,3	16,9	8,7	10,3	10,6	4,9	3,6	8,9	1,7	0,7	2,2	1,8	0,1	0,2	0,3	0,2	<0,1				
Portunidae	12,2	10,9	10,9	15,0	13,6	1,7	10,3	6,3					1,1	0,5	2,7	0,1	4,7	11,4	6,5	5,9				
Processidae	18,9	16,2	17,4	36,5	1,7	0,1	2,3	0,2	29,1	3,3	16,7	12,4	1,1	1,0	2,7	0,2	17,2	4,2	10,2	12,4				
Sicyoniidae					0,8	1,7	1,1	0,1					0,4	0,1	0,9	<0,1	0,5	0,7	0,7	<0,1				
Solenoceridae					0,8	0,4	1,1	0,1									0,3	1,3	0,5	<0,1				
Squillidae	2,7	5,6	4,7	2,3	5,1	3,1	6,9	2,2	1,1	0,1	2,2	0,1					11,9	28,4	16,2	37,0				
Stomatopoda (Larvas)	1,3	3,8	2,5	0,8	0,8	0,4	1,1	0,1	0,5	<0,1	1,1	<0,1	1,4	3,5	3,6	0,5	5,8	7,5	8,1	6,1				
Xanthidae					2,5	0,4	1,1	0,1					1,8	3,1	4,5	0,6								
Molluscos																								
Cavolinidae	0,8	0,3	0,9	0,1									2,1	0,2	0,9	0,1								
Gasteropodos ni																	0,3	<0,1	0,5	<0,1				
Loliginidae					0,8	1,7	1,1	0,1	6,6	39,0	7,8	8,2												
Lucinidae																								
Mytilidae																								
Naticidae	1,1	0,3	1,9	0,2									0,4	0,1	0,9	<0,1								
Solemidae													0,7	0,3	0,9	<0,1								
Turritellidae	0,2	0,1	0,3	<0,1																				



Category	<i>Bothus leopardinus</i>			<i>Cyclopsetta panamensis</i>			<i>Cyclopsetta querna</i>			<i>Monolene assaetae</i>			<i>S. ovale</i>								
	N%	W%	FO%	IIR%	N%	W%	FO%	IIR%	N%	W%	FO%	IIR%	N%	W%	FO%	IIR%					
Peces																					
Achiridae					1,7	0,7	2,3	0,2	3,3	1,6	3,3	0,4									
Bothidae	0,2	9,4	0,3	0,2	6,8	13,8	8,0	6,6	3,3	6,0	2,2	0,5	1,8	14,8	4,5	2,1	0,2	0,7	0,2	<0,1	
Bregmacerotidae					1,7	1,7	2,3	0,3					0,4	1,8	0,9	0,1					
Congridae					2,5	7,4	2,3	0,9													
Cynoglossidae					24,6	42,9	23,0	61,8					0,7	2,7	1,8	0,2	1,3	7,2	1,6	0,8	
Nettastomatidae	0,2	0,2	0,3	<0,1									0,7	6,0	1,8	0,3	0,5	1,0	0,5	<0,1	
Ophidiidae					0,8	3,5	1,1	0,2	1,1	13,2	2,2	0,7	0,7	7,1	1,8	0,4	0,2	0,3	0,2	<0,1	
Paralichthyidae					10,2	7,2	13,8	9,5	40,7	32,9	44,4	75,2	18,7	51,4	47,7	92,2	4,4	11,2	6,5	5,7	
Peces ni	4,8	10,5	9,3	8,5									0,3	4,2	0,2	0,1					
Sciaenidae																					
Serranidae					0,8	4,0	1,1	0,2					0,7	1,8	0,9	0,1					
Syngnathidae																					
Anélidos																					
Amphinomidae	3,4	1,0	3,4	0,9																	
Poliquetos ni	2,6	4,3	5,0	2,1																	
Serpullidae	1,3	2,4	2,5	0,5					0,5	<0,1	1,1	<0,1									
Anemona	0,2	0,1	0,3	<0,1																	
Huevos ni																					
MONI	1,1	1,3	1,6	0,2									55,5	0,2	0,9	1,4					
																	1,3	0,7	1,9	0,2	

