

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJACALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS



Ecología Alimenticia del Pez Espino (*Gasterosteus aculeatus microcephalus* GIRARD, 1854) en una Localidad del Noroeste de Baja California, México.

TESIS

**COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE**

**MAESTRO EN CIENCIAS
EN MANEJO DE ECOSISTEMAS DE ZONAS ÁRIDAS**

PRESENTA

SERGIO SÁNCHEZ GONZÁLES

Ensenada, Baja California, México. Septiembre de 1999.

Ecología Alimenticia del Pez Espino (*Gasterosteus aculeatus microcephalus* GIRARD, 1854) en una Localidad del Noroeste de Baja California, México.

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

EN ECOSISTEMAS DE ZONAS ÁRIDAS

PRESENTA

SERGIO SÁNCHEZ GONZÁLES

APROBADO POR:



DR. GORGONIO RUIZ CAMPOS
DIRECTOR DE TESIS



DR. SALVADOR CONTRERAS BALDERAS
CODIRECTOR DE TESIS



M. en C. JORGE ALANIZ GARCÍA
SINODAL



DEDICATORIA

A MIS PADRES

**ANTONIA GONZÁLEZ CHÁVEZ
JOSÉ CRUZ SÁNCHEZ OLALDE (+)
CON PROFUNDO CARIÑO Y ADMIRACIÓN**

A MIS HERMANOS

**JOSÉ, JUVENCIO, JESÚS, MOISÉS
JORGE, JOSÉ CRUZ, GLORIA, MARÍA ELENA,
JOEL Y ENRIQUE
CON CARIÑO Y RESPETO**

**A TODA LA GENTE QUE SE ESFUERZA Y ESMERA EN LA BÚSQUEDA DEL
CONOCIMIENTO Y SOLUCIÓN DE LOS PROBLEMAS.**

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a todas las personas e instituciones que me ayudaron a la concluir mis estudios y tesis de posgrado.

En primer lugar hago patente mi más sincero agradecimiento al Dr. Gorgonio Ruiz Campos por tener el valor de aceptarme como su alumno y dirigir esta tesis, por su valioso apoyo durante todas las etapas del trabajo, y por brindarme su sincera amistad incondicional durante mi estancia en Ensenada. Gracias.

Al Dr. Salvador Contreras Balderas por sus excelentes comentarios al escrito e impulsar mi interés en el estudio de los peces mexicanos.

Al M. en C. Jorge Alaniz García por sus acertados comentarios al escrito, además por brindarme su sincera amistad

A la Universidad Autónoma de Sinaloa por haberme dado la oportunidad de superarme académicamente, así como por el patrocinio económico brindado durante mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca económica otorgada para realizar mis estudios de posgrado en la Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California.

Al proyecto CONACyT 431100-5-1993PN: Estatus Ecológico y Distributivo de los Peces Continentales del Noroeste de Baja California, México: Distrito San Dieguense, el cual apoyó académica y económicamente la realización de la presente tesis.

Asimismo, al U.S. Fish and Wild Life Service por apoyar económicamente la primera etapa del trabajo de tesis, así como en la impresión del documento.

A la Facultad de Ciencias, U.A.B.C. por brindarme un espacio dentro de su programa de maestría y por todas las facilidades otorgadas durante el trabajo de tesis.

Al personal de la Biblioteca Central, U.A.B.C, especialmente a Katty Harris por su paciencia y disponibilidad de servir.

Un especial agradecimiento al M. en C. Luis Carlos Bravo Peña por ser mi gran amigo y compañero de estudios, además por brindarme su apoyo durante toda la maestría, por esas amenas charlas de café y en algunas ocasiones etílicas, gracias carnal por soportar y compartir.

A la M. en C. Bertha Beatriz Villarreal Ruedaflores por creer en mí y apoyarme constantemente, de igual manera agradezco a doña Bertha Ruedaflores de Villarreal, por todo su cariño y amistad. Gracias.

A mi muy buen amigo y compañero de andanzas, Biól. José S. Díaz, por todo su apoyo y amistad de siempre.

A mi querida Mariana Montoya Lizárraga ("La Peruana") por compartir una estancia muy agradable, su apoyo en todo momento y conocer parte de la cultura de su país.

Al personal del Laboratorio de Vertebrados de la Facultad de Ciencias, U.A.B.C.: Dr. Gorgonio Ruiz Campos, Biól. Marcelo Rodríguez Meráz, M en C. Martha E. Valles Ríos y Biól. Salvador González Guzmán ("El Chava") por todo el apoyo brindado.

A Biól. María Elba Rentería por brindarme su amistad y los valiosos préstamos de su vehículo para los muestreos efectuados durante el periodo de estudio. Gracias.

A los todos los profesores del posgrado por brindarme su conocimiento para ser un mejor profesional.

Al buen amigo M en C. Adrián F. González Acosta por su ayuda y guía en mi estancia en el CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S, y por aquellas salidas al LB.

Al M. en C. José de la Cruz Agüero y familia por conferirme su amistad y hacerme sentir como en mi casa y miembro de su familia, durante mi estancia en La Paz. Gracias.

A la familia Ruiz Cota por toda su amistad y apoyo durante mi estancia en la ciudad de Ensenada.

Al M. en C. Carlos Alberto Cano Bracamontes y familia por todo su amistad sincera y apoyo.

Al inquieto Pas. Biól. Juan Diego Flores García por ayudarme en la elaboración de los mapas del área de estudio y brindarme su amistad.

A todos mis compañeros de posgrado tanto estudiantes como egresados, por todos los buenos convivios y darme la oportunidad de conocerlos.

Finalmente a todas aquellas personas que de alguna manera hicieron más comfortable mi estancia en Ensenada, pero omitidas aquí, reciban todas ellas mi reconocimiento.

RESUMEN

Se describen cualitativa y cuantitativamente los hábitos alimenticios del pez espino (*Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854) en una laguna adyacente a la bocana del Arroyo el Descanso, Baja California, México, durante noviembre 1996 a mayo de 1997. El análisis del contenido estomacal de 179 ejemplares (25-56 mm longitud patrón [LP]) indica una dieta de tipo microcarnívora, dominada de copépodos cyclopoídeos (43.8%) y larvas de quironómidos (39.1%). La dieta por clase de talla y por sexo fue dominada por copépodos en otoño e invierno, y por larvas de quironómidos en primavera. La similitud trófica (índice de Schoener) fue significativa ($\geq 60\%$) entre clases de talla (30-45 mm y 46-60 mm LP) y entre sexos. La diversidad trófica por estómago fue similar durante el periodo de estudio, pero fue diferente ($p < 0.05$) con la talla y el sexo. El tamaño promedio de presa consumido por el pez espino fue independiente del tamaño de su boca. Los valores bajos de amplitud de nicho (NB= 0.136) y de similitud proporcional (PSI= 0.53) en la dieta del pez espino, reflejan una estrategia trófica de tipo especialista.

ABSTRACT

The feeding habits of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854) in a lagoon adjacent to the mouth of Arroyo El Descanso, Baja California, México, were qualitative and quantitatively described during the period of November 1996 to May 1997. The stomach content analysis of 179 specimens (25-56 mm standard length [SL]) indicates a diet of microcarnivorous type, mainly of cyclopoid copepods (43.8%) and larvae of chironomids (39.1%). The diet in function of the size and sex of the fish was dominated by copepods in autumn and winter, and by larvae of chironomids during spring. Diet overlap (Schoener's index) was significant ($\geq 60\%$) between size classes (I= 30-45 mm and II= 46-60 mm SL) and sexes of the fish. Individual trophic diversity was similar along the study period, however it was significantly different ($p < 0.05$) with the size and sex of the fish. The average prey size consumed by the fish was independent of the size of its mouth. The low values of niche breadth (NB= 0.136) and proportional similarity (PSI= 0.53) in the diet of the threespine stickleback reflect a feeding strategy of specialist type.

CONTENIDO

	Páginas
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
OBJETIVOS	12
ÁREA DE ESTUDIO	13
MATERIAL Y MÉTODOS	17
RESULTADOS	23
I. Caracterización de Hábitat	23
I.1 Parámetros Físico-químicos.....	23
I.2 Componente Pelágico.....	23
I.3 Componente Béntico.....	27
I.4 Diversidad de Presas.....	31
II. Análisis de Contenido Estomacal	31
II.1 Composición Taxonómica.....	31
II.2 Composición Trófica.....	33
II.3 Similitud Trófica.....	40
II.4 Amplitud de Nicho Trófico y Similitud Proporcional.....	44
II.5 Diversidad Trófica.....	45
II.6 Relación Tamaño de Presa y Tamaño de la Boca	52
DISCUSIÓN	57
CONCLUSIONES	65
RECOMENDACIONES	67
LITERATURA CITADA	69
ANEXOS	

LISTA DE FIGURAS

	Páginas
Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio: laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México.....	14
Figura 2. Parámetros físico-químicos registrados en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante el periodo de noviembre de 1996 a mayo de 1997. a) Temperatura, b) Potencial de iones hidrógeno, c) Salinidad y d) Oxígeno disuelto. Las barras verticales indican la desviación estándar	24
Figura 3. Biomasa relativa (%) global de presas pelágicas en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Biomasa total de la muestra.....	25
Figura 4. Biomasa relativa (%) mensual de presas pelágicas en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Biomasa total de la muestra.....	26
Figura 5. Biomasa relativa (%) global de presas bénticas en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Biomasa total de la muestra.....	28
Figura 6. Biomasa relativa (%) mensual de presas bénticas en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Biomasa total de la muestra.....	29
Figura 7. Diversidad de presas potenciales bénticas y pelágicas en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997).....	32
Figura 8. Espectro alimenticio global (todos los meses combinados) del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, según el índice de importancia relativa (%IIR), en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.....	34
Figura 9. Espectro alimenticio mensual del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997), según el índice de importancia relativa (%IIR). N = Número de estómagos examinados.....	35
Figura 10. Composición trófica global por clase de talla del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). Clase de talla I (30-45 mm LP) y clase de talla II (46-60 mm LP). N = Número de estómagos examinados.....	37

Figura 11. Espectro alimenticio mensual de la clase de talla I (30-45 mm LP) del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente de la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.....	38
Figura 12. Espectro alimenticio mensual de la clase de talla II (46-60 mm LP) del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.....	39
Figura 13. Espectro alimenticio global por sexos del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.....	41
Figura 14. Espectro alimenticio mensual en hembras del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.....	42
Figura 15. Espectro alimenticio mensual en machos del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.....	43
Figura 16. Biomasa relativa mensual de presas pelágicas y composición de la dieta (%IIR) del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante noviembre y diciembre de 1996. N = Biomasa total de la muestra.....	46
Figura 17. Biomasa relativa mensual de presas pelágicas y composición de la dieta (%IIR) del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante enero y marzo de 1997. N = Biomasa total de la muestra.....	47
Figura 18. Biomasa relativa mensual de presas pelágicas y composición de la dieta (%IIR) del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> , Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante abril y mayo de 1997. N = Biomasa total de la muestra.....	48
Figura 19. Biomasa relativa de presas bénticas en el ambiente y porcentaje de presas consumidas (%IIR) por el pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante noviembre y diciembre de 1996. N = Peso total de la muestra.....	49
Figura 20. Biomasa relativa de presas bénticas en el ambiente y porcentaje de presas consumidas (%IIR) por el pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso,	

Baja California, México, durante enero y marzo de 1997. N = Peso total de la muestra.....	50
Figura 21. Biomasa relativa de presas bénticas en el ambiente y porcentaje de presas consumidas (%IR) por el pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante abril y mayo de 1997. N = Peso total de la muestra.....	51
Figura 22. Diversidad trófica (estomacal) promedio a nivel mensual del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997).....	53
Figura 23. Diversidad trófica estomacal promedio por clase de talla el pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México. (noviembre de 1996 a mayo de 1997). Talla I = 30-45 mm LP y Talla II = 46-60 mm LP.....	54
Figura 24. Diversidad trófica (estomacal) promedio por sexos del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997).....	55

LISTA DE TABLAS

	Páginas
Tabla I. Taxa presa acuáticas potenciales (bénticos y pelágicas) disponibles en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante el periodo de noviembre de 1996 a mayo de 1997.....	30
Tabla II. Composición de la dieta del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México. Noviembre de 1996 a enero de 1997. Número de ejemplares examinados = 179.....	33
Tabla III. Similitud de la dieta (índice de Schoener) del pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, a nivel mensual, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997).....	44
Tabla IV. Valores de correlación (r^2) entre el tamaño de presas consumidas por el pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, y su tamaño de boca, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Tamaño de muestra p= nivel de significancia.....	56

LISTA DE LÁMINAS

	Páginas
Lámina 1. Ejemplar adulto de pez espino, <i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i> Girard, 1854, de la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México.....	5
Lámina 2. Vista panorámica de la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México.....	15

INTRODUCCIÓN

El pez espino (*Gasterosteus aculeatus*) es una especie holártica ampliamente distribuida en la vertiente Pacífica de Norteamérica, desde el Estrecho de Bering, Alaska hasta el Arroyo El Rosario, Baja California, México (Follett, 1960). Posee tres subespecies nominales (*aculeatus*, *microcephalus* y *williamsoni*), de las cuales la segunda se distribuye en el noroeste de Baja California (Miller y Hubbs, 1969; Ross, 1973; Ruiz-Campos et al., 1998).

El estatus de conservación de la subespecie que aquí nos ocupa, es catalogado como "rara" debido a su confinada distribución y baja abundancia (Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994). Durante monitoreos de la subespecie a través de un periodo de diez años (1987-1997) en los once sitios de distribución histórica conocida en Baja California (Smith, 1883; Follett, 1960; Miller y Hubbs, 1967; Ross, 1973), solamente en tres de ellos se distribuye actualmente (arroyos El Descanso, Santo Domingo y El Rosario), siendo su estatus actual considerado como vulnerable (Ruiz-Campos et al., 1998).

En la región noroeste de Baja California, el impacto antropogénico causado por el crecimiento urbano y turístico, aunado con las actividades agrícolas y pecuarias, entre otras, han venido reduciendo y alterando los hábitats de distribución de *G. a. microcephalus*, principalmente por contaminación del agua y el azolvamiento progresivo de los canales fluviales (Ruiz-Campos, 1997; Ruiz-Campos et al., 1998).

La subespecie *G. a. microcephalus* es caracterizada por sus hábitos anádromos y presencia estacional en los sistemas fluviales cercanos a la costa (Moyle, 1976). Su hábitat preferido son las aguas frías y diáfanas de los remansos someros con vegetación emergente y con fondo de arena-cieno. Su alimentación consiste de presas bénticas pequeñas o de

aquellas asociadas a plantas acuáticas sumergidas, tales como ostrácodos y larvas de insectos quironómidos (Carlander, 1969; Moyle, 1976).

Por tal motivo, es fundamental efectuar estudios bioecológicos sobre esta subespecie nativa, especialmente de sus características de hábitat y alimentación, los cuales permitan conocer sus requerimientos ecológicos y sus interrelaciones tróficas con otras especies del ecosistema acuático. Todo esto generará información básica para la elaboración de futuras medidas de conservación de esta subespecie nativa y de sus hábitats.

ANTECEDENTES

Distribución Y Taxonomía

El pez espino, *Gasterosteus aculeatus*, es una especie con distribución holártica que habita ambientes hábitats marinos, estuarinos y dulceacuícolas (Wootton, 1976; Bell y Foster, 1994).

En la vertiente del Océano Pacífico de Norteamérica, la distribución del pez espino es desde el Estrecho de Bering, Alaska hasta el Arroyo El Rosario, Baja California, México (Follett, 1960).

Tres morfotipos alopátricos de *Gasterosteus aculeatus* son conocidas en la costa del Pacífico de Norteamérica: (1) *G. a. aculeatus* (tipo "trachurus"), el cual es anádromo y su cuerpo completamente armado de placas óseas laterales; (2) *G. a. williamsoni*, de hábitat fluvial y con cuerpo desprovisto de placas óseas laterales; y (3) *G. a. microcephalus* (tipo "leiurus"), también de hábitat fluvial, tiene un cuerpo parcialmente armado de placas óseas laterales. Estas dos últimas subespecies poseen intergradados en la región central y sureña de California (Miller y Hubbs, 1969; Ross, 1973).

En el noroeste de Baja California, donde la subespecie *G. a. microcephalus* alcanza su límite de distribución más austral, ha sido registrada históricamente en 11 localidades, iniciando desde los manantiales de Agua Caliente (Tijuana) hasta la bocana del Arroyo El Rosario (Ensenada) (Smith, 1883; Follett, 1960; Miller y Hubbs, 1969; Ross, 1973). En la actualidad sólo se registra en las bocanas de los arroyos El Descanso (incluyendo su laguna adyacente), Santo Domingo y El Rosario (Ruiz-Campos et al., 1998).

Descripción de la Subespecie

El pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus*, es pequeño (< 60 mm de longitud total) y de cuerpo fusiforme, con 1 a 6 placas óseas laterales (Lámina 1). El dorso está compuesto por tres espinas afiladas que preceden a la aleta dorsal de radios suaves. Tienen ojos grandes, boca ligeramente dorsoterminal, pedúnculo caudal angosto y aletas pélvicas con una espina gruesa y un radio suave. Los peces adultos presentan el dorso y lados del cuerpo de color olivo a verde oscuro, vientre blanquecino a dorado, y sus aletas son casi incoloras (Moyle 1976).

Las hembras de la especie son generalmente de mayor tamaño que los machos, la mayoría de los individuos completan su ciclo de vida en un año y pocos alcanzan los tres años de edad. La edad de madurez sexual oscila entre 1 y 2 años, y mueren después de desovar. La época de desove se circunscribe a los meses de abril y julio. La conducta reproductiva de la especie ha sido muy estudiada debido a su singular cortejo sexual y comportamiento agonístico (Moyle, 1976).

Hábitos Alimenticios

Debido a la ausencia de trabajos realizados para el pez espino en México, todos los trabajos aquí referidos corresponden a localidades de Norteamérica y Europa, donde esta especie es más abundante y su biología ampliamente estudiada.

En lo que concierne a los hábitos alimenticios del pez espino, los cuales son principalmente carnívoros (Wootton, 1976), sobresalen los trabajos de Hynes (1950), Greenbank y Nelson (1959), Manzer (1976), Snyder (1984), Jakobsen y Johnsen (1987), Williams y Delbeek (1989), Frände et al. (1993) y Schluter (1995), quienes señalan una dieta compuesta de una gama amplia de presas.



Lámina 1. Ejemplar adulto del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México.

Hynes (1950) analizó la dieta de poblaciones de peces espinos de los morfotipos "leiurus" y "trachurus" en Birket, Inglaterra. En el morfotipo "leiurus", los copépodos, cladóceros y otros crustáceos, así como oligoquetos, larvas y pupas de quironómidos, fueron las presas más importantes en su dieta; mientras que en el "trachurus", las principales presas consumidas fueron copépodos, teniendo las larvas de quironómidos una pequeña contribución en la dieta.

Greenbank y Nelson (1959) mencionan que los copépodos, cladóceros, larvas y pupas de quironómidos fueron las principales presas consumidas por el morfotipo "leiurus" en los lagos Bare y Kariuk en la Isla Kodiak, Alaska.

Por su parte, Manzer (1976) encontró que los peces espino del Gran Lago Central, Canadá, consumieron una gran proporción de cladóceros, copépodos y quironómidos a través de un ciclo anual.

Snyder (1984) analizó la dieta del pez espino en el Arroyo San Pablo, condado de Contra Costa, California (E.U.A.), registrando una dieta dominada por insectos (41.8%, principalmente larvas de quironómidos) y crustáceos (27.8 %, especialmente ostrácodos).

Jakobsen y Johnsen (1987) en el lago noruego de Kvemavatn, encontraron que los artículos más importantes en la dieta del pez espino, fueron cladóceros (*Bosmina longispina* y *Daphnia longispina*) y larvas y pupas de quironómidos.

