

Hábitos alimenticios del lenguado panámico *Cyclopsetta panamensis* (Paralichthyidae) en el Sureste del Golfo de California

Feeding habits of the Panamic flounder *Cyclopsetta panamensis* (Paralichthyidae) of the SE Gulf of California

Felipe Amezcua¹ y Alfonso Portillo²

¹Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Joel Montes Camarena s/n. Mazatlán, Sinaloa 82040, México. famezcua@ola.icmyl.unam.mx

²Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, Paseo Claussen s/n. Mazatlán, Sinaloa 82000, México

Abstract. - The feeding habits of the Panamic flounder *Cyclopsetta panamensis* caught in the SE Gulf of California were studied. The specimens were collected by demersal fish surveys during the years 2004-2008. The panamic flounder is a predator focusing mainly on crustaceans inhabiting the bottom belonging to Squillidae and Penaeidae. The diet of the Panamic flounder did not vary significantly according to depth or sex, and not size related variations in the diet composition were observed. Based on the TROPH value, the Panamic flounder can be considered as a top carnivore from the demersal community in the Gulf of California.

Key words: Diet, trophic niche, multivariate analyses, trophic level

INTRODUCCIÓN

La alimentación es una actividad importante en los organismos que de manera directa o indirecta es determinante en la madurez, reproducción y mortalidad de las especies (Wootton 1990). La información obtenida de los estudios de alimentación puede ser integrada a estudios de investigación pesquera mediante la incorporación de modelos pesqueros que consideren un manejo ecosistémico de los recursos (Jennings *et al.* 2001), mejorando el conocimiento ecológico de las comunidades, como la repartición de recursos, competencia, relaciones depredador-presa y selección del hábitat, (*e.g.*, Harmelin-Vivien *et al.* 1989, Golani & Galil 1991, Stergiou & Fourtouni 1991, Hughes 1997, Labropoulou *et al.* 1997, Labropoulou & Machias 1998, Pauly 2000, Scharf *et al.* 2000). Por otro lado, el conocimiento de la dieta de las especies explotadas, aporta elementos básicos para un manejo adecuado de sus capturas y su entorno (Pauly & Christensen 2000, Pauly & Sala 2000), si se considera que los modelos y estrategias tradicionales del manejo de pesquerías han fallado (*e.g.*, De La Mare 1998, Beverton 1998, Stokes *et al.* 1999, Stergiou 2002), debido a la gran diversidad y complejidad de efectos que la pesca causa en las historias de vida de las especies, poblaciones, comunidades y el ecosistema en general (*e.g.*, Jennings & Kaiser 1998, Jennings *et al.* 2001, Stergiou 2002), por lo tanto, conocer las presas y

cantidades consumidas por las especies sería un paso principal para el desarrollo de modelos ecosistémicos.

El lenguado panámico, *Cyclopsetta panamensis* (Steindachner, 1876), se distribuye en aguas tropicales y subtropicales del Pacífico Oriental (Golfo de California hasta Perú) (Allen & Robertson 1994), habita fondos arenosos, en profundidades de hasta 50 m pero puede ser encontrada hasta los 100 m (Amezcua-Linares 2009). Es una especie biológicamente poco conocida (Reichert *et al.* 2000), pero que constituye un recurso pesquero en México. Esta especie se captura con redes de enmalle por la flota artesanal (Fischer *et al.* 1995, Amezcua-Linares 2009) y con redes de arrastre como fauna acompañante de la pesquería de camarón, de la cual es un componente importante (Madrid-Vera *et al.* 2007), representando el 2,8% en biomasa y 2,2% en abundancia con respecto a las especies demersales del área. Según datos de la Comisión Nacional de Pesca y Acuicultura¹, durante el 2007, se capturaron 1200 ton de lenguados en el Pacífico mexicano y en el área de estudio se reportó la captura de 200 ton.