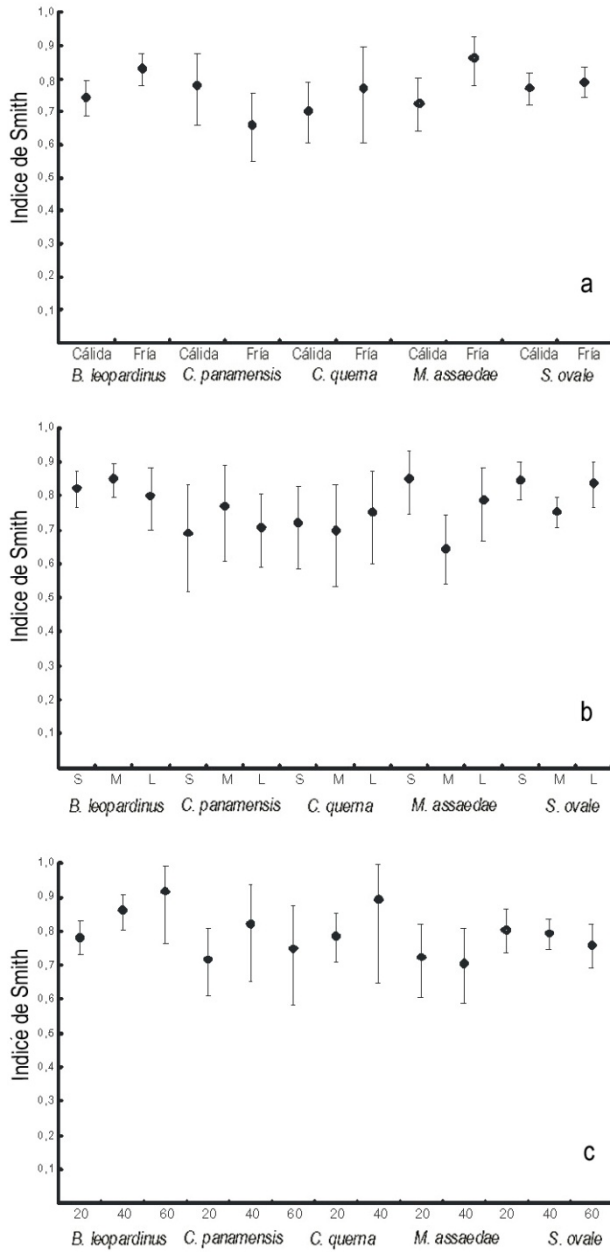


**Figura 5.** Curvas acumuladas de presas generadas al azar con 50 remuestreos para cada especie de lenguado y temporada de estudio.

estomatópodos, los grupo B, C y D son principalmente consumidoras de peces y algunas categorías de camarones y estomatópodos, y el grupo I son consumidores principalmente de peces (Fig. 7). El escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) muestra un patrón de ordenamiento consistente con el análisis SIMPROF.

## DISCUSIÓN

Los lenguados son especies que están íntimamente relacionadas con las comunidades de fondos blandos en su fase juvenil y adulto, ya que su morfología típica los vincula a este sustrato y al componente bentónico para su alimentación (Gibson & Robb, 1992), esto



**Figura 6.** Valores promedio del índice de Smith ( $\pm$  95% Intervalo de confianza). a) Temporada, b) grupo de talla (ver Tabla 2), c) profundidad.

pudo ser constatado en los resultados de este trabajo. En la zona de estudio, las especies de lenguados se encuentran preferentemente distribuidas entre 20 y 60 m de profundidad, y alcanzan las mayores abundancias y biomásas a 20 m, disminuyendo estos valores en función de la profundidad. La distribución de biomasa y abundancia es congruente con lo reportado por González-Sansón *et al.* (1997) y Rodríguez-Ibarra (2006), en un estudio previo a este trabajo, para la misma área de estudio una década atrás.