Williams y Delbeek (1989) analizaron la dieta de dos gasterostéidos (*Gasterosteus aculeatus* y *G. wheatlandi*) en su fase pelágica en la Bahía de Fundy, Canadá, encontrando una alta similitud trófica (99.4%) entre ambas; la dieta de *G. aculeatus* estuvo representada principalmente por copépodos calanoideos en un 88.4%.

Frände et al. (1993), en un estudio de dos años en la Bahía de Bothnia, Canadá, registraron crustáceos (copépodos) y dípteros (larvas de quironómidos) como los componentes tróficos principales del pez espino y del pez coregónido *Coregonus lavaretus*. En tanto, para el pez espino, los mísidos y anfípodos tuvieron una contribución importante en la dieta, ambas conformando entre el 40-50% del contenido estomacal, mismos que no son consumidos por la otra especie. Además, concluyeron que el pez espino no regula la población de *Coregonus lavaretus* debido a la escasa presencia de huevos y larvas de esta especie en sus contenidos estomacales.

Schluter (1995) en el lago Paxton, Isla Texada, Columbia Británica (Canadá), analizó la dieta de los morfotipos limnético y béntico del pez espino de acuerdo al uso de hábitat, encontrando que el primero consumió preferentemente presas planctónicas (copépodos ciclopoideos) y el segundo presas asociadas al fondo (larvas de quironómidos y ostrácodos).

Composición Estacional de la Dieta

Con respecto a la variación estacional de la dieta del pez espino, Hynes (1950) describió esta variación durante un ciclo anual en el Arroyo Birket, Inglaterra, donde la dieta a principios del verano fue dominada por cladóceros, en invierno por copépodos, y el resto del año por larvas y pupas de quironómidos.

Snyder (1984) analizó la variación estacional de la dieta del pez espino en el condado de Contra Costa, California (E.U.A.), donde registró a los oligoquetos como los dominantes en la dieta de febrero a abril, para ser reemplazadas por larvas y pupas de

quironómidos de mayo a agosto, y finalmente, los crustáceos (copépodos y ostrácodos) lo hicieron de septiembre a diciembre.

Por su parte, Gross y Anderson (1984), mencionan que los peces espinos prefieren consumir presas zooplanctónicas en otoño e invierno, cambiando su preferencia por presas bentónicas en primavera y verano.

Schluter (1992) en lagos costeros pequeños en Columbia Británica, Canadá, determinó que los morfotipos limnético y béntico del pez espino no registraron traslape en el uso de hábitat y en la dieta durante periodos no reproductivos; sin embargo, durante la época reproductiva el traslape trófico fue alto debido a requerimientos energéticos para la construcción y el cuidado de nidos.

Dieta en Función de la Talla, Edad y Sexo

La composición trófica del pez espino en función de la talla, edad y sexo, se describe a continuación.

Wootton (1976) encontró diferencias alimenticias entre clases de talla del pez espino, las cuales están relacionadas con el tamaño de la boca. Los individuos juveniles ≤ 15 mm consumieron preferentemente copépodos, los juveniles entre 16 y 35 mm copépodos, y los individuos adultos copépodos, cladóceros y larvas de insectos, incluso mayores al tamaño de la boca.

Hangelin y Vuorinen (1988) concluyeron que los microcrustáceos (cladóceros y copépodos) y los rotíferos componen gran parte de la dieta de los juveniles del pez espino, siendo estas presas las más dominantes en biomasa en el ambiente.

Sandlund et al. (1992) analizaron la dieta por clases de edad del pez espino (0 = 7.6-16.8 mm, I = 16.2-31.5 mm, y II = 41.0-55.0 mm) en un lago dominado por la

trucha alpina *Salvelinus alpinus*. Los cladóceros bénticos, ostrácodos y larvas de quironómidos fueron los más importantes en los individuos de edad 0, los ostrácodos, larvas de quironómidos y copépodos (*Cyclops*) en los individuos de las edades 1 y 2. Asimismo, el traslape trófico entre las edades 0 y 1 no fue significativo (Schoener, $D = 0.42$), pero sí entre las edades 1 y 2 ($D = >0.7$) en los meses de mayo, junio y julio.

Worgan y FitzGerald (1981), compararon la dieta del pez espino a nivel de sexos en el estuario Saint Lawrence, Isla Verte, Canadá, encontrando un traslape trófico significativo entre éstos. Los copépodos y huevos del pez espino fueron significativamente consumidos por los machos, mientras que las hembras lo hicieron sobre oligoquetos y ostrácodos. La diversidad trófica estomacal (índice de Levin) fue 0.53 y 0.73 en machos y hembras, respectivamente.

Jakobsen y Johnsen (1987) observaron que la actividad trófica de las hembras del pez espino al final de primavera fue dirigida hacia quironómidos, mientras que en verano lo hacen hacia cladóceros, principalmente sobre *Bosmina longispina* y en menor proporción *Daphnia longispina*. Asimismo, las hembras tienden a consumir pupas de quironómidos durante las mañanas y *B. longispina* después del mediodía.

Jakobsen et al. (1988) determinaron que la dieta de los machos de pez espino fue constante sobre presas bénticas a través del año, mientras que las presas planctónicas dominaron la dieta de las hembras en verano.

Snyder (1984) señaló una disminución en la actividad alimenticia de los peces espinos machos en estado reproductivo, a diferencia de las hembras.

Casos de canibalismo son comunes en el pez espino, especialmente sobre huevos (Hynes, 1950; Wootton, 1976), ya que los machos suelen consumirlos más que las hembras (Worgan y FitzGerald, 1981; Snyder, 1984), y este tipo de depredación

intraespecífica se intensifica con la densidad de peces espino en condición reproductiva (Hyatt y Ringler, 1989).

Etología Alimenticia

El pez espino es un depredador visual diurno (Manzer, 1976; Wootton, 1976; Gross y Anderson, 1984). Las hembras suelen alimentarse en las primeras horas de la mañana (07:00 a 11:00 h), mientras que los machos lo hacen indistintamente durante las horas luz (Worgan y FitzGerald, 1981; Jakobsen y Johnsen, 1987). La frecuencia alimenticia se intensifica con el aumento de la temperatura, por lo cual, es mayor el consumo de presas en verano que en invierno (Allen y Wootton, 1983; Elliott y Leggett, 1996).

El pez espino muestra una conducta alimenticia diferencial con la talla y tamaño de su presa, lo cual se correlaciona con el tamaño de su boca (Wootton, 1976; Piecar et al, 1990; Sandlund et al., 1992; Gill y Hart, 1994; Godin y Crossmann, 1994). Además, la morfología corporal y branquial, así como el tiempo involucrado para capturar una presa, son características que influyen en la selección del tipo de presa consumida (Schluter y McPhail, 1992; Hart, 1994).

La estrategia depredativa del pez espino es considerada por algunos autores como generalista (Cleveland, 1995), pero otros la ubican como oportunista (Wootton, 1976; Delbeek y Williams, 1989; Frände et al., 1993) dado que muestra preferencia por aquellas presas más abundantes en el ambiente.

La presencia de depredadores y parásitos, así como la condición de ayuno, son factores que provocan cambios en la actividad de forrajeo en los peces espino. Estos factores disminuyen la intensidad de forrajeo, inducen la segregación de hábitat, y

aumentan la probabilidad de ser depredado durante la búsqueda de sus presas (Fraser y Huntingford, 1986; Giles, 1987; Jakobsen et al., 1988).

La selección del tipo de presa a consumir está basada en varios factores, uno de los más importantes es el beneficio energético que dicha presa le proporciona, así como las características visuales de la misma (Hart y Gill, 1992). Atributos de las presas como son su coloración (principalmente roja), movimiento rápido, forma alargada, mayor tamaño y disponibilidad, influyen en la selección de las mismas, aunado con el estado fisiológico y de hambre del pez (Visser, 1982; Ibrahim y Huntingford, 1989; Elliott y Leggett, 1996; Hart y Gill, 1992; Gill y Hart, 1994).

OBJETIVOS

General:

Contribuir al conocimiento de la ecología alimenticia del pez espino (*Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854) en una localidad del noroeste de Baja California, México.

Específicos:

- (1) Determinar cualitativa y cuantitativamente la dieta del pez espino y su variación estacional (otoño, invierno y primavera) en una laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso.
- (2) Evaluar la composición de la dieta de esta subespecie en función de la talla y sexo.
- (3) Determinar la estrategia alimenticia de esta subespecie en función de la disponibilidad y tamaño de las presas en el ambiente, y
- (4) Contribuir con información bioecológica sobre este taxón para la elaboración de programas de conservación de sus poblaciones y de sus hábitats.

ÁREA DE ESTUDIO

El sitio de estudio, es una laguna de inundación adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, municipio de Rosarito, Baja California, México (32° 12' 16.5" N y 116° 54' 46.7" W) (Fig. 2). Esta laguna se encuentra ubicada 500 m al norte de la bocana, en lo que fue el cauce original del Arroyo El Descanso, previo a la construcción del puente La Posta de la Carretera Federal Número 1.

Esta laguna (Lámina 2) pertenece a la región hidrológica RH-IC, cuyos escurrimientos drenan al océano Pacífico (INEGI, 1995). Posee una amplia barra de arena y canto rodado que la separan de la costa inmediata, siendo ésta rebasada por los flujos extraordinarios de la pleamar (Ruiz-Campos et al., 1998).

El clima es de tipo mediterráneo y de subtipo BSks (seco templado, lluvia invernal mayor al 36%), la temperatura media anual es de 16 °C, siendo julio el mes más cálido (22° a 24 °C) y enero y febrero los más fríos (6 a 7 °C) (INEGI, 1995). La temporada de precipitación es de diciembre a febrero, con una precipitación media anual de 257.3 mm. Los meses más secos son mayo y julio, y la evaporación media anual es de 1251.1 mm (INEGI, 1995).

La región de la bocana del Arroyo El Descanso se encuentra en las formaciones geológicas que se remontan al periodo Cuaternario y se compone de calizas, limolitas y areniscas, siendo su suelo del tipo aluvial (INEGI, 1995).

La vegetación predominante circundando el cuerpo de agua, es de marisma y dunas costeras, sobresaliendo *Distichlis spicata*, *Juncus acutus*, *Salicornia bigelovii*, *Sarcocornia obtusifolia*, *Suaeda californica* y *Typha domingensis* (Ruiz-Campos et al., 1998).

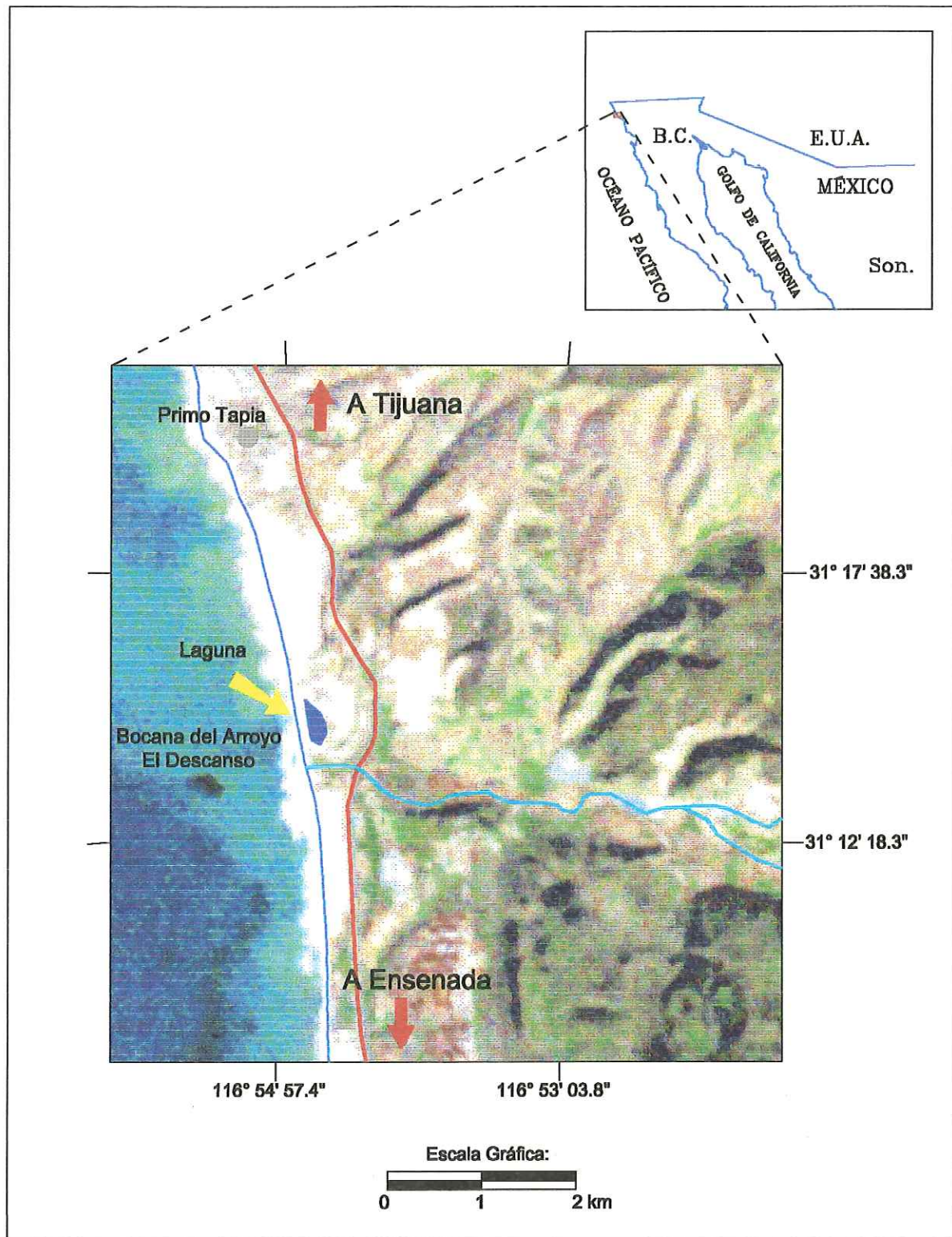


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio: laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México.



Lámina 2. Vista panorámica de la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México.

Respecto a la fauna acuática, existen cinco especies ícticas ahí registradas *Fundulus parvipinnis parvipinnis*, *Gasterosteus aculeatus microcephalus*, *Mugil cephalus*, *Gambusia affinis* y *Lepomis cyanellus*; siendo *G. a. microcephalus* la más abundante (Ruiz-Campos, et al., 1998).

La avifauna es el componente faunístico más diverso en el área, destacando especies como *Podilymbus podiceps*, *Oxyura jamaicensis*, *Casmerodius albus*, *Egretta thula*, *Ardea herodias*, *Fulica americana*, *Larus occidentalis*, *Catop semipalmatus*, e *Himantopus mexicanus* (González-Guzmán y Ruiz-Campos, 1998).

MATERIALES Y MÉTODO

Se efectuaron muestreos mensuales del pez espino y de las características de su hábitat en una laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante el periodo de noviembre de 1996 a mayo de 1997 (Fig. 1, Lámina 1). En dicho periodo estuvieron representadas las estaciones de secas (noviembre, abril y mayo) y de lluvias (diciembre a marzo).

Caracterización Físico-química

Se midieron a una misma hora (ca. 11:00 h) las variables físico-químicas de temperatura (°C), salinidad (S‰, en partes por mil [ppt]), oxígeno disuelto (O₂, en mg/l) y potencial de hidrógeno (pH) utilizando un equipo multianalizador Hydrolab Scout 2 (Hydrolab Co., Austin, Texas). Las mediciones fueron efectuadas en cada uno de los puntos de ubicación de las trampas, las cuales fueron colocadas a través del litoral lacustre.

Muestreo Ictiológico

Con base en muestreos preliminares en el sitio de estudio, y considerando la abundancia local de la subespecie, se determinó recolectar un mínimo de 30 ejemplares por muestreo y de esa manera evitar diezmar su densidad poblacional en el sitio. En aquellos casos cuando se capturaron más ejemplares de la cifra antes señalada, éstos fueron contados, medidos, sexados (sólo en época reproductiva) y retomados a su sitio de captura.

Los ejemplares de pez espino fueron capturados con nueve trampas tipo "minnow" colocadas a través de la periferia litoral del cuerpo de agua. Se utilizaron como cebos artificiales trozos de tortilla y malvaviscos.

Debido a que el pez espino es un depredador visual, las trampas fueron colocadas al atardecer (17:00 a 19:30 h) y dejadas durante un periodo de 15 h, lo cual permitió un tiempo efectivo de operación diurna de 3 a 4 horas (07:00 a 11:00 h).

En cada muestreo se tomó una submuestra de 30 ejemplares procedentes de las diferentes trampas colocadas. Los ejemplares recolectados fueron colocados en bolsas de plástico microperforadas, con su respectiva etiqueta de datos y enseguida fijados con formaldehído al 10% (neutralizado con borato de sodio) para ser transportados al laboratorio. Después de siete días, los ejemplares fueron colocados en agua corriente (un día) y posteriormente transferidos a alcohol isopropílico al 50% para su preservación.

Muestreo y Cuantificación de Presas

Pelágicas: Para obtener una muestra representativa de las presas en la columna de agua (macrohábitat pelágico), se realizaron muestreos con dos tipos de redes de arrastre: (1) red de plancton en la parte superficial, y (2) red de deriva en la parte profunda.

Las muestras en la superficie se tomaron con una red de plancton tipo Wildco (diámetro 22 cm y luz de malla de 153 μ), la cual fue movida manualmente debido a lo somero del cuerpo de agua. La distancia del arrastre fue de 40 m. Una vez recolectadas las muestras, éstas fueron colocadas en frascos y fijadas con formaldehído al 5% (neutralizado con borato de sodio), y en seguida transportadas al laboratorio para su análisis cualitativo y cuantitativo.

Las muestras en la parte profunda se efectuaron con una red de deriva, la cual consta de un marco metálico de 48 cm de ancho x 33 cm alto, el cual lleva unido una red de 100 cm de largo de forma triangular y con una luz de malla de 363 μ . Se efectuaron dos

arrastres en transectos de 25 m cada uno. Los ejemplares capturados fueron colocados en frascos y fijados con formaldehído al 5% (neutralizado) y transportados al laboratorio.

La separación y análisis de las muestras obtenidas con la red de plancton se realizaron en el laboratorio con la ayuda de un microscopio estereoscópico. Cada muestra de presas obtenida por arrastre de 40 m fue pesada en una balanza analítica (precisión 0.001 g). La contribución de los diferentes taxa mayores en la muestra de plancton fue estimada visualmente en una caja de Petri, con base en la proporción (%) que ocupa cada uno de ellos. Las presas se identificaron hasta la categoría taxonómica de familia con la ayuda de claves dicotómicas de Pennak (1978) y McCafferty (1983).

Por su parte, las muestras recolectadas con la red de deriva se lavaron en agua corriente, enseguida colocadas en una caja de Petri para la separación e identificación de los taxa presas presentes. Todos los artículos presas en la muestra fueron pesados y contados.

Bénticas: En el macrohábitat béntico se tomaron dos muestras con un nucleador tipo Wildco. Las muestras fueron preservadas en hielo (~ 4 °C) y transportadas al laboratorio para su cualificación y cuantificación.

Las muestras de bentos fueron tamizadas y lavadas para eliminar el material inorgánico (arena), donde las presas presentes fueron separadas y contadas. Los presas fueron agrupadas en taxa mayores para la cuantificación de su biomasa con la ayuda de una balanza analítica (precisión 0.001 g).

Se integró una colección de referencia del material de presas recolectado en el sitio de estudio, con el propósito de cotejar y facilitar la identificación de los taxa registrados en los contenidos estomacales del pez espino.

Análisis Cualitativo y Cuantitativo de la Dieta

Para el análisis cualitativo y cuantitativo de la dieta del pez espino, se revisaron un total de 179 ejemplares recolectados entre noviembre de 1996 y mayo de 1997.