El objetivo del presente trabajo es entregar información de la dieta, los hábitos alimenticios y la posición trófica de *C. panamensis*, en el Sureste del Golfo de California

¹<<http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx>>

considerando su abundancia e importancia comercial en la zona y la inexistencia de estudios similares para esta especie en la región. Este trabajo es parte de un proyecto mayor cuyo objetivo es establecer la trama trófica en el área de estudio, analizando la composición alimenticia y la posición trófica de las especies más abundantes, dentro de las cuales se encuentra el lenguado panámico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las muestras se obtuvieron de arrastres mensuales realizados por el Instituto Nacional de Pesca de México (INAPESCA) entre abril y agosto de los años 2004 y 2005, a bordo de buques camaroneros, en la temporada de veda de la pesquería de camarón, en las costas de Sinaloa (SE del Golfo de California). Un total de 55 estaciones fueron muestreadas en un periodo de dos semanas (Fig. 1). En cada estación se utilizaron dos redes de arrastre comerciales con malla de 30 mm en el copo y una abertura de boca de 34,9 m, las cuales fueron arrastradas a 2,3 nudos durante una hora. Se aplicó un diseño estratificado (profundidad y área) con posiciones fijas. Después de cada arrastre, se conservó una muestra representativa de aproximadamente 10 kg, la cual fue congelada a bordo de la embarcación para su posterior análisis. Adicionalmente, se obtuvieron muestras mensuales de la flota camaronera local durante las temporadas de pesca de camarón de septiembre de 2005 a marzo de 2006, y de diciembre 2007 (19°C, temperatura del agua) a marzo 2008. El arte de pesca utilizado por la flota camaronera fue igual al descrito anteriormente.

En el laboratorio, los ejemplares de *C. panamensis* fueron separados del resto de los peces, cada organismo fue pesado (peso total PT, g) y medido en su longitud total (LT, cm), luego disectado, sexado y eviscerado. El contenido estomacal se observó con un microscopio estereoscópico, identificando las presas en lo posible hasta el nivel de especie, se removió el exceso de humedad con papel secante y posteriormente se contaron y pesaron. Cada presa fue asignada a un grupo taxonómico, con el que se hicieron los análisis subsecuentes, la razón se debe a que los peces no eligen a sus presas de acuerdo a su especie, sino de acuerdo a su movilidad, tamaño y similitud de forma (Langton & Watling 1990).

La actividad alimenticia se calculó utilizando el índice de vacuidad (VI) el cual se define como la proporción de estómagos vacíos según la formula: $VI = (\text{número de estómagos vacíos} / \text{total del número de estómagos}) \times 100$ (Molinero & Flos 1992).

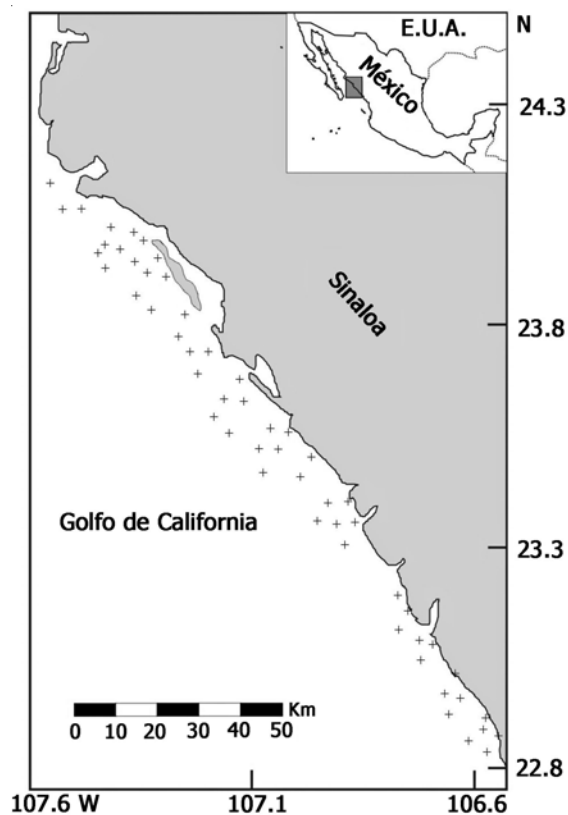


Figura 1. Mapa del área de estudio, (+) indican las estaciones de muestreo / Map of the studied area showing the sampling locations (+)