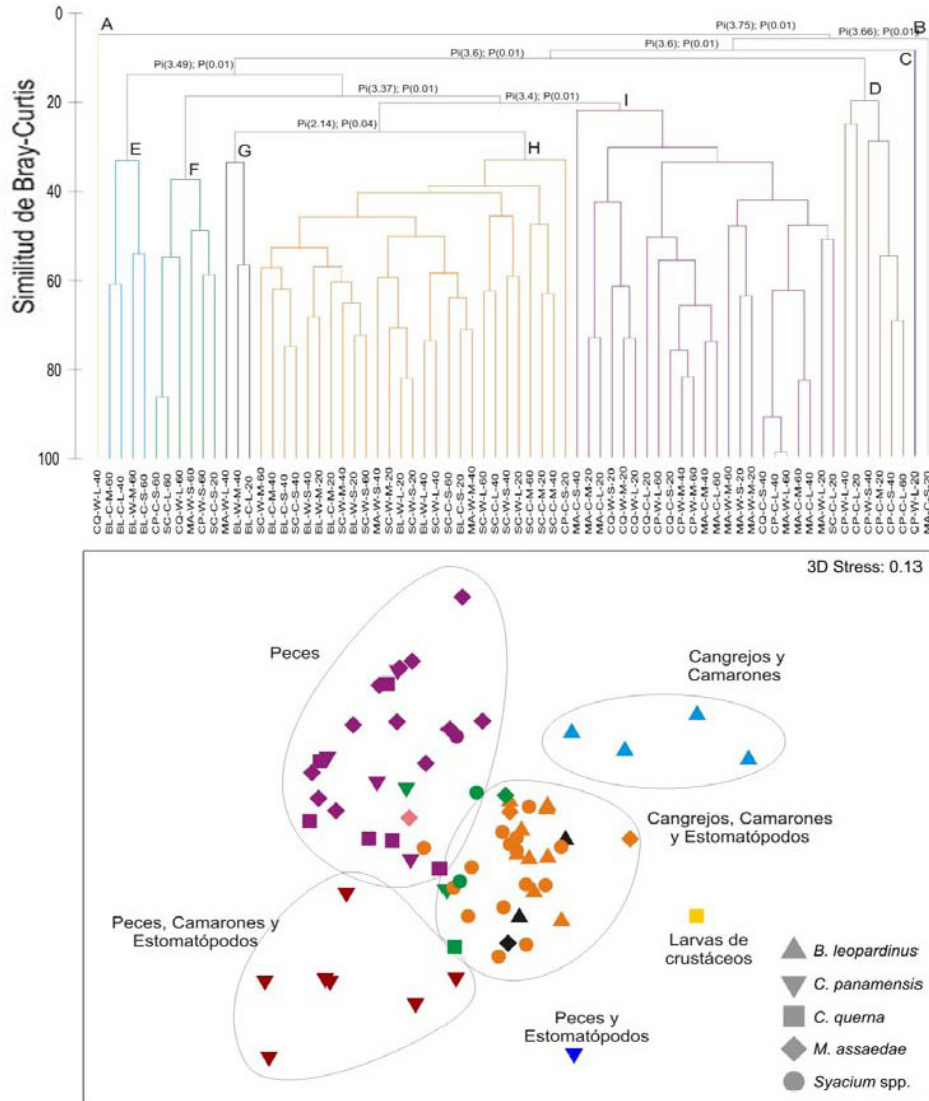
Las especies de lenguados consideradas en este estudio son consumidoras de crustáceos y peces. *M. assaetae*, *C. panamensis* y *C. querna*, tienen a los peces como las principales presas que consumen, aunque todas incluyan a los crustáceos en su dieta. *B. leopardinus* y *S. ovale*, son consumidores de microcrustáceos y en menor proporción de peces. Amezcua & Portillo (2010) reportan a *C. panamensis* como un consumidor activo de crustáceos y peces, aunque muestra preferencia por los primeros. La estrategia alimentaria de la mayoría de las especies de lenguados es oportunista-generalista (Beyst *et al.*, 1999; Cabral *et al.*, 2002; Marques *et al.*, 2009; Esposito *et al.*, 2010), ya que son capaces de aprovechar los recursos presentes durante los periodos de alimentación sin discriminar en absoluto el alimento, aunque algunas especies se especialicen en ciertos tipos de presas (Darnaude *et al.*, 2001; Norbis & Galli, 2004; Latour *et al.*, 2008; Teixeira *et al.*, 2010). Estas conductas se sujetan a la disponibilidad de alimento y a la capacidad de las especies para capturar su alimento (Carlson *et al.*, 1997; Beyst *et al.*, 1999; Cabral *et al.*, 2002; Hourston *et al.*, 2004; Sá *et al.*, 2006; Tomiyama *et al.*, 2007).

Diferencias alimentarias relacionadas con los cambios ontogénicos son comúnmente observadas para las especies de lenguados, ya que los cambios morfológicos en las estructuras relacionadas con la alimentación son los responsables de los cambios en las dietas de las especies al incrementar la talla (Aarnio *et al.*, 1996; Rivera-Prisco *et al.*, 2001; Latour *et al.*, 2008; Marques *et al.*, 2009; Carpenteri *et al.*, 2010; Teixeira *et al.*, 2010). Sin embargo, en las especies de lenguados analizadas, no se observaron cambios ontogénicos que evidenciaran un incremento en la capacidad de captura de presas y de una boca más grande y robusta, con el incremento de talla del depredador. En algunas especies de lenguados estos cambios ontogénicos se relacionan con el incremento de nuevas presas en la dieta, ya que los organismos pequeños consumen microcrustáceos y poliquetos, las tallas medianas y grandes incrementan el número de presas e incorporan moluscos en su dieta (Stehlik & Meise, 2000). Los depredadores conforme van creciendo son capaces de modificar la boca y sus habilidades para capturar presas de mayor tamaño y valor energético. A mayor talla, las posibilidades de competencia por los recursos se reducen considerablemente y la competencia interespecífica en las tallas pequeñas puede aumentar (Piet *et al.*, 1998). Los resultados obtenidos muestran algunos cambios en la preferencia del alimento respecto al crecimiento, sin embargo no se presentó, de acuerdo a la secuencia esperada, crustáceos, crustáceos-peces, peces. De he-

**Tabla 4.** Valores de superposición de dieta del índice de Pianka entre especies de lenguados por grupo de talla y temporada de estudio. En negrita se indican los valores significativos.