A cada ejemplar de pez espino se le midió su longitud patrón (LP) y la anchura de su boca (a nivel de comisuras) utilizando un vernier (precisión 0.01 mm).

El estómago de cada ejemplar fue extraído a nivel de esófago y esfínter pilórico, y su contenido colocado en una caja de Petri, donde los diferentes rubros alimenticios fueron separados, identificados (a nivel de familia) y contados con la ayuda de un microscopio estereoscópico. Solamente las presas completas fueron medidas con un micrómetro ocular, considerando la longitud corporal. En el conteo de las presas, las cabezas fueron consideradas como individuos, sin embargo otros fragmentos fueron considerados como material orgánico no identificables (MONI).

Varias medidas cuantitativas que describen la composición de la dieta fueron calculadas: Porcentaje de frecuencia de aparición (% FA) del taxón presa j , fue calculado como el porcentaje de los estómagos que contienen el taxón presa j . Porcentaje numérico (%N) del taxón presa j , fue calculado como el porcentaje que le corresponde al número total identificable del taxón presa j en todos los estómagos analizados, y dividido en relación al número total de taxa presas identificables en todos los estómagos. Porcentaje de volumen (%V) del taxón presa j , el cual fue calculado como una proporción del volumen total identificable de todos los contenidos estomacales. Debido a que las presas pequeñas tienden a flotar en un cilindro graduado, el volumen relativo de cada taxón presa fue estimado con la ayuda de una plantilla cuadrículada que fue colocada debajo de una caja de Petri. El porcentaje que ocupa cada taxón en relación al total de presas en el contenido estomacal fue calculado como: $\%V_j = V_j/V * 100$, donde V_j = número de celdas ocupadas

por el taxón presa j , y V = número total de celdas ocupadas por todos los taxa presas en el contenido estomacal.

El índice de importancia relativa (IIR, Pinkas et al., 1971) fue calculado para cada uno de los taxa presas identificados, en donde se integran las tres medidas de la dieta antes descritas, como: $IIRa = (\%N + \%V) (\%FA)$. Para propósitos comparativos, el valor absoluto de IIRa de cada taxón presas fue expresado en porcentaje del total de los valores de IIRa de los taxa presa identificados, como: $\%IIRa = [IIRa / \sum IIRa] * 100$.

La similitud trófica entre clases de talla (I = 30 a 45 mm, y talla II = 46 a 60 mm) y meses de muestreo para el pez espino, se calculó con la ecuación de traslape de nicho de Schoener (1970): $\alpha = [1 - 0.5 (\sum |P_{xj} - P_{yj}|)] * 100$, donde α = traslape trófico, P_{xj} = proporción del taxón presa j (%IIRa) en la dieta del grupo x (e.g., clase de talla o mes de muestreo x), y P_{yj} = proporción del taxón presa j (%IIRa) en la dieta del grupo y (e.g., clase de talla o mes de muestreo y). La significancia del traslape (α) se consideró para valores $\geq 60\%$ (0.60; Zaret y Rand, 1971).

La diversidad trófica (presas) fue calculada por estómago, utilizando una modificación del índice de diversidad de Shannon-Wiener, en base 2 (Pielou, 1975), $H' = - \sum P_j * \ln P_j$, donde P_j = es el número de presas del taxón presa j en el estómago de cada pez ($P_j = n_j / N$); n_j = proporción del taxón presa j con respecto al número total de presas en el estómago (N), y s = número total de taxa (tipos) presas en el estómago.

La correlación de Pearson (r , Sokal y Rohlf, 1981) fue calculada para determinar la relación entre el tamaño promedio de presas consumida y el tamaño de la boca del pez. Asimismo, se calculó la correlación (r) entre el tamaño promedio de todas las presas combinadas y el tamaño del pez (LP).

Para determinar el tipo de estrategia alimenticia exhibida por el pez espino, se utilizaron dos índices ecológicos: (1) Índice de Amplitud de Nicho Trófico de Levin (1968), $NB = [1 / (R * \sum P_j)]$, donde P_j = proporción del taxón presa j (%IRa) en la dieta del pez, y R = número de recursos (tipos) presa disponibles en el ambiente; y (2) Índice de Similitud Proporcional de Feinsinger et al. (1981): $PS = 1 - [0.5 \sum |p_j - q_j|]$, donde: P_j = proporción del taxón presa j en la dieta, y q_j = proporción de ese mismo taxón presa en el ambiente (% N). El criterio para asignar el tipo de estrategia alimenticia fue basado en Rachlin et al. (1989).

RESULTADOS

I. Caracterización de Hábitat

I. 1 Parámetros Físico-químicos

Los valores promedio de cada uno de los parámetros físico-químicos registrados (11:00 h) en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante el periodo de estudio (noviembre 1996 a mayo 1997), se describen a continuación:

La temperatura registró su valor mínimo en diciembre (14.5 °C) y el máximo en mayo (27.2 °C) (Fig. 2a), con poca variación de enero (16.2 °C) a abril (18.4 °C).

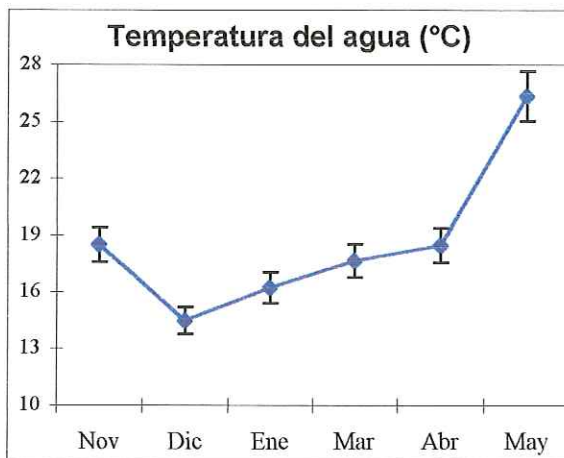
El potencial de iones hidrógeno (pH) osciló de 8.13 en enero a 9.14 en noviembre (Fig. 2b). En general, los valores bajos de pH se presentaron en invierno y los más altos en otoño y primavera.

La salinidad presentó relativamente poca variación durante el periodo de estudio, particularmente de noviembre (9.5 ‰) a abril (9.9 ‰) (Fig. 2c). En mayo se registró un aumento significativo de la salinidad en la laguna (14.5 ‰).

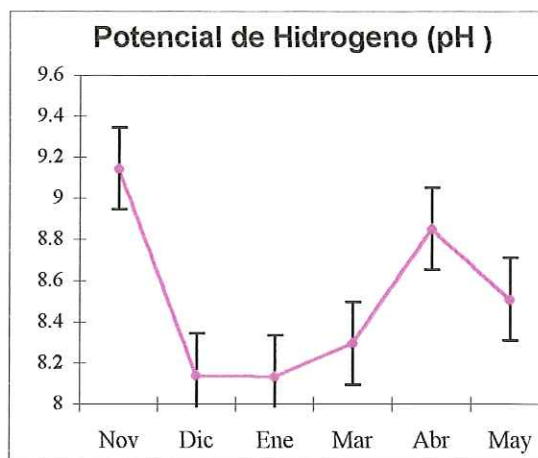
El oxígeno disuelto (Fig. 2d) demostró un comportamiento ascendente durante el periodo de estudio, de 2.5 mg/l en noviembre a 14.6 mg/l en mayo. Este incremento en el oxígeno disuelto fue concordante con el incremento de la temperatura y la productividad primaria del sistema.

I. 2 Componente Pelágico

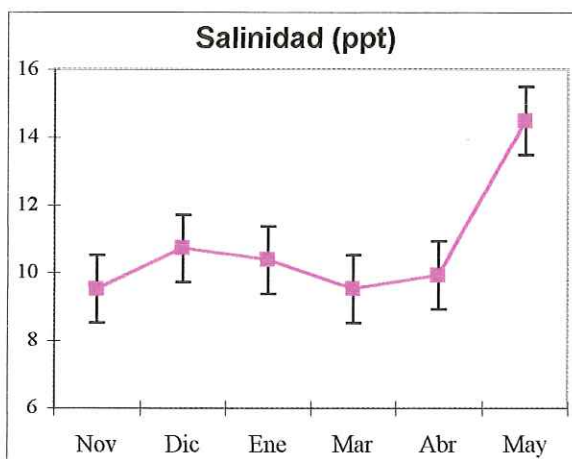
La biomasa relativa del componente pelágico en la laguna durante el periodo de estudio, registró a los copépodos Cyclopoidea (52.9%) y los hemípteros (23.4%) como



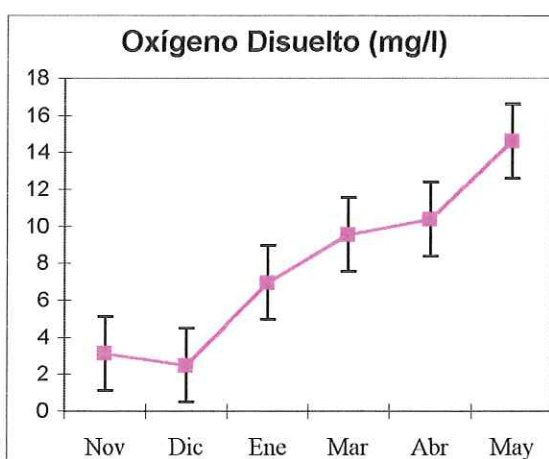
a)



b)



c)



d)

Figura 2. Parámetros físico-químicos registrados en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante el periodo de noviembre 1996 a mayo 1997. a) Temperatura, b) Potencial de iones hidrógeno, c) Salinidad y d) Oxígeno disuelto. Las barras verticales indican la desviación estándar.

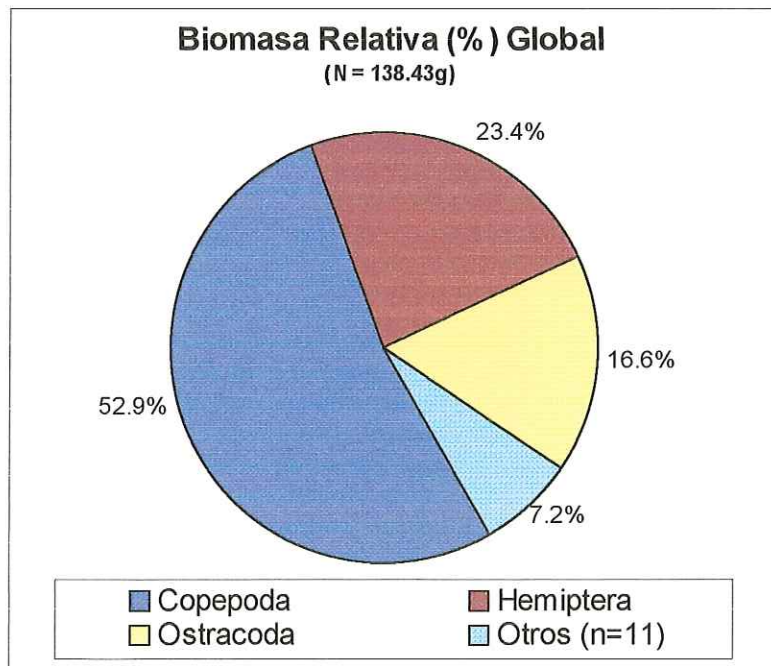


Figura 3. Biomasa relativa (%) global de presas pelágicas en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Biomasa total de la muestra.

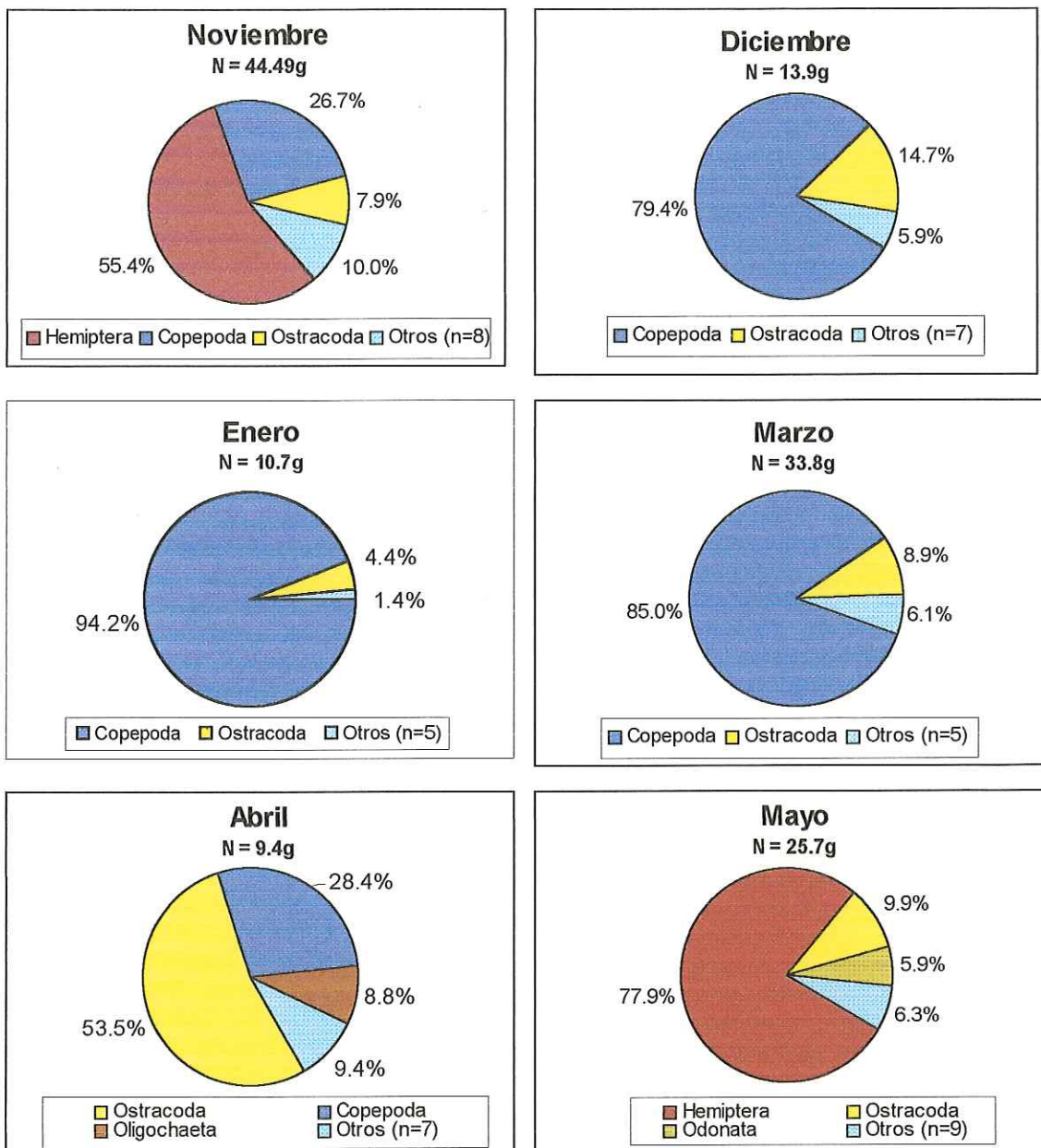


Figura 4. Biomasa relativa (%) mensual de presas pelágicas en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Biomasa total de la muestra.

los más importantes (Fig. 3). El resto de las presas mostraron porcentajes de biomasa entre 1.2% (rotíferos) y 16.6% (ostrácodos).

La biomasa relativa a nivel mensual (Fig. 4) se presentó de la siguiente manera: en noviembre, los hemípteros fueron los más abundantes (55.4%), seguidos por los copépodos (26.7%); en diciembre, los copépodos ocuparon el primer lugar en orden de importancia con un 79.4%; en enero, de nuevo los copépodos (94.2%) fueron los más dominantes al igual que en marzo (85.0%); en abril, los ostrácodos (53.5%) y copépodos (28.4%) fueron los más sobresalientes; y en mayo, los hemípteros dominaron en biomasa con un 77.9%.

I. 3 Componente Béntico

La biomasa relativa de las presas bénticas (todas las presas combinadas), registró como los artículos presa más importantes a los poliquetos (52.4%) y los gasterópodos (45.5%) (Fig. 5).

Mensualmente (Fig. 6), las presas bénticas más dominantes fueron en el orden siguiente: noviembre, poliquetos (70.3%) y gasterópodos (29.7%); diciembre, poliquetos (58.0%) y gasterópodos (41.9%); enero, poliquetos (56.5%) y gasterópodos (43.0%); marzo, poliquetos (53.8%) y gasterópodos (43.7%); abril, poliquetos (55.1%) y gasterópodos (44.0%); y en mayo, los gasterópodos y poliquetos con un 71.1% y 20.4%, respectivamente.

Un total de 21 taxa presas fue registrado en ambos componentes combinados (pelágico y béntico), de los cuales el pelágico presentó el mayor número de taxa (Tabla I).

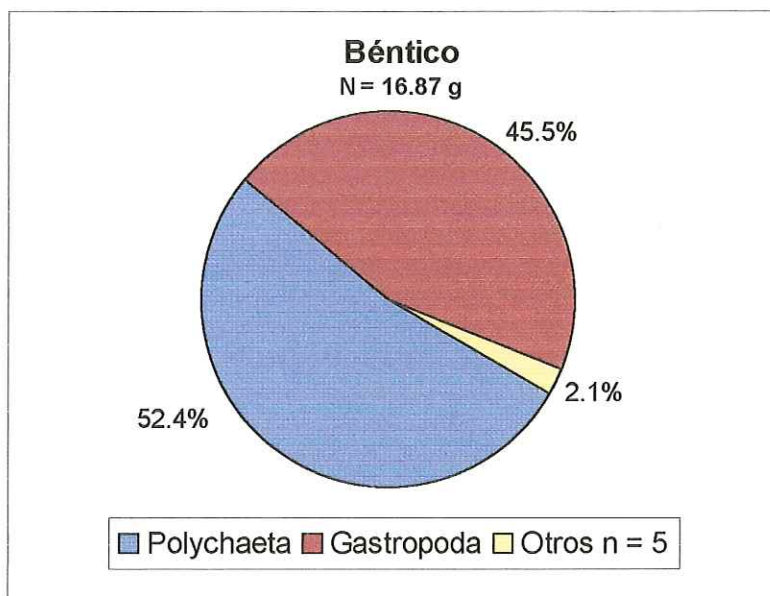


Figura 5. Biomasa relativa (%) global de presas bénticas en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Biomasa total de la muestra.