Con el fin de establecer si el número de muestras analizadas fueron suficientes para describir la dieta de esta especie, se realizó una curva acumulativa aleatorizada en la que se graficaron los nuevos tipos de presas contra los estómagos con contenidos (Ferry & Caillet 1996). El paquete estadístico PRIMER versión 5.2.2 fue utilizado para estimar esta gráfica mediante la aleatorización del orden en que se acomodaron los estómagos con presas en la matriz inicial. En promedio se realizaron 9999 repeticiones al azar. Para determinar estadísticamente que la curva obtenida alcanzó una asíntota, se llevó a cabo un análisis de regresión lineal y otro análisis de regresión logarítmica, comparando los valores de los coeficientes de determinación (R^2). El tamaño de muestra se consideró suficiente si el R^2 de la regresión logarítmica fue significativamente mayor que el de la regresión lineal. La desviación estándar se calculó para cada 10 estómagos.

Para expresar de manera cuantitativa la importancia de las diferentes presas en la dieta del lenguado panámico, se calcularon la frecuencia de ocurrencia relativa %O

(número de estómagos con presas / número total de estómagos con presas x 100), porcentaje de abundancia %N (número de presas / total del número de presas x 100) y el porcentaje en peso %W (peso de la presa / peso total de todas las presas x 100) (Hyslop 1980). Para determinar las presas dominantes, se utilizó el índice de preponderancia (I_p) (Marshall & Elliot 1997), el cual clasifica a la presa en orden de dominancia numérica dentro de la dieta y calculado usando la fórmula:

$$I_p = \frac{W_i O_i}{\sum (W_i O_i)}$$

Donde W_i y O_i serían el porcentaje del peso y la frecuencia de ocurrencia respectivamente. Para éste y los análisis subsecuentes, sólo se consideraron los estómagos con contenido.

Para determinar la similitud de la dieta entre la longitud de los peces, época del año, y el sexo (factores) se utilizó el análisis de escalamiento no métrico multidimensional (MDS), con el índice de similitud de Bray-Curtis aplicado a la matriz original. Los datos fueron ordenados en una matriz que contenía el peso (g) de cada una de las presas en las filas y cada estómago (columnas) se le asignó una etiqueta con el intervalo de tamaño (longitud total), profundidad y sexo; los grupos de longitud fueron de 1 cm. Las estaciones climáticas no fueron consideradas, ya que no se encontraron suficientes organismos en cada época. Los datos fueron transformados a la raíz cuarta para reducir el efecto de especies de presas con una alta biomasa. Todos los datos fueron estandarizados al porcentaje de la biomasa total para cada una de las especies, con el fin de eliminar el efecto de los diferentes tamaños de la muestra. Las presas infrecuentes (frecuencia < 4%) fueron eliminadas del análisis (Clarke & Warwick 1994). Para comprobar la existencia de diferencias estadísticas significativas entre las dietas de los organismos con respecto al sexo, tamaño y época del año, se empleó un análisis de similitudes (ANOSIM) usando los valores del estadístico R para comparaciones pareadas entre los grupos analizados con el fin de determinar el grado de disimilitud entre los mismos. Los valores del estadístico R van en un intervalo de -1 a 1; valores cercanos o iguales a 1 indican que la composición de los grupos comparados es diferente, mientras que valores cercanos a 0 indican que la hipótesis nula es cierta, y que existen pocas, o nulas diferencias entre los grupos comparados. Una prueba estadística en la que el valor de P fue menor a 0,05 se consideró significativa (Clarke &

Warwick 1994). Con el fin de determinar las presas causantes de las diferencias existentes entre los diferentes grupos analizados, se realizó una prueba multivariada de permutaciones múltiples denominada SIMPER (Porcentajes de Similitud). Esta prueba se efectuó únicamente cuando la prueba de ANOSIM resultó con diferencias significativas entre los grupos analizados (Clarke & Warwick 1994). Todos los análisis multivariados fueron realizados en el programa PRIMER 5 (Clarke & Gorley 1996).