Clases de talla	Temporada cálida															
	<i>B. leopardinus</i>			<i>C. panamensis</i>			<i>C. querna</i>			<i>M. assaetae</i>			<i>S. ovale</i>			
	S	M	L	S	M	L	S	M	L	S	M	L	S	M	L	
<i>B. leopardinus</i>	S	*	0,41	<b>0,61</b>	0,09	0,24	0,07	0,54	0,45	0,12	0,49	0,46	0,45	<b>0,67</b>	0,47	0,51
	M	<b>0,68</b>	*	0,27	0,14	<b>0,79</b>	0,58	0,30	0,17	0,06	0,23	0,18	0,22	0,29	0,26	0,20
	L	<b>0,75</b>	<b>0,63</b>	*	0,12	0,33	0,16	0,59	0,59	0,17	<b>0,69</b>	<b>0,64</b>	<b>0,69</b>	<b>0,63</b>	0,54	<b>0,72</b>
	S	0,09	0,14	0,01	*	0,11	0,06	<b>0,63</b>	0,19	0,14	0,50	0,20	0,18	0,21	0,16	0,21
<i>C. panamensis</i>	M	0,15	0,04	0,00	<b>0,79</b>	*	0,59	0,42	0,51	0,15	0,47	0,54	0,51	0,14	0,10	0,51
	L	0,05	0,05	0,00	<b>0,92</b>	<b>0,71</b>	*	0,09	0,09	0,03	0,11	0,12	0,09	0,33	0,33	0,34
	S	0,06	0,03	0,00	0,00	0,00	0,08	*	<b>0,77</b>	0,30	<b>0,84</b>	<b>0,77</b>	<b>0,74</b>	0,41	0,36	<b>0,76</b>
<i>C. querna</i>	M	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	*	0,59	<b>0,80</b>	<b>0,92</b>	<b>0,87</b>	0,27	0,20	<b>0,87</b>
	L	0,08	0,03	0,00	0,00	0,00	0,13	0,42	0,00	*	0,26	0,27	0,25	0,08	0,06	0,25
	S	0,03	0,02	0,04	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	*	<b>0,86</b>	0,83	0,40	0,27	<b>0,83</b>
<i>M. assaetae</i>	M	0,14	0,06	0,00	0,11	0,24	0,37	0,36	0,00	0,33	0,48	*	0,94	0,29	0,24	<b>0,94</b>
	L	0,18	0,07	0,00	0,00	0,05	0,25	0,46	0,00	0,42	0,18	<b>0,88</b>	*	0,27	0,22	<b>0,90</b>
	S	0,47	0,42	0,12	0,13	0,18	0,16	0,22	0,00	0,26	0,00	0,49	0,61	*	0,59	0,46
<i>S. ovale</i>	M	0,42	0,39	0,11	0,15	0,26	0,08	0,16	0,00	0,11	0,00	0,22	0,25	<b>0,83</b>	*	0,38
	L	0,36	0,27	0,05	0,52	0,57	0,42	0,07	0,00	0,08	0,00	0,20	0,21	<b>0,73</b>	<b>0,86</b>	*

Temporada fría



**Figura 7.** Resultados del análisis de clasificación numérico y prueba SIMPROF (arriba), y nMDS (abajo) con la similitud de las dietas de acuerdo a las especies de lenguados, temporada de estudio, talla y profundidad. Los valores en el dendrograma presentan la significancia en la formación de los grupos. Las claves que identifican las muestras están definidas por especie (CQ: *C. querna*, BL: *B. leopardinus*, CP: *C. panamensis*, SO: *S. ovale*, MA: *M. assaetae*), temporada de estudio (W cálido, C frío), grupo de talla (L mayor, M media, S menor), y profundidad (20, 40 y 60 m). Las muestras que denotan la formación de grupos significativos por colores en el dendrograma, se corresponden en el nMDS.

cho, las tallas menores de *C. panamensis* en el periodo cálido mostraron preferencia por los crustáceos y peces, mientras que las tallas medianas y grandes principalmente por los crustáceos. Las tallas pequeñas y medianas de *C. querna* y *M. assaetae* en el periodo cálido basan su dieta en los peces, mientras que las grandes consumen crustáceos y peces.