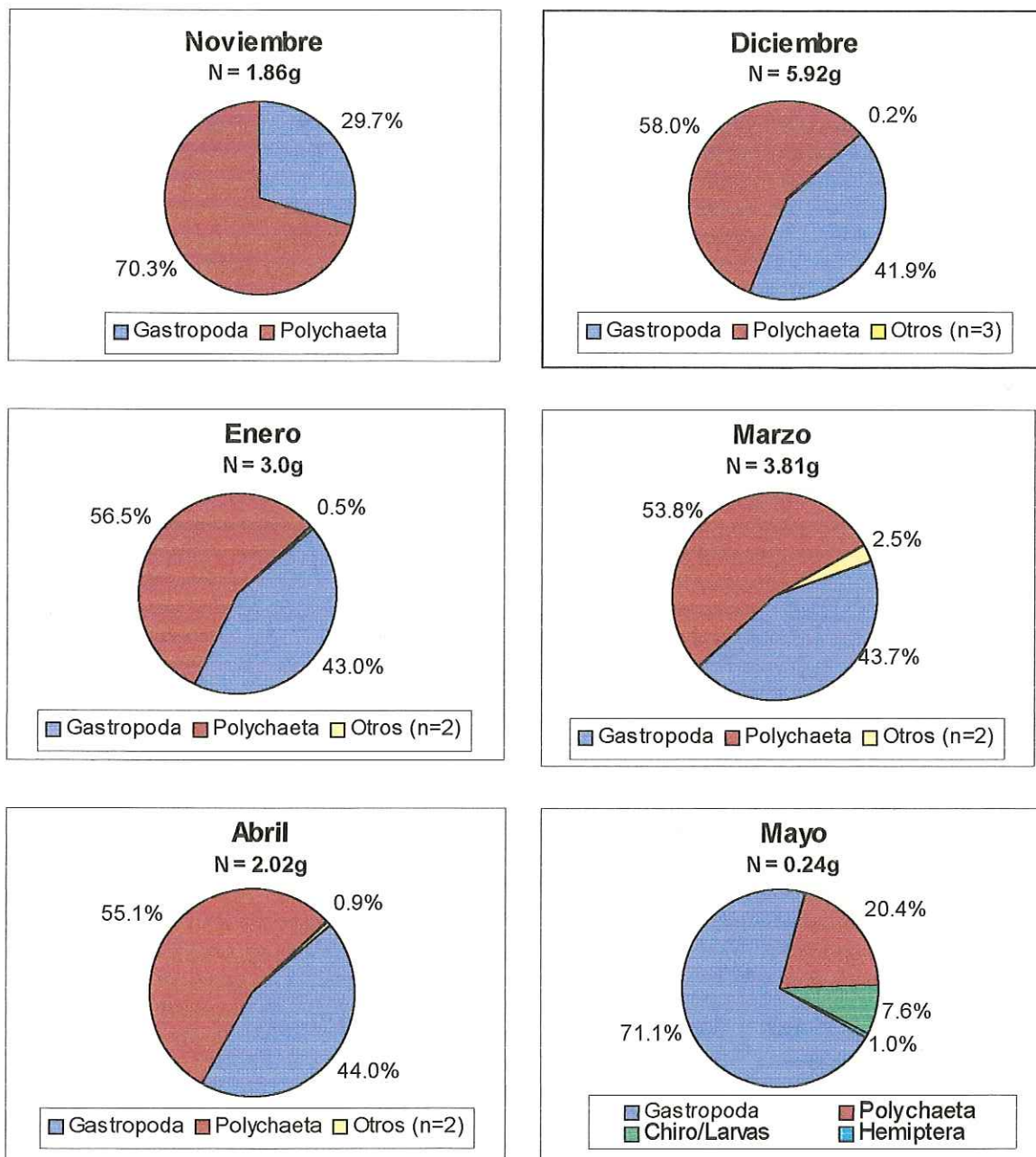


Figura 6. Biomasa relativa (%) mensual de presas bénticas en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Biomasa total de la muestra.

Tabla I. Taxa presas acuáticos potenciales (bénticos y pelágicos) en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante el periodo de noviembre de 1996 a mayo de 1997.

Taxa pre	Bénticos	Pelágicos
Material vegetal	X	X
Insecta		
Corrodentia		
Trichodectidae		X
Hymenoptera		
Formicidae	X	X
Coleoptera		
Hydrophilidae		
<i>Holophofus</i>		X
<i>Helochares</i>		X
Dysticidae		X
Hemiptera		
Corixidae		
<i>Sigara</i>		X
Notonectidae		
<i>Buena</i>		X
Isopoda		X
Plecoptera		
Nemuridae		X
Odonata		
Coenagrionidae		X
Ephemeroptera		
Batidae		X
Diptera		
Chironomidae		
<i>Pentaneura</i>	X	X
Psychodidae		X
Hydracarina		
Elyoidea		X
Oligochaeta		
Polychaeta		X
	X	
Gastropoda	X	X
Crustacea		
Copepoda		
Cyclopoidea	X	X
Ostracoda		X
Pisces		
Poeciliidae		
<i>Gambusia affinis</i>		X
Gasterosteidae		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>		X
<i>microcephalus.</i>		

I. 4 Diversidad de Presas

Pelágicas: La diversidad de presas en el macrohábitat pelágico de la laguna fue cambiante durante el periodo de estudio. Los valores más altos se obtuvieron en noviembre ($H' = 1.23$) y abril ($H' = 1.26$) y los menores en enero y marzo ($H' = 0.26$ y 0.58 , respectivamente) (Fig. 7).

Bénticas: La diversidad de las presas bénticas a través del periodo de estudio fue generalmente baja, exhibiendo un ligero aumento conforme avanzaron los meses de muestreo (Fig. 7). El mes más diverso ($H' = 0.80$) fue mayo y el menos ($H' = 0.61$) noviembre.

II Análisis de Contenido Estomacal

II.1 Composición Taxonómica

La composición taxonómica del contenido estomacal de 179 ejemplares del pez espino *Gasterosteus aculeatus microcephalus*, de la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, durante el periodo de estudio, registró un total de 12 taxa presa. De los taxa registrados, seis pertenecen a Insecta, dos a Crustacea, y con una cada una para Acarida, Rotifera, Pisces y Chlorophyta (Tabla II).

Diciembre registró el mayor número de taxa presas (11), seguido por enero, marzo y abril con 10 cada uno; el resto de los meses (noviembre y mayo) presentaron 8 taxa cada uno. El porcentaje de MONI en el total de contenidos estomacales analizados fue de 37%.

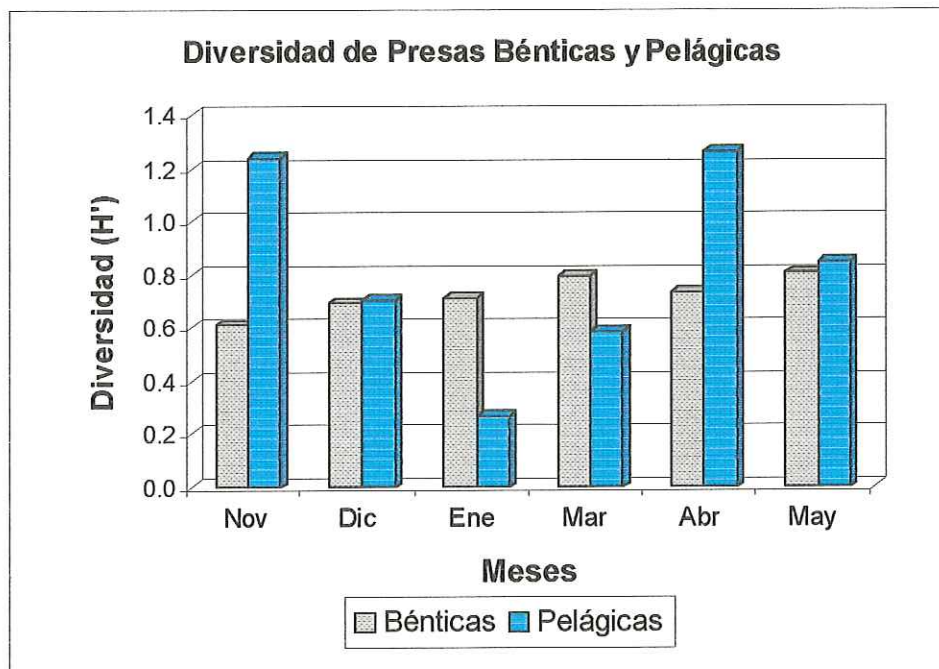


Figura 7. Diversidad de presas potenciales bénticas y pelágicas, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997).

Tabla II. Composición de la dieta del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México. Noviembre de 1996 a enero de 1997. Número de ejemplares examinados = 179.

Artículo Alimenticio	Número	Tamaño promedio (mm)	%FA	%N	%V	%IIRi
Copepoda (Cyclopoidea)	9767	0.51	76.54	65.85	28.78	43.78
Corixidae	140	1.50	20.67	0.94	8.17	3.62
Chironomidae/Larvas	1450	3.25	73.18	9.78	36.89	39.06
Chironomidae/Pupas	101	3.19	16.2	0.68	10.22	2.25
Diatomeas	612	0	8.94	4.13	0.17	0.11
H. De Corixidae	219	0.56	26.26	1.48	2.55	1.93
H. del pez espino	110	1.61	8.94	0.74	5.95	1.34
Hydracarina	75	0.46	15.64	0.51	0.41	0.19
Odonata	3	6.67	1.68	0.02	0.73	0.11
Ostracoda	1260	0.66	46.93	8.5	3.71	4.27
Plecoptera	1	0	0.56	0.01	0.0056	<0.01
Rotifera	1094	0.20	34.64	7.38	3.26	3.33
Total	14832					

II. 2 Composición Trófica

Global: Con base en el índice de importancia relativa (%IIR), los taxa presa más importantes en la dieta del pez espino a través del periodo de estudio, fueron los copépodos (43.8%) y las larvas de quironómidos (39.1%) (Fig. 8). El resto de los rubros tróficos contribuyeron con valores por debajo del 5% en la composición de la dieta (Fig. 8).

Mensual: La composición de la dieta fue dominada en la mayoría de los meses estudiados, con excepción de mayo, por copépodos y larvas de quironómidos (Fig. 9). Los copépodos dominaron la dieta de noviembre (52.2%) a marzo (59.9%), sin embargo, en abril, las larvas de quironómidos (58.9%) fueron las más importantes, seguidas por

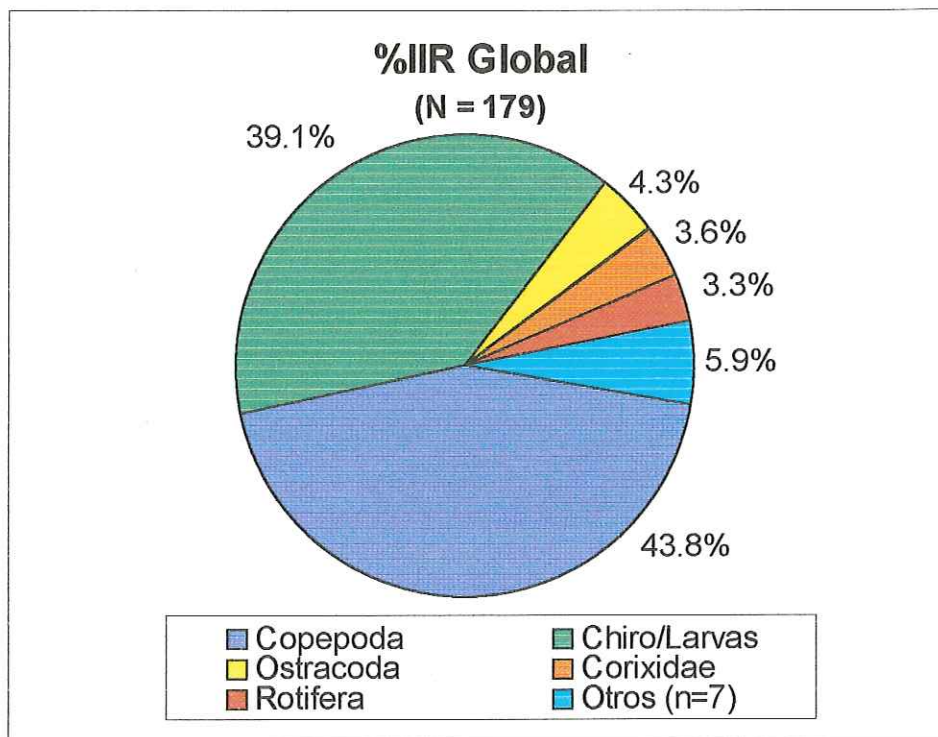


Figura 8. Espectro alimenticio global (todos los meses combinados) del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, según el índice de importancia relativa (%IIR), en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.

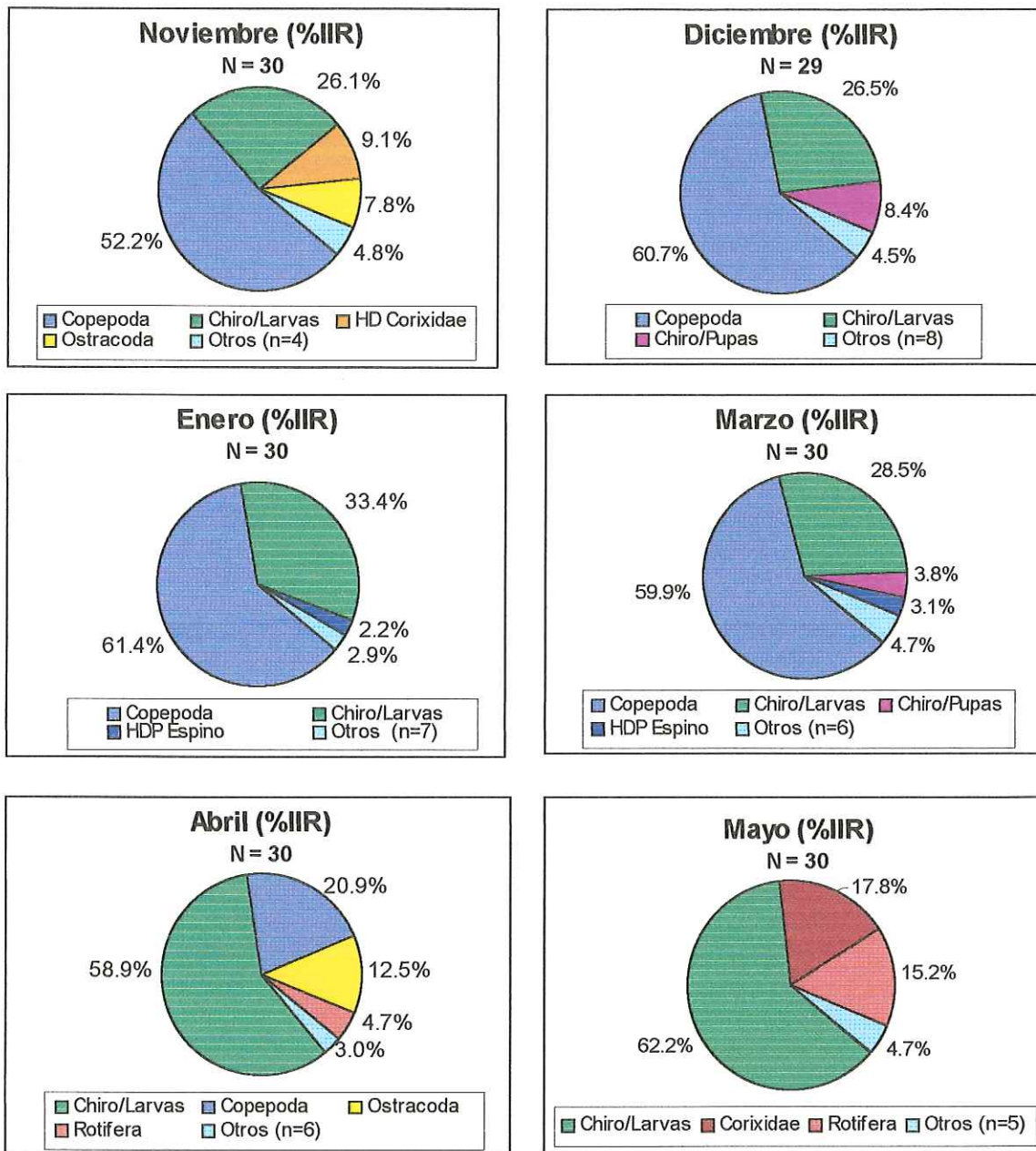


Figura 9. Espectro alimenticio mensual del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997), según el índice de importancia relativa (%IIR). N = Número de estómagos examinados.

los copépodos (20.9%). En mayo continuó la dominancia de larvas de quironómidos (62.2%), seguidas por corixidos (17.8%) y rotíferos (15.2%) (Fig. 9).

Clases de Talla: El intervalo de longitud patrón (LP) registrado en los peces examinados osciló entre 25 y 56 mm. La composición trófica de las dos clases de talla durante el periodo de estudio (todos los meses combinados), se ilustra en la figura 10. La dieta de la clase de talla I (30-45 mm) fue dominada por copépodos (52.1%) y larvas de quironómidos (28.5%). En la clase de talla II (46-60 mm), la dieta presentó una composición similar a la anterior, destacando los copépodos (53.5%) y las larvas y pupas de quironómidos (16.8% y 14.1%, respectivamente) (Fig. 10).

La composición trófica a nivel mensual para la clase de talla I se ilustra en la figura 11, existiendo una preferencia por copépodos de noviembre (37.2%) a marzo (74.5%), con un repunte en diciembre (81.9%). En esos mismos meses, las larvas de quironómidos ocuparon el segundo lugar con valores de 12.6% (diciembre) a 35.8% (noviembre). En abril, los taxa presa más abundantes en los estómagos fueron las larvas de quironómidos (40.4%), copépodos (29.9%) y rotíferos (15.0%). En mayo, hubo un mayor consumo de larvas de quironómidos (50.6%) y rotíferos (38.0%).

En la clase de talla II (46-60 mm), la dieta en diciembre estuvo compuesta principalmente por copépodos (43.9%) y pupas y larvas de quironómidos (37.6% y 16.3%, respectivamente) (Fig.12). A nivel mensual, los copépodos fueron los taxa presa de mayor proporción en la dieta, con valores entre 42.9% (abril) y 76.1% (marzo). El elenco de taxa en mayo consistió de larvas de quironómidos (25.3%), corixidos (23.4%) y copépodos (19.4%). Cabe mencionar que en noviembre no se presentaron ejemplares de la clase de talla II.

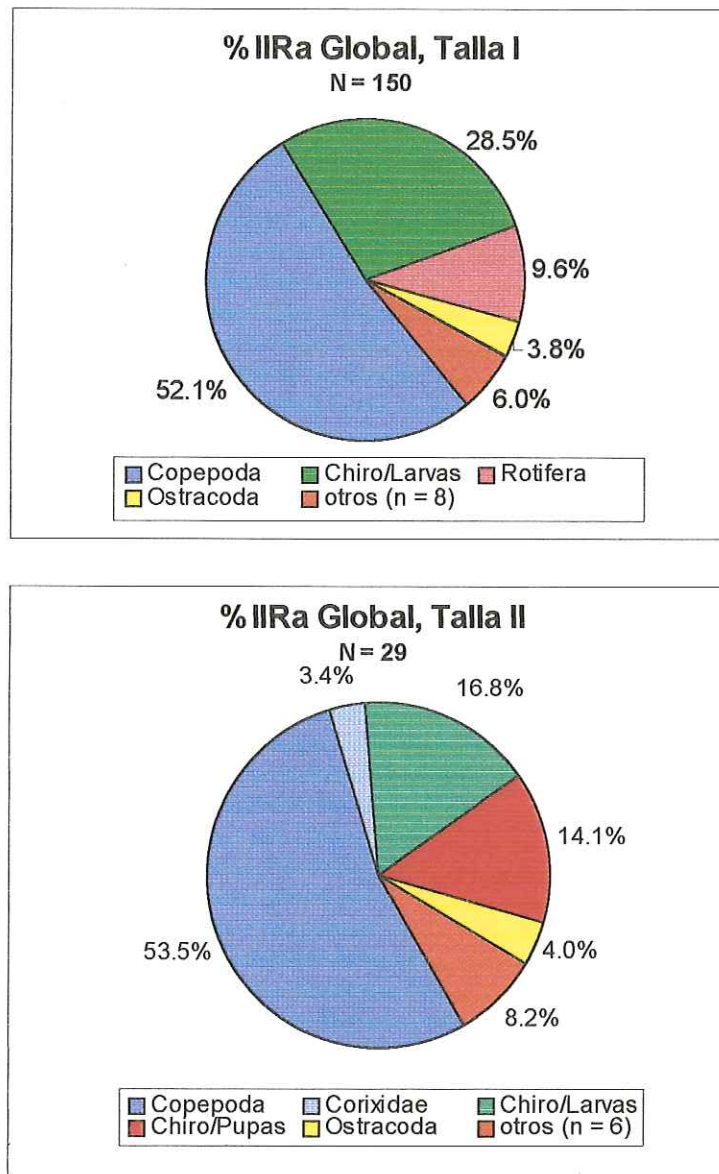


Figura 10. Composición trófica global por clase de talla del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). Clase de talla I (30-45 mm LP), y clase de talla II (46-60 mm LP). N = Número de estómagos examinados.