Finalmente, se estimó la posición trófica del lenguado panámico mediante el uso del programa TrophLab (Pauly *et al.* 2000). Se obtuvo una posición trófica o valor de TROPH, el cual indica la posición del organismo dentro de la red alimenticia. Para estimar el TROPH de la especie, se debe considerar tanto la composición de su dieta, así como el valor TROPH de cada una de las presas. El valor TROPH se estimó con la ecuación:

$$TROPH_i = 1 + \sum_{j=1}^G DC_{ij} \times TROPH_j$$

Donde DC_{ij} representa la fracción de la presa j en la dieta de i , $TROPH_j$ es la posición trófica de la presa j , G es el número total de presas en la dieta de i . El error estándar (SE) del valor TROPH fue estimado utilizando el peso y el posición trófico de cada presa. Si no se conocen los valores TROPH de las presas consumidas, el programa TrophLab utiliza valores TROPH por omisión para diversas presas (basado en datos de FishBase, Froese & Pauly 2009).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se analizaron 292 peces en total, de los cuales 209 fueron muestras obtenidas de las capturas durante las temporadas de veda y los 83 restantes fueron muestreados de los desembarques de la flota camaronera que opera en el puerto de Mazatlán, México. Se contabilizaron 56 machos, 64 hembras y 172 juveniles. El intervalo de tamaño fue de 6,5 a 28,1 cm de longitud total. El índice de vacuidad fue de 16,44% para todos los organismos (48 estómagos vacíos).

La curva de acumulación de presas mostró una tendencia asintótica, la cual se ajustó de manera más adecuada al modelo logístico ($R^2 = 1$; $F_{(2, 290)} = 510388$, $P < 0,001$) que al modelo lineal ($R^2 = 0,823$, $F_{(2, 290)} = 11306,99$, $P < 0,001$). Por lo tanto, se consideró que el tamaño de muestra fue adecuado para describir la dieta del lenguado panámico.

Se encontró un total de 12 grupos de presas, junto con materia orgánica no identificable. El estomatópodo, *Squilla parva* Bigelow, 1891, fue el de mayor biomasa (%W = 28,5) y el más importante de acuerdo al Ip (0,45). Los camarones (Penaeidae) fueron el grupo más abundante y con mayor frecuencia en la dieta (%O = 19,2, %N = 34,5). Si se considera a todos los crustáceos como un solo grupo, fueron las presas más importantes y consumidos con mayor frecuencia (%O = 71,15) y el Ip más elevado (0,69). En segundo lugar fueron los peces consumidos con una frecuencia de 21,15% y la mayor biomasa (%W = 59,79) con un Ip de 0,31. Entre los peces, los de mayor importancia fueron las anguilas (Ophichthidae, Ip= 0,16) que también predominaron en términos de porcentaje en peso (23,5%), seguido del pez sapo (*Porichthys* spp. %W = 16,1) y el grupo de peces más abundante fueron las morenas (Muraenidae %N=3,9) pero con un Ip bajo (0,09). Otros grupos de invertebrados mostraron valores bajos del Ip (Tabla 1).

El nivel trófico para el lenguado panámico, de acuerdo al valor estimado del TROPH fue de 3,77 (error estándar = 0,61).

La gráfica resultante del análisis de escalamiento no métrico multidimensional no mostró grupos definidos con respecto al tamaño, sexo o batimetría (Estrés = 0,01). Esta ausencia de grupos fue confirmada por el análisis de

similitudes (ANOSIM). La dieta en relación con la batimetría ($R = 0,204, P > 0,05$), con el sexo ($R = -0,032, P > 0,05$) y con el tamaño ($R = 0,145, P > 0,05$), no mostró diferencias significativas. Debido a esto, no se procedió con el análisis SIMPER.