La presencia de estadios juveniles, subadultos y adultos en el área de estudio, sin un patrón aparente de segregación espacial, y la ausencia de cambios onto-

génicos importantes en la dieta, hacen esperar una interacción competitiva más intensa, la cual no se evidencia ante los valores moderados de superposición de las dietas. La ocurrencia en altas densidades de juveniles de peces en hábitats costeros podría indicar la necesidad de una partición de recursos por parte de las asociaciones de peces; algunos autores indican que la partición de los recursos tróficos no solo es común, sino que determina el patrón de ocupación de los hábitats y de la estructura de las comunidades de peces

(Schoener, 1974; Ross, 1986). El comportamiento alimentario de los lenguados, se enfoca principalmente en la disponibilidad de los recursos en las estaciones del año y la capacidad de captura de presas de cada especie (De Raedemaeker *et al.*, 2011). El uso de una alta diversidad de presas en la dieta de los lenguados podría reducir interacciones competitivas entre las especies (Beyst *et al.*, 1999; Amara *et al.*, 2001; Guedes & Araújo, 2008). Varios autores indican que la partición del alimento es muy común, y es más importante que la partición del hábitat en la estructura de la asociación de peces (Schoener, 1974; Ross, 1986). Sin embargo, la partición del alimento se observa cuando los recursos son limitados y, por tanto, una competencia potencial es esperada (Thorman & Wiederholm, 1986; Putman, 1994; Cabral *et al.*, 2002). De acuerdo con Beyst *et al.* (1999), Cabral (2000) y Darnaude *et al.* (2001), la alta superposición del nicho no necesariamente implica competencia interespecífica, mientras los recursos no sean limitantes, como sucede en algunas asociaciones costeras donde las principales presas son también las especies más abundantes.

En la zona de estudio, las comunidades de macroinvertebrados bentónicos no presentan variación estacional en la abundancia y biomasa, pero tienen desplazamientos en el gradiente batimétrico a lo largo del año; van hacia aguas más someras en la época fría (20-40 m) y regresan a mayor profundidad en la época cálida (60 m) (Godínez-Domínguez & González-Sansón, 1998). Además, la riqueza de las especies de presas es mayor en las profundidades someras (20-40 m) (Godínez-Domínguez *et al.*, 2009). Las especies de lenguados analizadas en este trabajo, al igual que otras especies de peces estudiadas en la misma zona (Flores-Ortega *et al.*, 2010, 2011), se supone tienden a consumir los recursos disponibles y abundantes. Sin embargo, la distribución temporal y espacial de las especies de lenguados no se explica completamente por los patrones de distribución estacional de las presas, aunque queda evidencia que la disponibilidad del alimento no parece ser un factor limitante, y que la competencia por alimento no sería un factor influyente en la comunidad de peces de fondos blandos de bahía de Navidad. La estrategia generalista-oportunista que presentan estas especies, al consumir una gran diversidad de presas disponibles en el medio, les permite eludir la competencia por los recursos y así evitar la competencia intra e interespecíficas.

## REFERENCIAS

Aarnio, K., E. Bonsdorff & N. Rosenback. 1996. Food and feeding habits of juvenile flounder *Platichthys*

*flesus* and turbot *Scophthalmus maximus* in the Aland Archipelago, northern Baltic Sea. *J. Sea Res.*, 36: 311-320.

Aguilar-Palomino, B. & G. González-Sansón. 2010. Composición y superposición de dietas en cuatro especies de *Diplectrum* (Perciformes: Serranidae) en el Pacífico central mexicano. *Rev. Biol. Trop.*, 58(4): 1189-1198.

Amara, R., K. Mahé, O. LePape & N. Desdoy. 2004. Growth, feeding and distribution of the solenette *Buglossidium luteum* with particular reference to its habitat preference. *J. Sea Res.*, 51: 211-217.

Amara, R., P. Laffargue, J.M. Dewarumez, C. Maryniak, F. Lagardere & C. Luzac. 2001. Feeding ecology and growth of 0-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (southern Bight of the North Sea). *J. Fish Biol.*, 58: 788-803.

Amezcuca, F. & A. Portillo. 2010. Hábitos alimenticios del lenguado panámico *Cyclopsetta panamensis* (Paralichthyidae) en el sureste del golfo de California. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 45(2): 335-340.