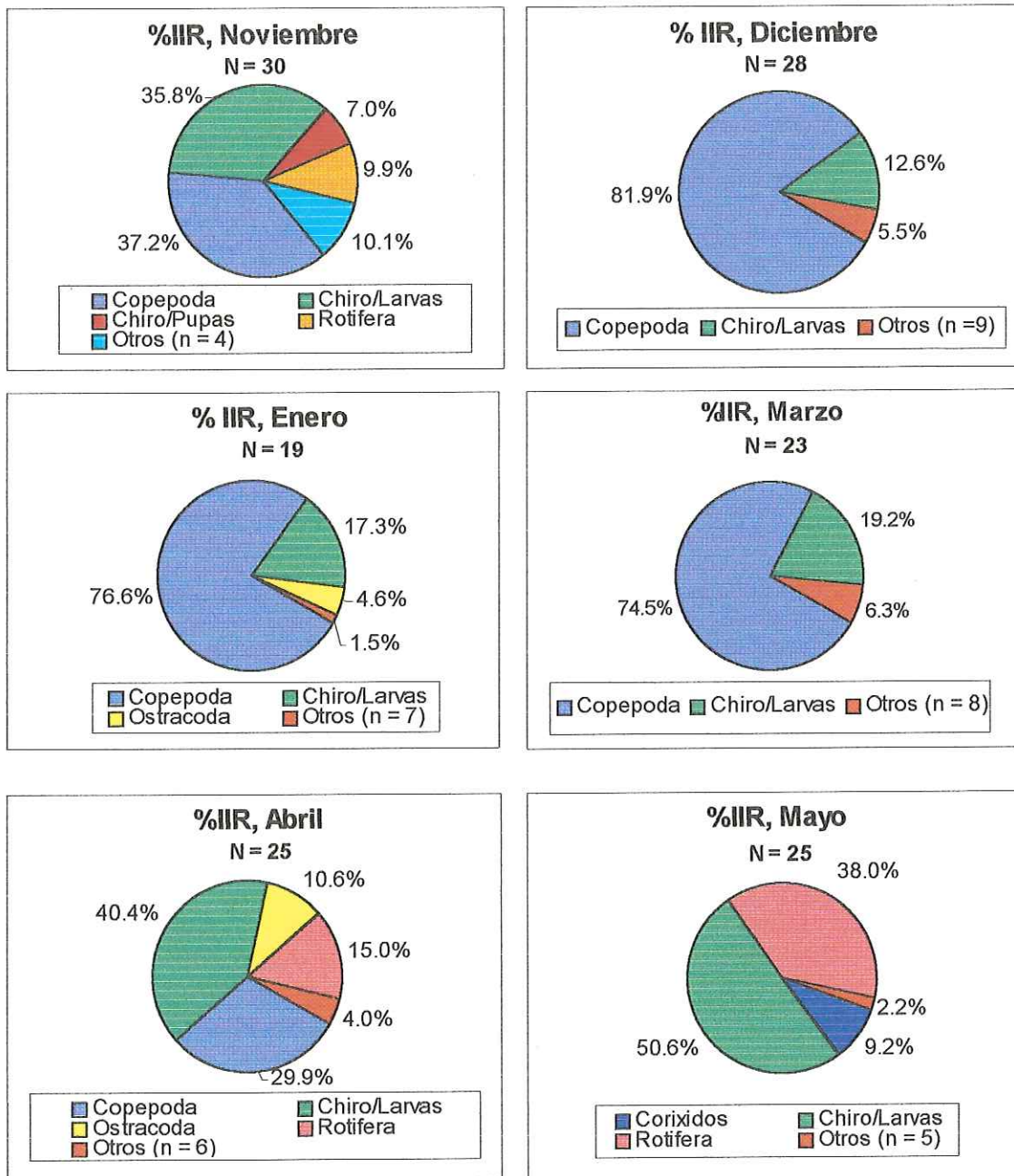


Figura 11. Espectro alimenticio mensual de la clase de talla I (30-45 mm LP) del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Números de estómagos examinados.

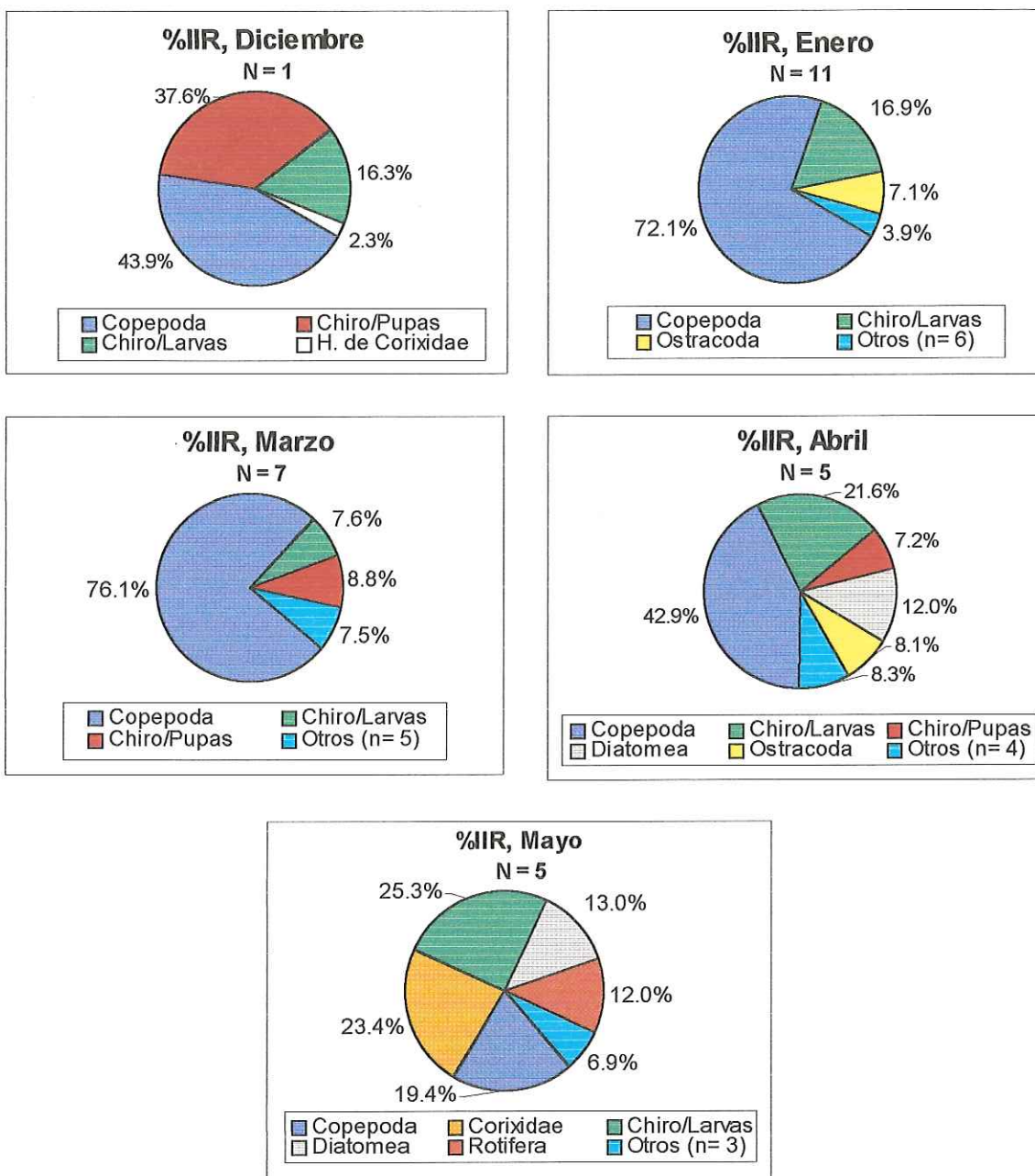


Figura 12. Espectro alimenticio mensual de la clase de talla II (46-60 mm LP) del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.

Sexos: La composición trófica global por sexos del pez espino (todos los meses combinados) en las hembras fue dominada por copépodos (47.0%) y larvas de quironómidos (33.0%) (Fig. 13). En los machos, al igual que en las hembras, los copépodos (54.7%) y larvas de quironómidos (23.4%) fueron los más dominantes.

A nivel mensual, se observó una alternancia en la dominancia de los taxa presa en la dieta de las hembras (Fig. 14). En noviembre, las larvas de quironómidos registraron 42.7% y copépodos 33.9%; en diciembre y enero, los copépodos con un 80.3% y un 78.6%, respectivamente; en marzo, los copépodos (51.8%) y las larvas de quironómidos (37.3%); en abril, las larvas de quironómidos (43.6%) y los copépodos (27.5%); por último, en el mes de mayo, las larvas de quironómidos (54.7%) y rotíferos (25.8%) (Fig.14).

Los machos tuvieron una dieta similar a la de hembras, donde los copépodos fueron también los dominantes de noviembre a abril, con valores entre 38.3% (noviembre) y 86.6% (marzo) (Fig. 15). Por su parte, la dieta en mayo fue dominada por rotíferos (51.9%) y larvas de quironómidos (35.7%).

II. 3 Similitud Trófica

Global: La similitud de la dieta del pez espino (sexos y clases de tallas combinadas) fue significativa ($\geq 60\%$) entre los meses de noviembre a marzo, siendo más alta la similitud entre diciembre y enero (89.8%), diciembre y marzo (93.2%), y enero y marzo (92.4%) (Tabla III).

La composición de la dieta en abril y mayo difirió significativamente del resto de los meses, con valores oscilando entre 32.2% (diciembre vs mayo) y 57.8% (enero vs abril) (Tabla III). La dieta en abril y mayo fue significativamente similar (68.4%).

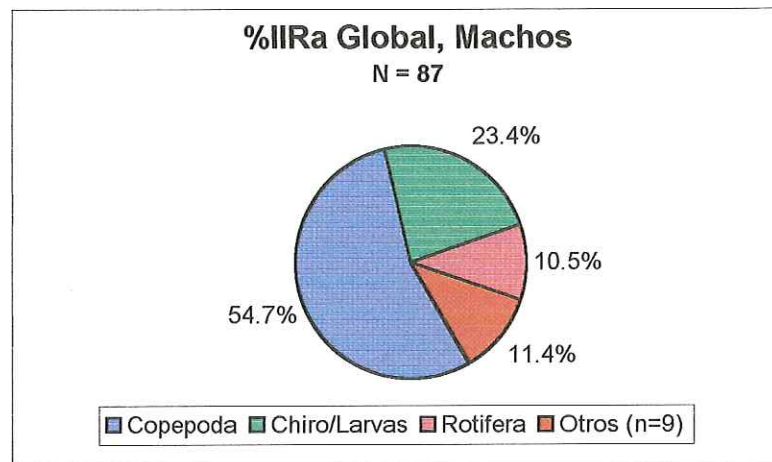
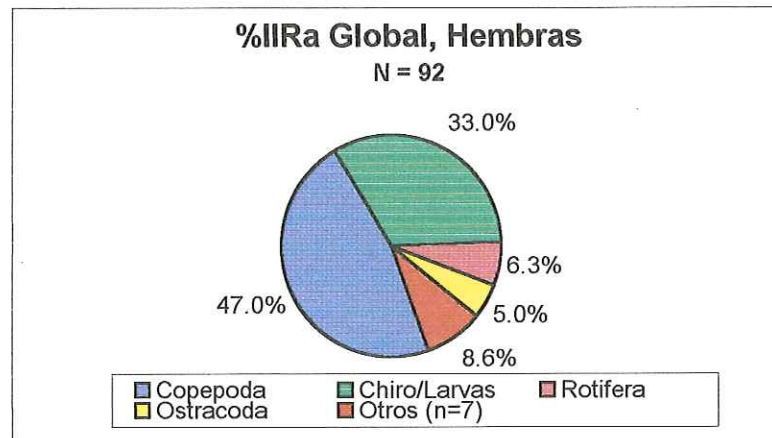


Figura 13. Espectro alimenticio global por sexos del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.

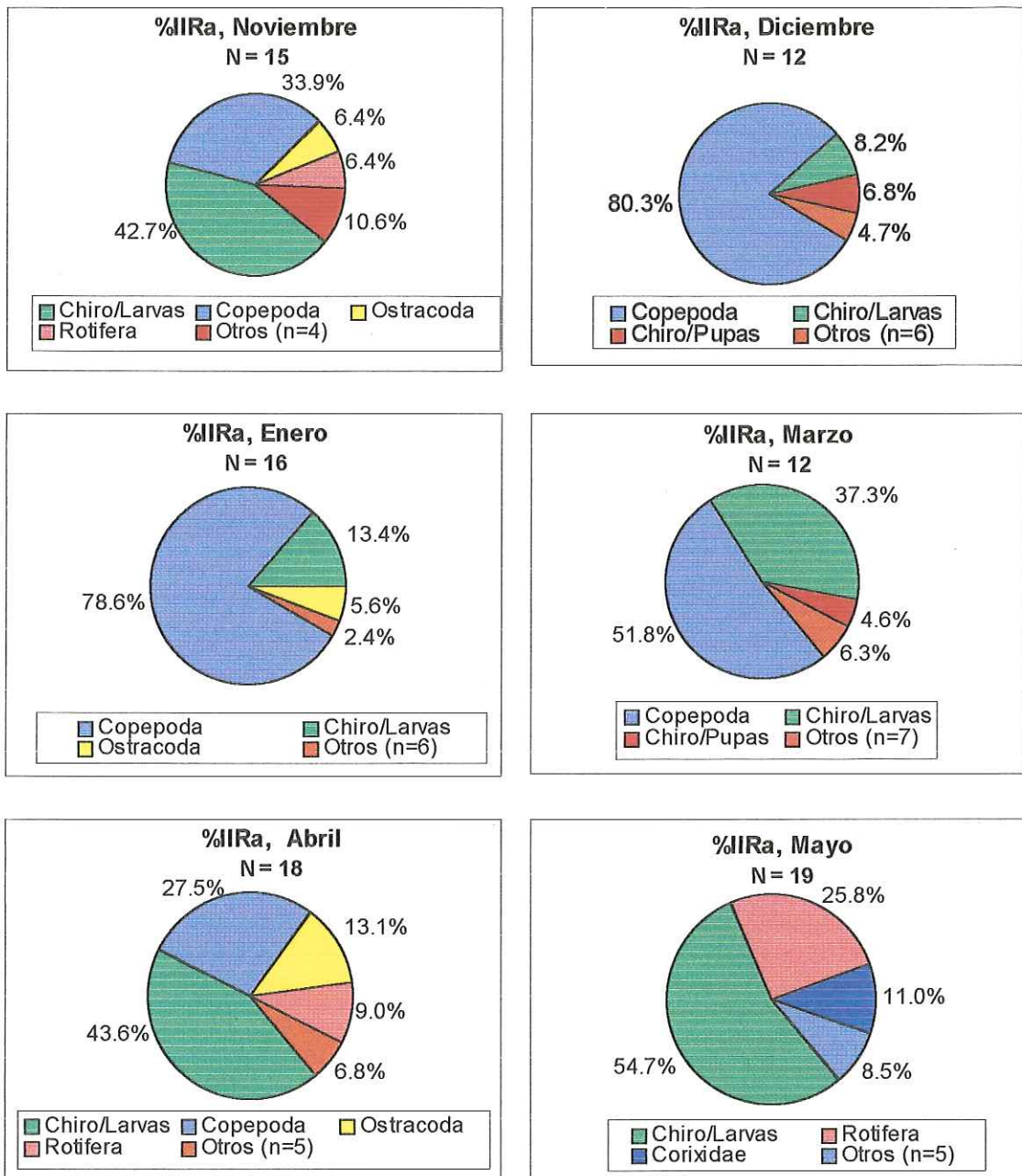


Figura 14. Espectro alimenticio mensual en hembras del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.

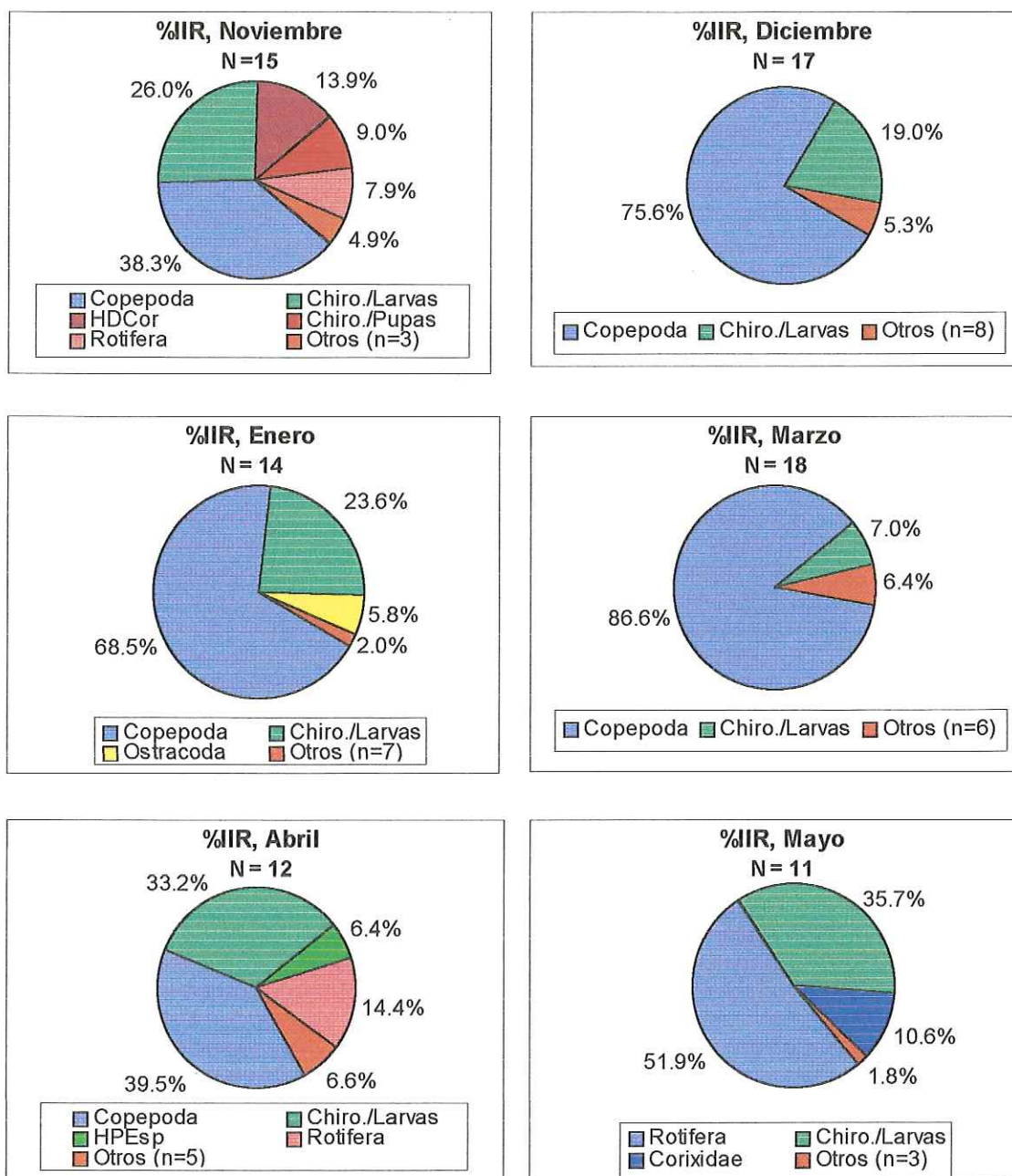


Figura 15. Espectro alimenticio mensual en machos del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = Número de estómagos examinados.

Tabla III. Similitud (%) de la dieta (Índice de Schoener) a nivel mensual del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997).