Este es el primer estudio que describe los hábitos alimenticios del lenguado panámico (*C. panamensis*) para el Golfo de California. De acuerdo a los resultados, el lenguado panámico se alimenta de invertebrados y peces de hábitos bentónicos o demersales (Allen & Robertson 1994, Ruppert *et al.* 2003) y no muestra cambios intraespecíficos en su dieta; las presas son similares independientemente de la profundidad en donde se encuentre, así como del sexo y etapa de madurez.

Según la dieta del lenguado panámico, es probable que sea un depredador de diversos tipos de presas (Chapleau & Amaoka 1998). La gran mayoría de las presas son organismos activos, nadadores (peces) o que se desplazan sobre el fondo (estomatópodos, camarones, cangrejos). Especies sésiles o poco activas (moluscos bentónicos o cnidarios) fueron consumidas raramente. Al alimentarse mediante el acecho a sus presas, el lenguado panámico puede reducir el riesgo a ser depredado, este tipo de comportamiento ha sido reportado en otros lenguados tropicales y subtropicales (Reichert 2003).

Tabla 1. Composición de la dieta de *C. panamensis*. Porcentaje de abundancia (%N), porcentaje en peso (%W), porcentaje de Frecuencia de Ocurrencia (%O) e Índice de preponderancia (Ip) / *C. panamensis* diet composition. Percent abundance (%N), percentage by weight (%W), percent frequency of occurrence (%O) and preponderance index (Ip)

PRESA	N	% N	W	% W	% O	Ip
Crustáceos	534	87,68	42,39	39,56	71,15	0,69
Stomatopoda-Squillidae- <i>Squilla parva</i>	81	13,3	30,52	28,5	13,5	0,45
Eubrachiura	51	8,4	1,91	1,8	13,5	0,03
Portunidae - <i>Callinectes</i> sp., <i>Portunus</i> sp.	87	14,3	2,49	2,3	17,3	0,05
Dendrobranchiata	18	3,0	2,42	2,3	5,8	0,02
Mysidacea	87	14,3	0,14	0,13	1,9	<0,01
Penaeidae - <i>Farfantepenaeus brevivirostris</i> , <i>Litopenaeus stylirostris</i> , <i>L. vannamei</i>	210	34,5	4,91	4,6	19,2	0,10
Cnidarios	3	0,49	<0,01	0,01	1,92	<0,01
Anthozoa	3	0,5	<0,01	<0,01	1,9	<0,01
Moluscos	6	0,99	0,31	0,29	3,85	<0,01
Pelecypoda	6	0,99	0,31	0,29	3,85	<0,01
Materia orgánica no identificable	---	---	0,38	0,3	1,9	<0,01
Peces	66	10,84	64,07	59,79	21,15	0,31
Muraenidae - <i>Gymnothorax</i> sp.	24	3,9	13,63	12,7	5,8	0,09
Ophichthidae - <i>Bascanichthys</i> sp., <i>Ophichthus</i> sp.	9	1,5	25,13	23,5	5,8	0,16
Batrachoididae - <i>Porichthys</i> spp.	3	0,5	17,22	16,1	1,9	0,04
Teleósteo no identificado	30	4,9	8,08	7,5	7,7	0,07