Amezcuca, F., Y. Martínez-Tovar & F. Amezcuca-Linares. 2006. Use of otoliths to determine age and growth of a tropical flatfish *Cyclopsetta querna* (Paralichthyidae) from the southeast coast of the Gulf of California, Mexico. *Ichthyol. Res.*, 53(1): 70-74.

Beyst, B., A. Cattrijsse & J. Mees. 1999. Feeding ecology of juvenile flatfishes of the surf zone of a sandy beach. *J. Fish Biol.*, 55: 1171-1186.

Cabral, H.N. 2000. Distribution and abundance patterns of flatfishes in the Sado estuary, Portugal. *Estuaries*, 23: 351-358.

Cabral, H.N., M. Lopes & R. Loeper. 2002. Trophic niche overlap between flatfishes in a nursery area on the Portuguese coast. *Sci. Mar.*, 66(3): 293-300.

Carlson, J.K., T.A. Randall & M.E. Mroczka. 1997. Feeding habits of winter flounder (*Pleuronectes americanus*) in a habitat exposed to anthropogenic disturbance. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 21: 65-73.

Carpentieri, P., T. Cantarelli, F. Colloca, A. Criscoli & G. Ardizzone. 2010. Feeding behaviour and daily rations of the spotted flounder *Citharus linguatula* (Osteichthyes: Pleuronectiformes) in the central Tyrrhenian Sea. *Sci. Mar.*, 74(4): 659-667.

Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.*, 18: 117-143.

Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2004. PRIMER v5: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth Marine Laboratory, U.K., 190 pp.

Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E, Plymouth Marine Laboratory, U.K., 176 pp.

- Clarke, K.R., P.J. Somerfield & R.N. Gorley. 2008. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 366: 56-69.
- Colwell, R.K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and Application published at <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 726-738.
- Darnaude, A.M., M.L. Harmelin-Vivien & C. Salen-Picard. 2001. Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 81: 119-127.
- De Raedemaeker, F., I. O'Connor, D. Brophy & A. Black. 2011. Macrobenthic prey availability and the potential for food competition between 0 year group *Pleuronectes platessa* and *Limanda limanda*. *J. Fish Biol.*, 79: 1918-1939.
- Esposito, V., L. Castriota, P. Consoli, T. Romeo, M. Falautano & F. Andaloro. 2010. Feeding habits and selectivity of the wide-eyed flounder, *Bothus podas* (Delaroche, 1809) (Bothidae) from the southern Tyrrhenian Sea. *Mar. Biol. Res.*, 6: 496-502.
- Fairchild, E.A., J. Sulikowski, N. Rennels, W.H. Howell & C.W.D. Gurshin. 2008. Distribution of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, in the Hampton-Seabrook Estuary, New Hampshire: observations from a field study. *Estuaries Coasts*, 31: 1158-1173.
- Filonov, A.E., I.E. Tereshchenko, C.O. Monzón, M.E. González-Ruelas & E. Godínez-Domínguez. 2000. Variabilidad estacional de los campos de temperatura y salinidad en la zona costera de los estados de Jalisco y Colima, México. *Cienc. Mar.*, 26: 303-321.
- Flores-Ortega, J.R., E. Godínez-Domínguez, G. González-Sansón, J.A. Rojo-Vázquez, A. Corgos & M.A. Morales-Jáuregui. 2011. Feeding habits of three round stingrays (Rajiformes: Urotrygonidae) in the central Mexican Pacific. *Cienc. Mar.*, 37: 279-291.
- Flores-Ortega, J.R., E. Godínez-Domínguez, J.A. Rojo-Vázquez, A. Corgos, V.H. Galván-Piña & G. González-Sansón. 2010. Interacciones tróficas de las seis especies de peces más abundantes en la pesquería artesanal en dos bahías del Pacífico Central Mexicano. *Rev. Biol. Trop.*, 58(1): 383-397.
- Franco-Gordo, C., E. Suárez-Morales, E. Godínez-Domínguez & R. Flores-Vargas. 2001a. A seasonal survey of the fish larvae community of the central Pacific coast of México. *Bull. Mar. Sci.*, 68: 383-396.
- Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez & E. Suárez-Morales. 2001b. Zooplankton biomass variability in the Mexican Eastern tropical Pacific. *Pac. Sci.*, 55: 191-202.
- Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez & E. Suárez-Morales. 2003. Zooplankton diversity in the Central Mexican Pacific. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 57: 111-121.
- Freitas, V., S. Costa-Dias, J. Campos, A. Bio, P. Santos & C. Antunes. 2009. Patterns in abundance and distribution of juvenile flounder, *Platichthys flesus*, in Minho estuary (NW Iberian Peninsula). *Aquat. Ecol.*, 43: 1143-1153.
- Gibson, R.N. & L. Robb. 1992. The relationship between body size, sediment grain size and the burying ability of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J. Fish Biol.*, 40: 771-778.
- Gibson, R.N. 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *J. Sea Res.*, 32: 191-206.
- Gibson, R.N. 2005. Flatfishes: biology and exploitation. Blackwell, Oxford, 391 pp.
- Godínez-Domínguez, E., J. Rojo-Vázquez, V. Galván-Piña & B. Aguilar-Palomino. 2000. Changes in the structure of a coastal fish assemblage exploited by a small scale gillnet fishery during an El Niño-La Niña event. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 51: 773-787.
- Godínez-Domínguez, E., J. Freire, C. Franco-Gordo & G. González-Sansón. 2009. Decomposing diversity patterns of a soft-bottom macro invertebrate community in the tropical eastern Pacific. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 89: 31-38.
- Godínez-Domínguez, E. & G. González-Sansón. 1998. Variación de los patrones de distribución batimétrica de la fauna macro bentónica en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Cienc. Mar.*, 24(3): 337-351.
- González-Sansón, G., B. Aguilar-Palomino, J. Arciniega-Flores, R. García de Quevedo-Machaín, E. Godínez-Domínguez, V. Landa-Jaime, J. Mariscal-Romero, J.E. Michel-Morfín & M. Saucedo-Lozano. 1997. Variación espacial de la abundancia de la fauna de fondos blandos en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México (Primavera, 1995). *Cienc. Mar.*, 23: 93-110.
- Guedes, A.P.P. & F.G. Araújo. 2008. Trophic resource partitioning among five flatfish species (Actinopterygii, Pleuronectiformes) in a tropical bay in south-eastern Brazil. *J. Fish Biol.*, 72(4): 1035-1054.
- Hourston, M., M.E. Platell, F.J. Valesini & I.C. Potter. 2004. Factors influencing the diets of four morpho-