Mes	Noviembre	Diciembre	Enero	Marzo	Abril	Mayo
Noviembre	xxxxxxxx	83.8	80.1	84.0	56.9	33.3
Diciembre		xxxxxxxxxx	89.8	93.2	50.2	32.2
Enero			xxxxxxxx	92.4	57.8	37.7
Marzo				xxxxxxxxxx	54.2	35.4
Abril					xxxxxxxx	68.4
Mayo						xxxxxxx

Clases de Talla: La similitud de la dieta entre clases de tallas del pez espino (I = 30-45 mm, y II = 46-60 mm) registró valores no significativos en noviembre (50.0%), diciembre (59.4%) y mayo (36.8%). Sin embargo, en enero, marzo y abril, la similitud fue significativa con valores de 94.5%, 87.9% y 61.9%, respectivamente.

Sexos: La dieta entre sexos del pez espino fue significativamente similar en noviembre (70.3%), diciembre (87.9%), enero (88.7%), marzo (62.6%) y abril (66.7%); mientras que en mayo la similitud fue baja (47.8%).

II. 4 Amplitud de Nicho Trófico y Similitud Proporcional

La amplitud de nicho trófico (NB) durante el periodo de estudio (todos los meses combinados), fue de 0.136. El valor más alto NB se registró en noviembre (0.187) y el más bajo en diciembre (0.131).

El índice de similitud proporcional (PSI) durante el periodo de estudio fue de 0.53. La mayor similitud se registró de diciembre (0.58%) a marzo (0.66%), mientras que los valores más bajos correspondieron a noviembre, abril y mayo (0.39%, 0.38% y 0.20%, respectivamente).

Las proporciones de los taxa presas consumidos por el pez espino y la disponibilidad de las presas en el ambiente, se ilustra de manera mensual en las figuras 16 a 21.

De acuerdo a éstos dos índices, el pez espino se comportó en general como un depredador de tipo especialista (NB bajo y PSI bajo); pero de diciembre a marzo, se comportó como un oportunista (NB bajo y PSI alto). La estrategia especialista indica que existe una baja correlación entre la proporción de presas consumidas y la proporción de presas en el ambiente, lo cual significa que los peces se alimentan de un grupo selecto de recursos presas. En la estrategia del tipo oportunista, donde los peces consumen un estrecho repertorio de tipos de presas, los cuales tienden a ser abundantes en el ambiente.

II. 5 Diversidad Trófica

Global: La diversidad trófica (por estómago) promedio para el pez espino (sexos y clases de tallas combinadas) fue significativamente diferente entre los meses estudiados (Prueba Anova, $F= 9.90$, $p= <0.001$), correspondiendo el valor más alto a noviembre ($\bar{X}= 1.04 \pm 0.35$ SD) y el más bajo a diciembre ($\bar{X} = 0.42 \pm 0.31$ SD) (Fig. 22).

Clases de Talla: La diversidad trófica promedio fue estadísticamente similar entre las clases de talla I ($\bar{X}= 0.67 \pm 0.45$ SD) y II ($\bar{X}= 0.68 \pm 0.37$ SD) (Prueba t de Student, $t= 0.85$, $p>0.05$).

A nivel mensual (Fig. 23), la diversidad trófica de la clase de talla I varió significativamente (Prueba Anova, $F= 8.62$, $p= <0.001$), exhibiendo el valor máximo en noviembre ($\bar{X}= 1.04 \pm 0.35$ SD) y el mínimo en diciembre ($\bar{X}= 0.42 \pm 0.39$ SD). En el caso

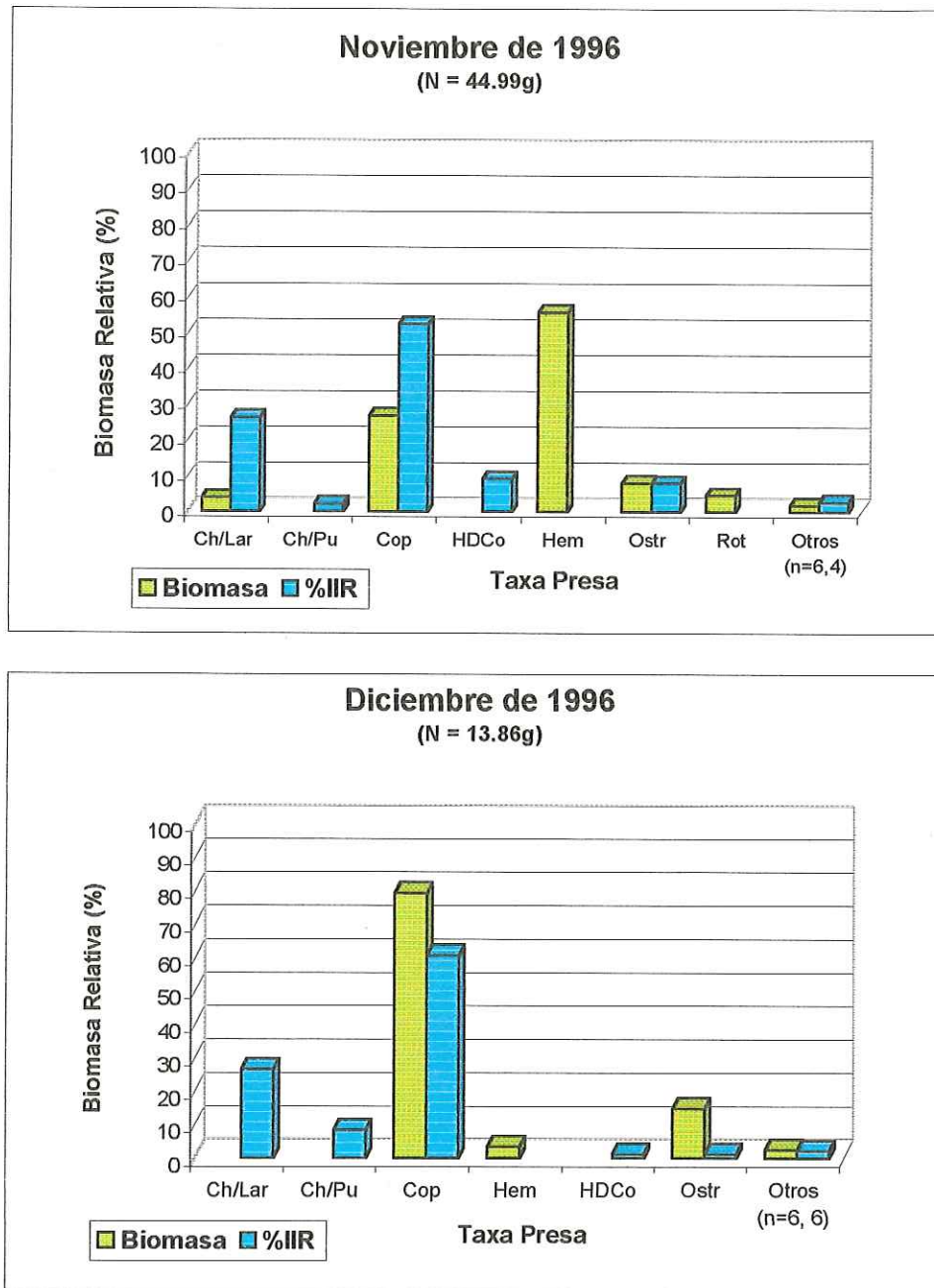


Figura 16. Biomasa relativa mensual de presas pelágicas y composición de la dieta (%IIR) del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante noviembre y diciembre de 1996. N = Biomasa total de la muestra.

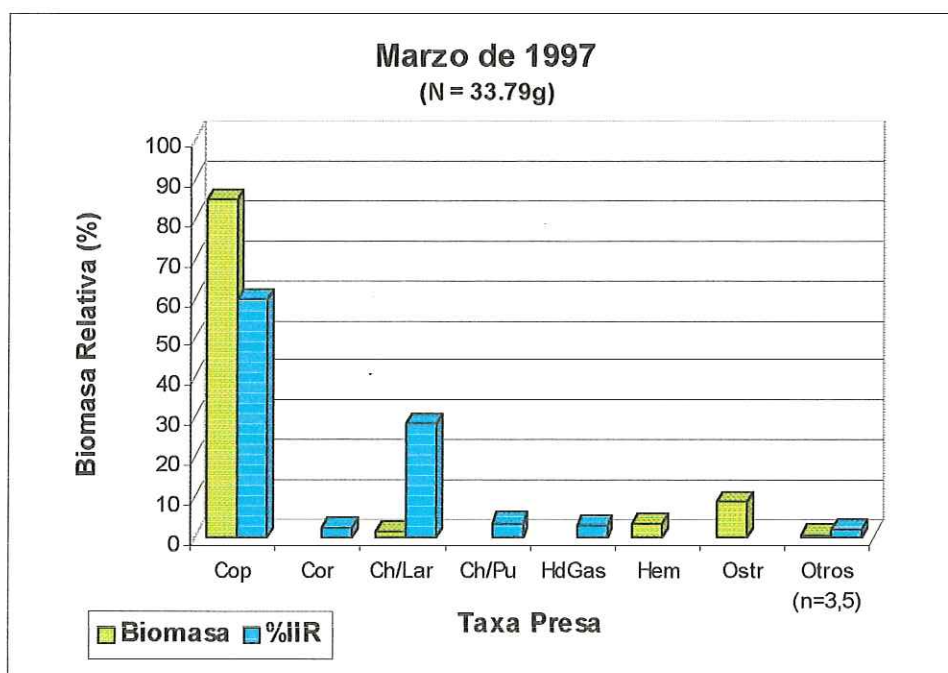
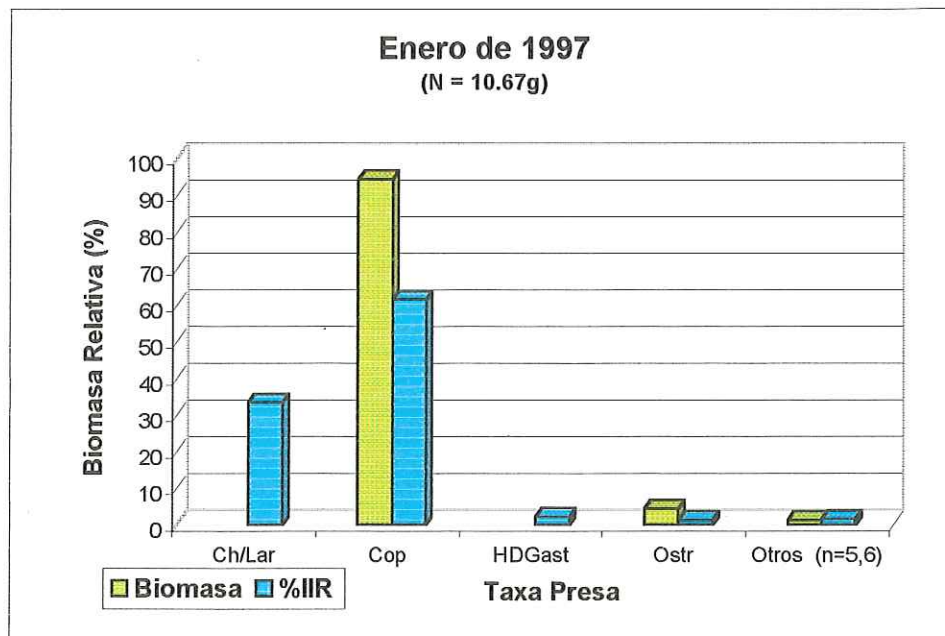


Figura 17. Biomasa relativa mensual de presas pelágicas y composición de la dieta (%IIR) del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante enero y marzo de 1997. N = Biomasa total de la muestra.

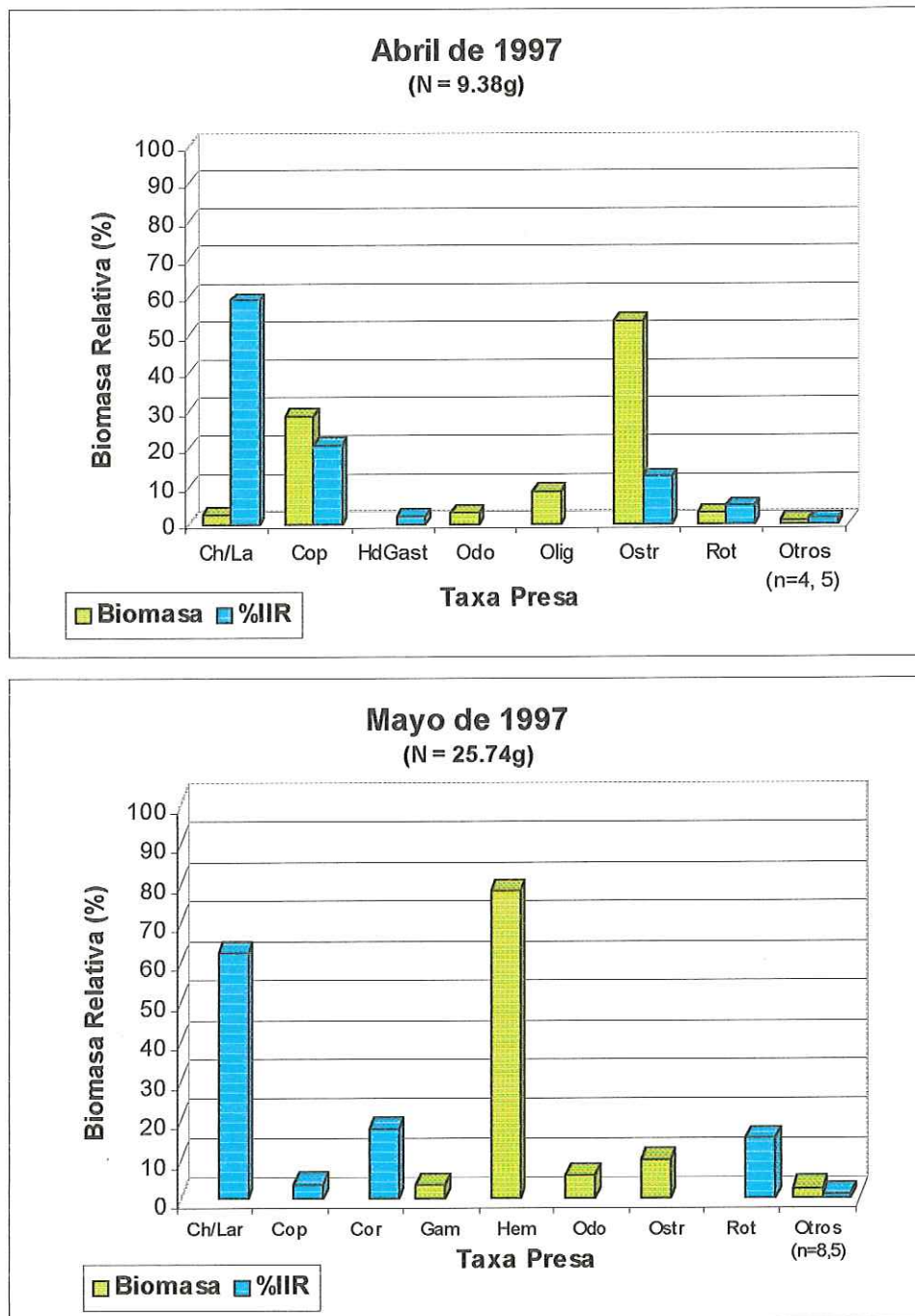


Figura 18. Biomasa relativa mensual de presas pelágicas y composición de la dieta (%IIR) del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante abril y mayo de 1997. N = Biomasa total de la muestra.

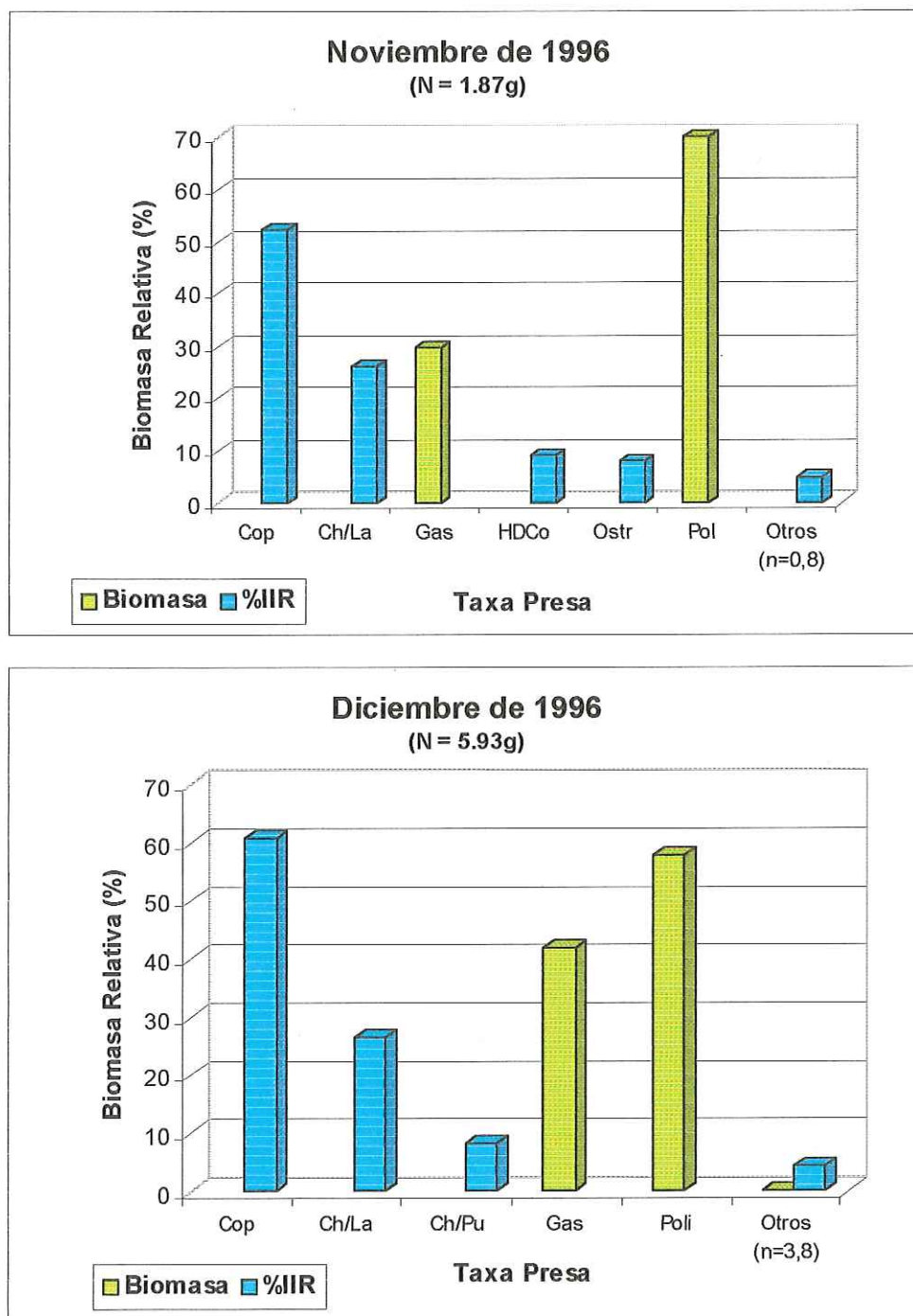


Figura 19. Biomasa relativa de presas bénticas en el ambiente y porcentaje de presas consumidas (%IIR) por el pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante noviembre y diciembre de 1996. N = Peso total de la muestra.