A su vez, información disponible referente a las posiciones tróficas en el área de estudio es escasa, sin embargo, los resultados del presente trabajo indican que el lenguado panámico es un depredador de posición trófica alto al presentar un valor TROPH de 3,77, cercano al de especies consideradas como depredadores tope como algunos tiburones, cuyos valores oscilan entre 3,1 y 4,7 (Cortés 1999). Por lo general en los ecosistemas marinos, los consumidores tienen valores de TROPH que oscilan de 2,0 en organismos herbívoros/detrítivos y 5,0 en organismos piscívoros/carnívoros, siendo este último valor poco frecuente incluso en tiburones (Cortés 1999). Para el área de estudio, los valores TROPH de algunas especies con información disponible, varían de 2,5 (para la lisa, *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758) a 4,5 (para la sierra, *Scomberomorus sierra* Jordan & Starks, 1895 y la barracuda, *Sphyrna ensis* Jordan & Gilbert, 1882) (Froese & Pauly 2009). Tiburones como *Rhizoprionodon longurio* (Jordan & Gilbert, 1882) y *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834), que habitan en la zona de estudio, presentan valores TROPH de 4,2 a 4,1 respectivamente (Froese & Pauly 2009).

La información de este estudio puede ser útil para elaborar modelos ecosistémicos cuyo objetivo sea realizar evaluaciones multiespecíficas, además de proporcionar un mejor entendimiento de las interacciones entre los depredadores y sus presas, lo que eventualmente resultará en una mejor comprensión de los flujos tróficos asociados con peces demersales en el Golfo de California, indispensable para el conocimiento dietario de otras especies que habitan esta área.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Instituto Nacional de Pesca, a través del Centro Regional de Investigación Pesquera, Unidad Mazatlán, el cual proporcionó muestras para este estudio. Este trabajo se realizó con financiamiento del proyecto de investigación PAPIIT-IN217408-3. Agradecemos a los evaluadores anónimos sus observaciones y sugerencias.

LITERATURA CITADA

- Allen GR & DR Robertson. 1994.** Fishes of the Tropical Eastern Pacific, 332 pp. University of Hawaii Press, Honolulu.
- Amezcu-Linares F. 2009.** Peces demersales del Pacífico de México, 281 pp. Ediciones de la Noche, México.
- Beverton R. 1998.** Fish, fact and fantasy: A long view. Reviews in Fish Biology and Fisheries 8: 229-249.

- Chapleau F & K Amaoka. 1998.** Flatfishes. En: Paxton JR & WN Eschmeyer (eds). Encyclopedia of fishes, pp 223-226. Academic Press, San Diego.
- Clarke KR & RM Warwick. 1994.** Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 144 pp. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.
- Clarke KR & RN Gorley. 2001.** PRIMER v5: User manual/tutorial, 91 pp. PRIMER-E, Plymouth.
- Cortés E. 1999.** Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES Journal of Marine Science 56: 707-717.
- De La Mare WK. 1998.** Tidier fisheries management requires a new MOP (management-oriented paradigm). Reviews in Fish Biology and Fisheries 8: 349-356.
- Ferry LA & GM Caillet. 1996.** Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? En: MacKinlay D & K Shearer (eds). Proceedings of the Symposium on the Feeding Ecology and Nutrition in Fish, 14-18 July 1996, pp 71-80. American Fisheries Society, San Francisco.
- Fischer W, F Krupp, W Schneider, C Sommer, KE Carpenter & VH Niem. 1995.** Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental Volumen III. Vertebrados - Parte 2, 1813 pp. FAO, Roma.
- Froese R & D Pauly. 2009.** FishBase. World Wide Web electronic publication. [en línea] <<http://www.fishbase.org>>
- Golani D & B Galil. 1991.** Trophic relationships of colonizing and indigenous goatfishes (Mullidae) in the eastern Mediterranean with special emphasis on decapod crustaceans. Hydrobiologia 218: 27-33.
- Harmelin-Vivien ML, RA Kaim-Malka, M Ledoyer & SS Jacob-Abraham. 1989.** Food partitioning among scorpaenid fishes in Mediterranean seagrass beds. Journal of Fish Biology 34: 715-734.
- Hughes RN. 1997.** Diet selection. En: Godin JGJ (ed). Behavioral ecology of teleost fishes, pp. 134-162. Oxford University Press, Oxford.
- Hyslop EJ. 1980.** Stomach contents analysis - a review of methods and their application. Journal of Fish Biology 17: 411-429.
- Jennings S & MJ Kaiser. 1998.** The effects of fishing on marine ecosystems. Advances in Marine Biology 34: 201-352.
- Jennings S, MJ Kaiser & JD Reynolds. 2001.** Marine fisheries ecology, 432 pp. Blackwell Science, Oxford.
- Labropoulou M & A Machias. 1998.** Effect of habitat selection on the dietary patterns of two triglid species. Marine Ecology Progress Series 173: 275-288.