- logically divergent fish species in nearshore marine waters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 84: 805-817.
- Howell, P.T., D.R. Molnar & R.B. Harris. 1999. Juvenile winter flounder distribution by habitat type. *Estuaries*, 22(4): 1090-1095.
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: a review. *Prog. Oceanogr.*, 69: 181-217.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology*. Addison-Wesley Educational Publishers, Menlo Park, CA., 620 pp.
- Langton, R.W. 1982. Diet overlap between Atlantic cod, *Gadus morhua*, silver hake, *Merluccius bilinearis*, and fifteen other northwest Atlantic finfish. *Fish. Bull.*, 80: 745-759.
- Latour, R.J., J. Gartland, C.F. Bonzek & R.A. Johnson. 2008. The trophic dynamics of summer flounder (*Paralichthys dentatus*) in Chesapeake Bay. *Fish. Bull.*, 106: 47-57.
- Link, J.S., W.T. Stockhausen & E.T. Methratta. 2006. Food-web theory in marine ecosystems. In: A. Belgrano, U.M. Scharler, J. Dunne & R.E. Ulanowicz (eds.). *Aquatic food webs. An ecosystem approach*. Oxford University Press, Oxford, pp. 98-113.
- López-Martínez, J., E. Herrera-Valdivia, J. Rodríguez-Romero & S. Hernández-Vázquez. 2010. Peces de la fauna de acompañamiento en la pesca industrial de camarón en el golfo de California, México. *Rev. Biol. Trop.*, 58(3): 925-942.
- Marques, J.F., C.M. Teixeira, A. Pinheiro, K. Peschke & H.N. Cabral. 2009. A multivariate approach to the feeding ecology of the Channel flounder, *Syacium micrumum* (Pisces, Pleuronectiformes), in Cape Verde, Eastern Atlantic. *Cienc. Mar.*, 35(1): 15-27.
- Norbis, W. & O. Galli. 2004. Hábitos de alimentación del lenguado *Paralichthys orbignyanus* (Valenciennes, 1842) en una laguna costera somera del Atlántico Sur: Rocha, Uruguay. *Cienc. Mar.*, 30(4): 619-626.
- Pacheco, S.P. 1991. Oceanografía física. In: G. de la Lanza (ed.). *Oceanografía de los mares mexicanos*. AGT, México, pp. 151-159.
- Pérez-España, H., M. Saucedo-Lozano & A.R. Raymundo-Huizar. 2005. Trophic ecology of demersal fishes from the Pacific shelf off central Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 77(11): 19-31.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 53-74.
- Piet, G.J., A.B. Pfisterer & A.D. Rijnsdorp. 1998. On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *J. Sea Res.*, 40: 143-152.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant & I.L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Calif. Fish Game, Fish. Bull.*, 152: 1-105.
- Putman, R.J. 1994. *Community ecology*. Chapman & Hall, London, 178 pp.
- Raymundo-Huizar, A.R. & M. Saucedo-Lozano. 2008. Hábitos alimentarios del pez trígido *Prionotus ruscarius* (Gilbert & Starks, 1904) durante 1996, en las costas de Jalisco y Colima, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 43(1): 7-15.
- Raymundo-Huizar, A.R. & X. Chiappa-Carrara. 2000. Hábitos alimentarios de *Diodon histrix* y *Diodon holocanthus* (Pisces: Diodontidae), en las costas de Jalisco y Colima, México. *Bol. Centro Invest. Biol.*, 34(2): 181-210.
- Raymundo-Huizar, A.R., H. Pérez-España, M. Mascaró & X. Chiappa-Carrara. 2005. Feeding habits of the dwarf weakfish (*Cynoscion nannus*) off the coasts of Jalisco and Colima, Mexico. *Fish. Bull.*, 103: 453-460.
- Rivera-Prisco, A., S.B. García de la Rosa & J.M. Díaz de Astrola. 2001. Feeding ecology of flatfish juveniles (Pleuronectiformes) in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Buenos Aires, Argentina. *Estuaries*, 24: 917-925.
- Rodríguez-Ibarra, L.E. 2006. Distribución y abundancia de los lenguados en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México (1995-1996). In: M.C. Jiménez-Quiroz & E. Espino-Barr (eds.). *Los recursos marinos y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. INP-SAGARPA, México, pp. 196-208.
- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 1986: 352-388.
- Sá, R., C. Bexiga, P. Veiga, L. Vieira & K. Erzini. 2006. Feeding ecology and trophic of fish species in the lower Guadiana River Estuary and Castro Marim e Vila Real de Santo António Salt Marh. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 70: 19-26.
- Saucedo-Lozano, M. & X. Chiappa-Carrara. 2000. Alimentación natural de juveniles de *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae), en las costas de Jalisco y Colima, México. *Bol. Centro Invest. Biol.*, 34(2): 159-180.
- Saucedo-Lozano, M., G. González-Sansón & X. Chiappa-Carrara. 1999. Alimentación natural de *Lutjanus peru* (Nichols & Murphy, 1922) (Lutjanidae: Perciformes), en las costas de Jalisco y Colima, México. *Cienc. Mar.*, 25(3): 381-400.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Schückel, S., A.F. Sell, I. Kröncke & H. Reiss. 2012. Diet overlap among flatfish species in the southern North Sea. *J. Fish Biol.*, 80(7): 2571-2594.