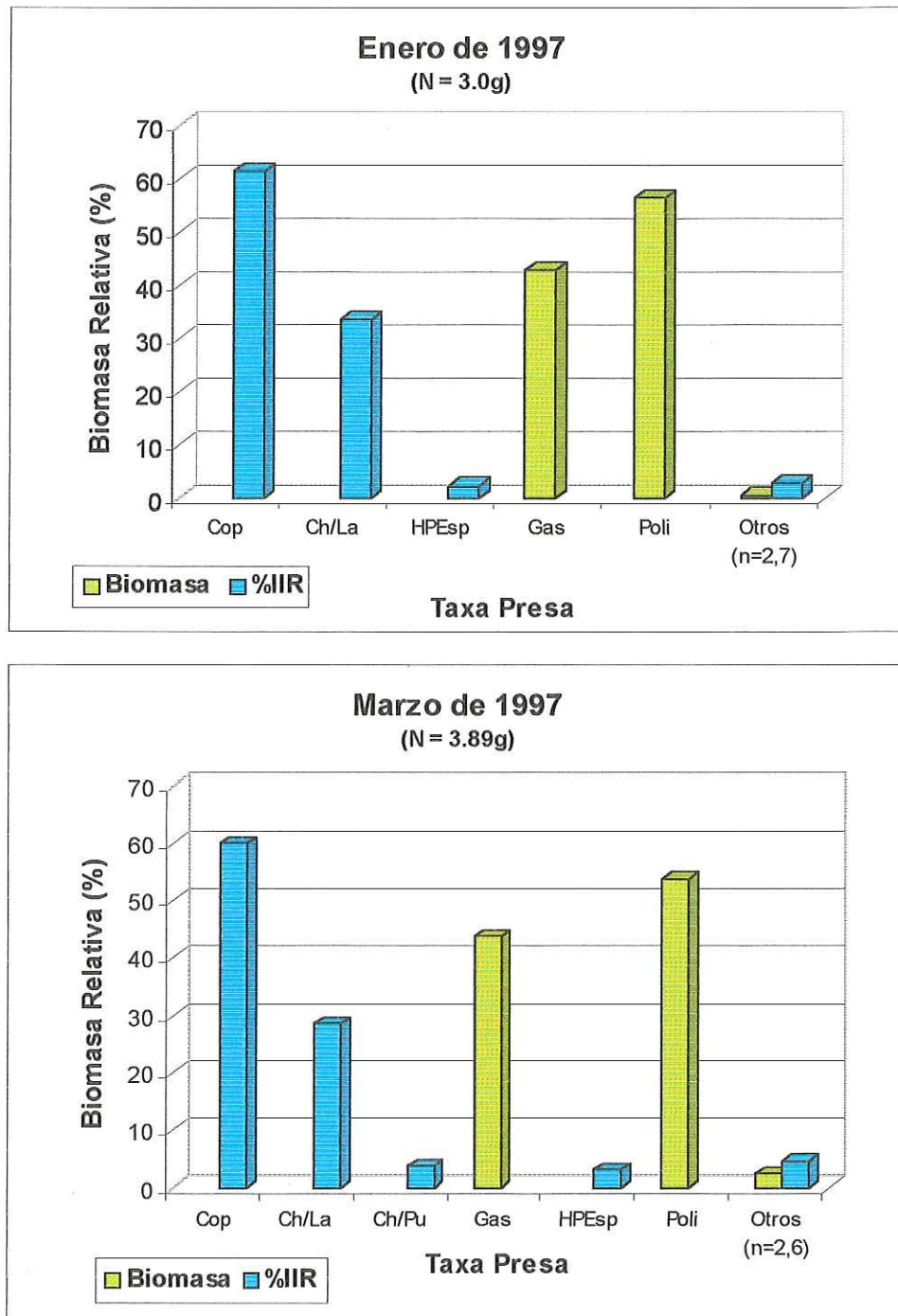


Figura 20. Biomasa relativa de presas bénticas en el ambiente y porcentaje de presas consumidas (%IIR) por el pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante enero y marzo de 1997. N = Peso total de la muestra.

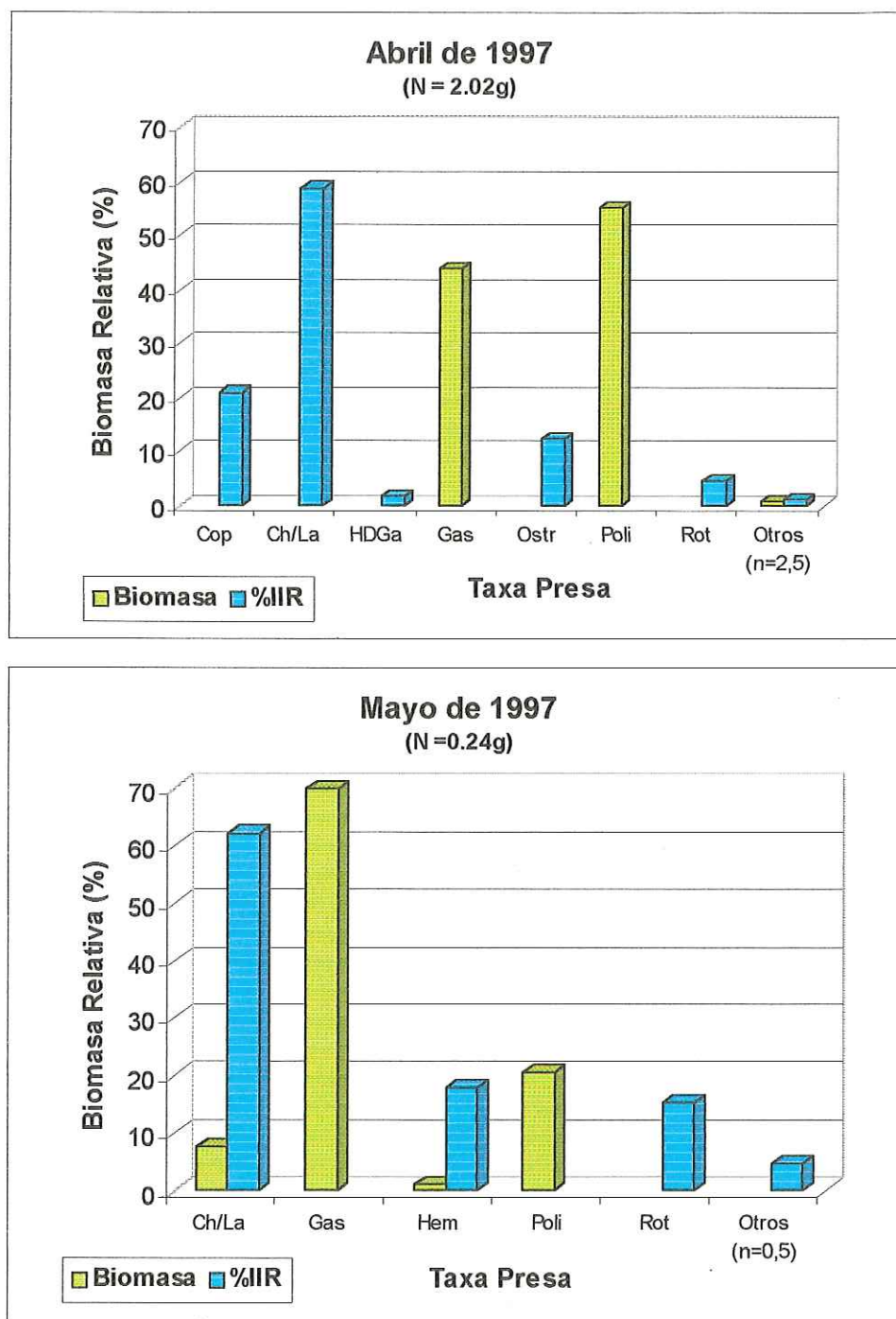


Figura 21. Biomasa relativa de presas bénticas (ambiente) y porcentaje de presas consumidas (%IIR) por el pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante abril y mayo de 1997. N = Peso total de la muestra.

de la clase de talla II, la diversidad trófica osciló significativamente en función del tiempo fue significativamente similar (Prueba Anova, $F= 2.03$, $p= 0.119$), con la mayor diversidad en abril ($\bar{X}= 1.04 \pm 0.28$ SD) y la menor en marzo ($\bar{X}= 0.48 \pm 0.37$ SD) (Fig. 23).

Sexos: La diversidad trófica promedio fue estadísticamente similar en ambos sexos (hembras, $\bar{X}= 0.70 \pm 0.42$ SD; machos, $\bar{X}= 0.65 \pm 0.45$ SD; Prueba t de Student, $t= 0.41$, $p>0.05$).

A través de los meses (Fig. 24), la diversidad trófica en las hembras fue significativamente diferente (Prueba Anova, $F= 46.34$, $p= <0.001$), registrando noviembre el valor más alto ($\bar{X}= 1.10 \pm 0.32$ SD) y diciembre el más bajo ($\bar{X}= 0.31 \pm 0.28$ SD). Igualmente, la diversidad trófica en los machos (Fig. 24), fue estadísticamente diferente a nivel mensual (Prueba Anova, $F= 4.36$, $p= 0.001$), con el valor máximo en noviembre ($\bar{X}= 0.98 \pm 0.37$ SD) y el más bajo en marzo ($\bar{X}= 0.45 \pm 0.46$ SD).

II. 6 Relación Tamaño de Presa y Tamaño de la Boca

Los artículos presas de mayor tamaño consumidos por el pez espino durante el periodo de estudio fueron: larvas de odonatos ($\bar{X}= 6.67$ mm), larvas de quironómidos ($\bar{X}= 3.25$ mm), pupas de quironómidos ($\bar{X}= 3.19$ mm), huevos del pez espino ($\bar{X}= 1.61$ mm) y corixidos ($\bar{X}= 1.50$ mm). Por su parte las presas de menor tamaño consumidas por el pez espino fueron: rotíferos ($\bar{X}= 0.20$ mm), copépodos ($\bar{X}= 0.51$ mm), huevos de corixidos ($\bar{X}= 0.56$ mm), y ostrácodos ($\bar{X}= 0.66$ mm) (Tabla II).

A nivel global (todos los meses combinados), el tamaño promedio de presa consumida (todos los taxa combinados) por pez individual y el tamaño de su boca

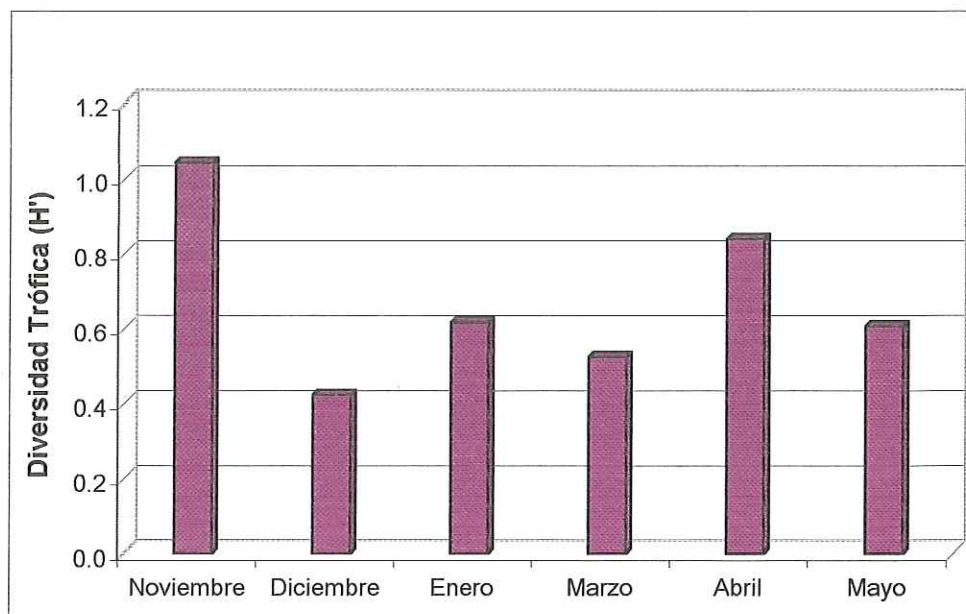


Figura 22. Diversidad trófica (estomacal) promedio a nivel mensual del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997).

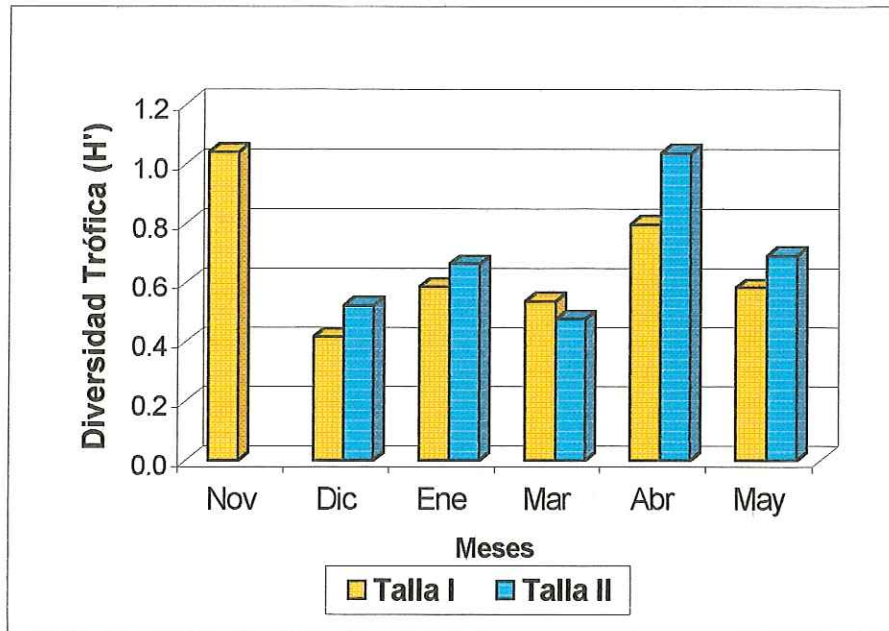


Figura 23. Diversidad trófica (estomacal) promedio por clases de talla del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). Talla I = 30-45 mm LP y Talla II = 46-60 mm LP.

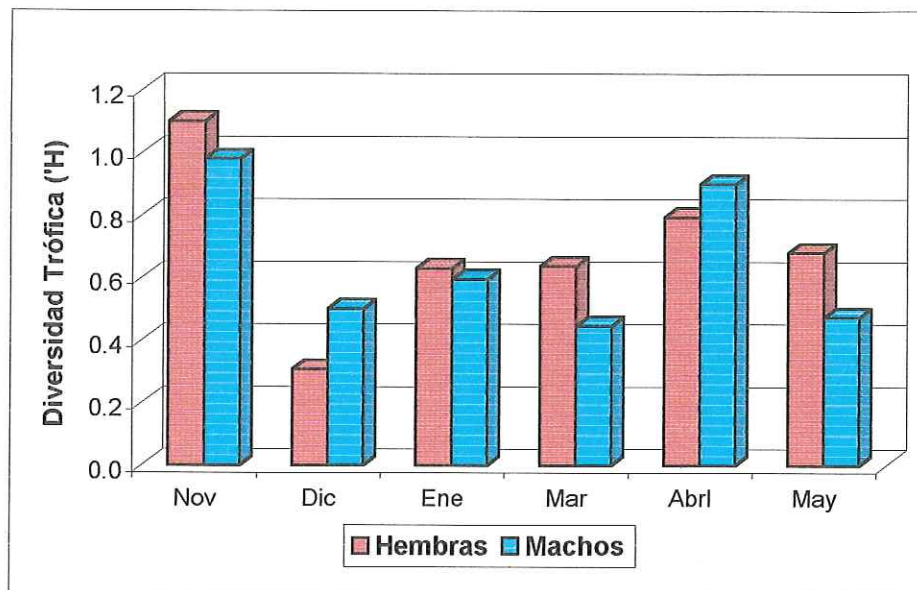


Figura 24. Diversidad trófica (estomacal) promedio por sexos del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997).

registraron una correlación no significativa ($r^2 = 0.036$, $p = 0.620$). La misma tendencia ocurrió en cada uno de los meses estudiados (Tabla IV).

Tabla IV. Valores de correlación (r^2) entre el tamaño de presas consumidas por el pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, y el tamaño de su boca, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). N = tamaño de muestra, p= nivel de significancia.

Mes	r^2	p	N
Noviembre	- 0.227	0.227	30
Diciembre	- 0.080	0.677	29
Enero	- 0.122	0.517	30
Marzo	0.087	0.644	30
Abril	0.014	0.456	30
Mayo	0.067	0.724	30
Global	0.036	0.620	179

DISCUSIÓN

Hábitat

El pez espino es una especie holártica eurihalina que habita en sistemas marinos, estuarinos y dulceacuícolas, dentro de un intervalo térmico de 5 a 18 °C (Wootton, 1976; Bell y Foster, 1994), siendo intolerante a temperaturas superiores a los 23 °C (Moyle, 1976). En el presente estudio, en la región más austral del ámbito de distribución geográfica del pez espino (Follett, 1960; Miller y Hubbs, 1969), el intervalo de temperatura promedio mensual registrado osciló entre 13.6 °C (diciembre) y 27.2 °C (mayo), el cual fue superior al reportado por Snyder (1984) en el Arroyo San Pablo, California central (E.U.A.), de 9 a 18 °C. El ámbito térmico aquí registrado fue bastante amplio y resultante de la posición latitudinal del área de estudio, la cual presenta temperaturas más altas durante el solsticio de verano (Archibold, 1995).

Los valores de pH registrados en la laguna fueron ligeramente alcalinos, estando su ámbito definido entre 8 (enero) y 9.5 (noviembre). Estos valores son muy similares a los reportados para ambientes costeros del sur de California, E.U.A. (Carpelan, 1967), incluyendo el estuario del Río Tijuana (Zedler et al., 1992).

En la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso (en lo sucesivo denominado laguna), el intervalo de salinidad registrado durante la época reproductiva del pez espino (diciembre a mayo) fue de (10.7‰ a 14.5‰, respectivamente), y se ubica dentro de aquellos reportados para la estación reproductiva de la especie (7‰ a 14‰) en biotopos similares (Audet et al., 1985). En mayo se registró un aumento sustantivo de la salinidad (14.5‰) en la laguna debido al incremento en la temperatura (27.2 °C) que promovió una mayor tasa de evaporación y por ende aumentó la salinidad.

El oxígeno disuelto en la laguna mostró un comportamiento ascendente de noviembre (3.11 mg/l) a mayo (14.6 mg/l), concomitante con el aumento de la temperatura y el florecimiento de fitoplancton y macrófitas. Estos factores promueven la productividad primaria y los altos niveles de oxígeno disuelto en la laguna (Margalef, 1983).

El elenco de presas en la laguna estuvo conformado por un total de 21 taxa, todos ellos representativos de ambientes estuarinos (Zedler et al., 1992). Se registró una alternancia temporal en la abundancia (% biomasa) de los distintos taxa presas en la laguna, siendo los hemípteros dominantes (55.43%) en los meses secos de noviembre y mayo, mientras que los copépodos lo hicieron de los meses lluviosos de diciembre a abril. Esta sucesión en dominancia fue similar a la reportada para el pez espino en localidades más nórdicas (Visser, 1982; Jakobsen y Johnsen, 1987).

El ambiente béntico de la laguna presentó un total de 6 taxa presas, lo cual refleja una baja diversidad de presas en comparación con el componente pelágico. El bentos mostró variaciones en su abundancia estacional: los poliquetos y gasterópodos dominaron a mediados de otoño e invierno, mientras que las larvas de quironómidos aumentaron significativamente en los inicios de primavera. Esta sucesión en la biomasa de presas en la laguna coincidió con los ciclos reproductivos de las especies presas, los cuales se manifiestan en función de los intervalos térmicos estacionales y la disponibilidad de recursos en el ambiente (Margalef, 1983).

Hábitos y Ecología Alimenticia

El análisis cuali y cuantitativo de la dieta del pez espino en la laguna aquí estudiada, indica una fuerte dominancia por copépodos (43.78%) y larvas de

quironómidos (39.06%), que le confieren ser considerado un microcamívoro (Wootton, 1976). Estas mismas taxa presas han sido determinadas como las principales en la dieta del pez espino en diferentes localidades septentrionales (Hynes, 1950; Greenbank y Nelson, 1959; Manzer, 1976; Worgan y FitzGerald, 1981; Snyder, 1984; Gross y Anderson, 1984; Schluter, 1993).