- Labropoulou M, A Machias, N Tsimenides & A Eleftheriou. 1997.** Feeding habits and ontogenetic shift of the striped red mullet, *Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758. Fisheries Research 31: 257-267.
- Langton RW & L Watling. 1990.** The fish-benthos connection: a definition of prey groups in the Gulf of Maine. En: Barnes M & RN Gibson (eds). Trophic relationships in the marine environment, pp. 424-438. Aberdeen University Press, Aberdeen.
- Madrid-Vera J, F Amezcua & E Morales-Bojorquez. 2007.** An assessment approach to estimate biomass of fish communities from bycatch data in a tropical shrimp trawl fishery. Fisheries Research 83: 81-89.
- Marshall S & M Elliott. 1997.** A comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter- and intraspecific feeding relationships in estuarine fish. Journal of Fish Biology 51: 562-545.
- Molinero A & R Flos. 1992.** Influence of season on the feeding habits of the common sole *Solea solea*. Marine Biology 113: 499-507.
- Pauly D. 2000.** Predator-prey ratios in fishes. En: Froese R & D Pauly (eds). FishBase 2000: Concepts, design and data sources, pp. 201. ICLARM, Manila.
- Pauly D & V Christensen. 2000.** Trophic levels of fishes. En: Froese R & D Pauly (eds). FishBase 2000: Concepts, design and data sources, pp. 181. ICLARM, Manila.
- Pauly D & P Sala. 2000.** Estimating trophic levels from individual food items. En: Froese R & D Pauly (eds). FishBase 2000: Concepts, design and data sources, pp. 185. ICLARM, Manila.
- Pauly D, R Froese, P Sala, ML Palomares, V Christensen & J Rius. 2000.** TrophLab Manual. ICLARM, Manila. [en línea] <<http://www.fisheries.ubc.ca/archive/members/dpauly/software.php>>
- Reichert MJM. 2003.** Diet, consumption, and growth of juvenile fringed flounder (*Etropus crossotus*); a test of the 'maximum growth/optimum food hypothesis' in a subtropical nursery area. Journal of Sea Research 50: 97-116.
- Reichert MJM, JM Dean, RJ Feller & JM Grego. 2000.** Somatic growth and otolith growth in juveniles of a small subtropical flatfish, the fringed flounder *Etropus crossotus*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 254: 169-188.
- Ruppert EE, RS Fox & RD Barnes. 2003.** Invertebrate zoology: a functional evolutionary approach, 1008 pp. Brooks Cole, Florence.
- Scharf FS, F Juanes & RA Rountree. 2000.** Predator size - prey size relationships of marine fish predators: Interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic niche breadth. Marine Ecology Progress Series 208: 229-248.
- Stergiou KI. 2002.** Overfishing, tropicalization of fish stocks, uncertainty and ecosystem management: Resharpener Ockham's razor. Fisheries Research 55: 1-9.
- Stergiou KI & H Fourtouni. 1991.** Food habits, ontogenetic diet shift and selectivity in *Zeus faber* Linnaeus, 1758. Journal of Fish Biology 39: 589-603.
- Stokes TK, DS Butterworth, RL Stephenson & AIL Payne. 1999.** Confronting uncertainty in the evaluation and implementation of fisheries-management systems. ICES Journal of Marine Science 56: 795-796.
- Wootton RJ. 1990.** Ecology of teleost fish, 392 pp. Chapman & Hall, London.

Recibido el 22 de septiembre de 2009 y aceptado el 3 de febrero de 2010