- Smith, E.P. 1982. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology*, 63: 1675-1681.
- Stehlik, L.L. & C.J. Meise. 2000. Diet of winter flounder in a New Jersey estuary: ontogenetic change and spatial variation. *Estuaries*, 23(3): 381-391.
- Teixeira, C.M., M.I. Batista & H.N. Cabral. 2010. Diet, growth and reproduction of four flatfishes on the Portugal coast. *Sci. Mar.*, 74(2): 223-233.
- Thorman, S. & A.M. Wiederholm. 1986. Food, habitat and time niches in a coastal fish species assemblage in a brackish water bay in the Bothnian Sea, Sweden. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 95: 67-86.
- Tomiyama, T., M. Omori & T. Minami. 2007. Feeding and growth of juvenile stone flounder in estuaries: generality and the importance of sublethal tissue cropping of benthic invertebrates. *Mar. Biol.*, 151: 365-376.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance.* Cambridge University Press, Cambridge, 504 pp.
- Valadez-González, C., B. Aguilar-Palomino & S. Hernández-Vázquez. 2000. Dieta de la raya (*Narcine entemedor*) en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Bol. Centro Invest. Biol.*, 34(1): 1-20.
- Valadez-González, C., B. Aguilar-Palomino & S. Hernández-Vázquez. 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urobatis halleri* (Cooper, 1863) (Chondrichthyes: Urolophidae) capturada en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Cienc. Mar.*, 27: 91-104.
- Vázquez-Hurtado, M., M. Maldonado-García, C.H. Lechuga-Devéze, H. Acosta-Salmón & A. Ortega-Rubio. 2010. Artisanal fisheries in La Paz Bay and adjacent oceanic area (Gulf of California, Mexico). *Cienc. Mar.*, 36(4): 433-444.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis.* Prentice Hall, New Jersey, 662 pp.

*Received: 5 September 2012; Accepted: 23 May 2013*