Estacionalmente, los copépodos dominaron la dieta del pez espino en otoño, invierno y principios de primavera, siendo sucedidos por larvas de quironómidos desde mediados de primavera. Estos resultados fueron similares a los referidos por Hynes (1950), Snyder (1984) y Gross y Anderson (1984).

El espectro trófico del pez espino en la laguna no mostró diferencias significativas en el tipo, tamaño y proporción de presas consumidas respectivamente por las dos clases de talla examinadas (I = 30-45 mm y II = 46-60 mm LP): copépodos (52.13% y 53.51%) y larvas de quironómidos (28.47% y 16.78%). Resultados afines al nuestro, fueron reportados por Wootton (1976) y Sandlund (1992) para el pez espino con intervalos de tallas similares.

El tamaño efectivo de la boca tanto de los peces espinos juveniles (30-45 mm LP) como de los adultos (46-60 mm LP) fue lo bastante amplio para engullir una diversidad de tamaños de presas, siendo esto reflejado en la similitud de las dietas en ambas clases de talla (Wootton, 1976; Hangelin y Vuorinen, 1988; Schluter y McPhail, 1992; Hart y Gill, 1994; Schluter, 1995).

Mensualmente, las proporciones de copépodos y larvas de quironómidos consumidas por el pez espino fueron similares de noviembre a abril, pero en mayo cuando hubo un florecimiento en el componente planctónico, los rotíferos contribuyeron de manera sustantiva en la dieta. Los rotíferos son típicamente consumidos por el pez

espino durante los periodos de alta productividad primaveral (Hangelin y Vuorinen, 1988). Estas preferencias temporales en la dieta del pez espino obedecen más bien a cambios en los componentes bióticos que a un proceso de selección alimenticia (Delbeek y Williams, 1988; Hangelin y Vuorinen, 1988).

La dieta de machos (M) y hembras (H) del pez espino fue estadísticamente similar durante el periodo de estudio, siendo ambas dominadas por copépodos (M= 46.99%, H= 54.68%) y larvas de quironómidos (M= 33%, H= 23.40%). Resultados similares al nuestro fueron registrados en esta misma especie por Worgan y FitzGerald (1981), Jakobsen y Johnsen (1987), y Williams y Delbeek (1989).

Mensualmente, la dominancia de taxas presas consumidos por el pez espino registró una alternancia temporal entre ambos sexos. En hembras, las larvas de quironómidos dominaron la dieta en noviembre, abril y mayo, mientras que los copépodos lo fueron en diciembre, enero y marzo. En machos, los copépodos dominaron la dieta de noviembre a abril, siendo sucedidos por los rotíferos en mayo. Esta preferencia trófica temporal de ambos sexos por ciertos tipos de presas es correlativa con la mayor abundancia de esas mismas presas en la laguna y con las reglas de forrajeo óptimo (Krebs, 1978; Townsend y Winfield, 1987), las cuales establecen que el costo energético de búsqueda se incrementa al disminuir la abundancia de presas en el ambiente, por lo cual el depredador tiende a seleccionar aquellas presas que proporcionaron un mayor beneficio energético (Worgan y FitzGerald, 1981; Jakobsen y Johnsen, 1987; Hangelin y Vuorinen, 1988; Williams y Delbeek, 1989).

La dieta del pez espino fue significativamente similar ($\alpha \geq 60\%$) en la mayoría de los meses estudiados, concordantes con los resultados obtenidos para esta misma especie por Worgan y FitzGerald (1981), Williams y Delbeek (1989), y Sandlund et al.

(1992). La similitud de la dieta del pez espino a nivel temporal es atribuida a la homogeneidad en la composición y proporción de los taxa presas consumidos, así como en la disponibilidad de los mismos en el ambiente (Worgan y FitzGerald, 1981; Jakobsen et al., 1988; Ibrahim y Huntinford, 1989).

El traslape trófico entre clases de talla del pez espino fue significativo a nivel mensual, particularmente en enero, marzo y abril (94.47%, 87.88% y 61.94%, respectivamente), cuando la diversidad de presas en el ambiente fue menor. Dicho valores de traslape indican que no existe una segregación trófica con la talla del pez espino, ya que ambas clases de tallas toman ventaja de la abundancia de las presas en la laguna (Worgan y FitzGerald, 1981).

El traslape trófico entre sexos del pez espino fue significativo en la mayoría de los meses aquí estudiados, con excepción de mayo. En esos meses los individuos de ambos sexos basaron sus dietas en copépodos y larvas de quironómidos, mientras que en mayo, los machos lo hicieron sobre rotíferos y las hembras sobre larvas de quironómidos. Esta selectividad diferencial entre sexos durante sugiere que los machos capturaron sus presas preferentemente en la columna de agua; en cambio, las hembras buscaron presas de mayor tamaño tanto en el bentos como en la columna de agua, obteniendo así una mayor cantidad de energía para el proceso reproductivo (Visser, 1982).

El pez espino exhibió a nivel global (todos los meses combinados) un comportamiento selectivo en el consumo de sus presas (estrategia especialista), caracterizándose por tener valores bajos de amplitud de nicho trófico (NB) y de similitud proporcional (PSI) (Rachlin et al., 1989). Su espectro alimenticio a través del periodo de estudio fue dominado (87.2%) por tres taxa presas (Copepoda, Chironomidae y

Ostracoda), similar a la tendencia especialista reportada por Visser (1982) y Johnsen (1987).

Estacionalmente, los copépodos conformaron gran parte de la dieta del pez espino en otoño, invierno y principios de primavera, siendo reemplazados en dominancia por larvas de quironómidos a mediados y finales de primavera. En noviembre, los copépodos fueron poco abundantes, pero éstos repuntaron en abundancia de diciembre a marzo, para ser sucedidos por ostrácodos y hemípteros en abril y mayo, respectivamente. Este mismo comportamiento alimenticio ha sido observado en poblaciones nortefías de esta misma especie (Groos y Anderson, 1984), las cuales prefieren consumir aquellas presas pelágicas más abundantes en el ambiente, pero al disminuir éstas durante la actividad reproductiva, cambian su preferencia hacia las bénticas (Gross y Anderson, 1984; Ibrahim y Huntingford, 1989; Sandlund et al., 1992).

Los cambios temporales en la selección de presas por el pez espino, resultó en una estrategia alimenticia de tipo especialista (NB y PSI bajos) en diciembre, enero y marzo; y en una de tipo oportunista (NB bajo y PSI alto) en noviembre, abril y mayo (Rachlin et al., 1989). Esta conducta diferencial en el pez espino sugiere que existe un alto grado de adaptabilidad o plasticidad trófica (Gerking, 1994), donde los peces en cierta época del año tienden a ser oportunistas al consumir aquellas presas más abundantes en el ambiente (Visser, 1982; Jakobsen y Johnsen, 1987; Delbeek y Williams, 1988). Sin embargo, en otras épocas se comportan como especialistas al concentrar el consumo sobre ciertos tipos de presas independiente de la densidad de éstas en el ambiente (Rachlin et al., 1989).

En relación a la diversidad trófica (por estómago) del pez espino en la laguna, ésta fue baja debido a la alta dominancia de copépodos y larvas de quironómidos en la

dieta, concordante con lo encontrado para esta misma especie por Jakobsen y Johnsen (1987).

La diversidad trófica a nivel de clases de talla y sexos del pez espino fue concordante con la diversidad de presas en el ambiente. Esto es, la diversidad de presas consumidas aumentó en función de la mayor disponibilidad de éstas en el ambiente, y viceversa.

En el presente estudio, se encontró que el tamaño de presa consumida por el pez espino fue independiente de su tamaño de boca, lo cual resultó en un consumo homogéneo de las presas más disponibles en el ambiente, tal como lo indica la alta similitud de la dieta entre las dos clases de talla (Worgan y FitzGerald, 1981; Visser, 1982; Williams y Delbeek, 1989; Sandlund et al., 1992; Schuller y McPhail, 1992).

El consumo ocasional de presas pequeñas (e.g. Hydracarina, huevos de Corixidae y de diatomeas) por el pez espino puede ser consecuencia de un consumo accidental al momento de depredar sobre parches de copépodos y ostrácodos (Visser, 1982; Jakobsen y Johnsen, 1987; Gill y Hart, 1994). En tanto, la baja presencia de plecópteros y efemerópteros en la dieta del pez espino, puede ser atribuida a su baja calidad paladial, ya que éstas fueron abundantes en algunos meses del periodo de estudio.

La depredación a nivel intraespecífico fue relativamente bajo en el pez espino, restringiéndose al consumo de sus huevecillos durante los meses de mayor actividad reproductiva (diciembre a abril). Aquí el porcentaje de huevos encontrados en el contenido estomacal de pez espino osciló entre 2.3% y 3.1% (%IIR), similar a los registrados por Hynes (1950), Worgan y FitzGerald (1981) y Snyder (1984). Altos porcentajes de depredación han sido considerados resultantes de mecanismos de

regulación poblacional (Hyatt y Ringler, 1989). En el presente estudio, no se detectó canibalismo sobre crías, tal como lo refieren otros autores para esta especie holártica (Hynes, 1950; Worgan y FitzGerald, 1981; Hyatt y Ringler, 1989).

CONCLUSIONES

- 1.- La dieta del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México, durante el periodo de noviembre de 1996 a mayo de 1997, está representada por doce taxa presas.
2. Los principales tipos de presas consumidos por el pez espino durante el periodo de estudio fueron copépodos Cyclopoidea (43.8%), y larvas de quironómidos (39.1%).
- 3.- La dieta del pez espino presentó una variación y alternancia estacional, siendo dominada por copépodos durante otoño, invierno y principios de primavera, y por larvas de quironómidos a mediados y finales de primavera.
- 4.- La dieta estacional del pez espino fue significativamente similar de sexos y de clases de talla, reflejando un consumo significativo de copépodos y larvas de quironómidos.
- 5.- La diversidad trófica (estomacal) del pez espino fue significativamente baja a nivel estacional, por clases de talla y por sexos, como resultado de la notable dominancia de los copépodos y las larvas de quironómidos en la dieta.
- 6.- El tamaño promedio de presa consumida por el pez espino fue independiente del tamaño de su boca, (todos los taxa presas combinados y por separado).

7.- Con base en los valores bajos registrados de amplitud de nicho trófico y de similitud proporcional para el pez espino, su estrategia alimenticia corresponde a la de un especialista.

RECOMENDACIONES

La situación actual de la población del pez espino (*Gasterosteus aculeatus microcephalus*) en la localidad del Arroyo El Descanso, Baja California, es considerada estable. Sin embargo, si consideramos su distribución en el noroeste de Baja California, el estatus actual puede considerarse como vulnerable, dado que los monitoreos recientes en los once sitios de recolecta histórica, lo registran solamente en tres de éstos (Ruiz-Campos et al., 1998). Por tal motivo, se proponen algunas recomendaciones para su conservación en el noroeste Baja California (cf. Ruiz-Campos et al., 1998):

- (1) Que la población permanente de pez espino y su hábitat en el Arroyo El Descanso sean protegidos con base en la declaración emitida por SEMARNAP en 1997, donde declara a la región número 13 de Santa María-El Descanso, como Área Terrestre Prioritaria de Conservación.
- (2) Evitar el uso de las zonas contiguas a los arroyos costeros, incluyendo la zona de marisma, para el establecimiento de asentamientos humanos y como lugares de acopio de basura y de descargas de aguas negras.
- (3) Un monitoreo periódico de las poblaciones de pez espino y de sus hábitats para evaluar su estatus de conservación.
- (4) Realizar investigaciones básicas y aplicadas sobre aspectos bioecológicos de esta subespecie nativa, que permitan aportar más información para su conservación en el noroeste de Baja California.
- (5) Prohibir el uso y transformación de los ecosistemas fluvio-estuarinos para la construcción de muelles o marinas, cuyos efectos de dragado ocasionan alteraciones

significativas en los patrones hidrológicos, físico-químicos y biológicos del ecosistema original.

- (6) Prohibir estrictamente la introducción de especies exóticas en los ecosistemas acuáticos del área, debido a los efectos negativos que éstas ocasionan sobre las especies autóctonas, especialmente en su abundancia y distribución.

LITERATURA CITADA

- Allen, J. M. R., y R. J. Wootton. 1984. Temporal patterns of diet and rate of food consumption on the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in Llyn Frongoch, an upland Welsh lake. *Freshwater Biology*: 14: 335-346.
- Archibold, O. W., 1995. *Ecology of world vegetation*. Chapman & Hall. London. 510 p.
- Audet, C., G. J. FitzGerald y H. Guderley. 1985. Salinity preferences of four sympatric species of sticklebacks (Pisces; Gasterosteidae) during their reproductive season. *Copeia*, 1985 : 209-213.
- Bell, M., y S. A. Foster. 1994. Introduction to the evolutionary biology of the threespine stickleback. Págs. 1-27. En: *The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback* (M. Bell y S. A. Foster, eds.). Oxford University Press.
- Carlander, K. D. 1969. *Handbook of freshwater fishery biology*. Vol. I. The Iowa State University Press, Ames (Iowa). 752 p.
- Carpelan, L. H. 1967. Physical characteristics of Southern California coastal lagoons. Págs. 319-334. En: *Lagunas Costeras, un Simposio*. Mem. Simp. Inter. (UNAM-UNESCO, eds.). Lagunas Costeras, México. D.F.
- Cleveland, A. 1994. Nest site habitat preference and competition in *Gasterosteus aculeatus* and *G. wheatlandi*. *Copeia*, 1994: 698-704.
- Delbeek, J. C., y D. D. Williams. 1988. Feeding selectivity of species of sympatric stickleback in brackish-water habitats in Eastern Canada. *J. Fish Biology* 32: 41-62.
- Elliott, J. K., y W. C. Leggett. 1996. The effect of temperature on predation rates of the fish (*Gasterosteus aculeatus*) and a jellyfish (*Aurelia aurita*) on larval capelin (*Mallotus villosus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53: 1393-1402

- Feinsinger, P., E. E. Spears, y R. W. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*, 62: 27-32.
- Follett, W. I. 1960. The fresh-water fishes-their origins and affinities. Symposium on the biogeography of Baja California and adjacent seas. *Syst. Zool.*, 9 : 212-232.
- Frände, C. , J. Kjellman, A. Leskelä, y R. Hudd. 1993. The food of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* on a whitefish *Coregonus laveretus* nursery area in the bay of Bothnia. *Aqua Fennica*, 23 (1): 85-87.
- Gerking, S. D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press. 415 p.
- Giles, N. 1987. Predation risk and reduced foraging in fish: experiments with parasited and non-parasitized three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *J. Fish Biology*, 31: 37- 44.
- Gill A. B., y J. B. Hart. 1994. Feeding behavior and prey choice of the threespine stickleback: the interacting effects of prey size, fish size and stomach fullness. *Anim. Behav.*, 47: 921-932.
- Godin, J. J. G., y S. L. Crossman. 1994. Hunger-dependent predator inspection and foraging behaviours in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) under predation risk. *Behav. Ecol. Sociobiol*, 34: 359-366.
- González-Guzmán S., y G. Ruiz-Campos. 1998. Composición espacial y temporal de las aves acuáticas y semiacuáticas de los humedales costeros del noroeste de Baja California, México. XI Congreso Nacional de Oceanografía, Ensenada, Baja California, México.
- Greenbank, J., y P. R. Nelson. 1959. Life history of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Karkul Lake and Bare Lake, Kodiak Island, Alaska. *U. S. Fish. Bull.*, 59: 537-559.

- Gross, H. P., y J. M. Anderson, 1984. Geographic variation in the gillrakers and diet of European threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Copeia*, 1984: 87-97.
- Hangelin, C., y I. Vuorinen. 1988. Food selection in juvenile three-spined stickleback studied in relation to size, abundance and biomass of prey. *Hydrobiologia*, 157: 169-177.
- Hart, P. J. B., y A. B. Gill. 1992. Constraints on prey size selection by the three-spined stickleback: energy requirements and the capacity and fullness of the gut. *J. Fish Biology*, 40: 205-218.
- Hart, J. B. 1994. Theoretical reflections on the growth of the threespined stickleback morphos from island lakes. *J. Fish Biology*, 45: 27-37.
- Hyatt, K. D., y N. H. Ringler. 1989. Role of nesting and egg predation in regulation population density of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in a coastal British Columbia lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 372-383.
- Hynes, H. B. N. 1950. The food of freshwater stickleback (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of the methods used in studies of the food of fishes. *J. Animal Ecology*, 19: 36-58.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *J. Fish Biology*, 17: 411-429.
- Ibrahim, A. A., y F. A. Huntingford. 1989. Laboratory and field studies on diet choice in three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., in relation to profitability and visual features of prey. *J. Fish Biology*, 34: 245-257.
- INEGI. 1995. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Carta temática. Estudio Hidrológico de Baja California. 179 p.
- Jakobsen, P., y G. H. Johnsen. 1987. The influence of predation on horizontal distribution of zooplankton species. *Freshwater Biology*, 17: 501-507.

- Jakobsen, P. J., G. H. Johnsen, y P. Larson. 1988. Effects of predation risk and parasitism on the feeding ecology, habitat use, and abundance of lacustrine threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 426-431.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton (New Jersey). 120 p.
- Krebs, J. R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. Págs. 23-63: En: Behavioural Ecology (J. R. Krebs y N. B. Davies, eds.). Blackwell Scientific, Oxford.
- Manzer, J. I. 1976. Distribution, food, and feeding of the threespined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Great Central Lake, Vancouver Island, with comments on competition of food with juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *U.S. Fish. Bull.*, 74: 647-668.
- Margalef, R. 1983. Limnología. Ediciones Omega. Barcelona. 1010 p.
- McCafferty, W. P. 1983. Aquatic entomology. Jones and Bartlett Publishers, Inc. Boston. 427 p.
- Miller, R. R., y C. L. Hubbs. 1969. Systematics of *Gasterosteus aculeatus*, with particular reference to integradation and introgression along the Pacific coast of North America: a commentary on a recent contribution. *Copeia*, 1969 : 59-69.
- Moyle, P. B. 1976. Inland fishes of California. University of California Press, Berkeley. 405 p.
- Pennak, R. W. 1978. Fresh water invertebrates of the Unites States. Segunda edición. John Wiley and Sons, New York. 803 p.
- Pielou, E. C. 1975. Ecological diversity. John Wiley and Sons, New York. 162 p.
- Pinkas, L., M. S. Oliphant, y I. L. Iverson. 1971. Food habitats of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. California Department of Fish and Game, Fish. Bull., 152:1-105.

- Rachlin, J. W., B. E. Warkentine, y A. Papantoniou. 1989. The use of niche breadth and proportional similarity in feeding to stipulate resource utilization strategies in fish. *J. Fresh. Ecology*, 5: 103-112.
- Ross, S. T. 1973. The systematics of *Gasterosteus aculeatus* (Pisces: Gasterosteidae) in central and southern California. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles City., Contrib. Sci.*, 243:1-20
- Ruiz-Campos, G. 1997. *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard 1854. En: *Conservación de la fauna silvestre de México* (G. Ceballos y D. Navarro, eds.). Instituto de Ecología, UNAM - CONABIO. (en prensa).
- Ruiz-Campos, G., S. Contreras-Balderas, M. L. Lozano-Vilano, S. González-Guzmán, y J. Alaniz-García. 1998. Informe técnico final del proyecto CONACYT 431100-5-1993PN: "Estatus Ecológico y Distributivo de los Peces Continentales del Noroeste de Baja California, México: Distrito San Dieguense. 150 p.
- Sandlund, O. T., P.M. Jánasson, B. Jansson, H. J. Malmquist, S. Skúlason, y S.S. Snorrason. 1992. Threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* in Thingvallavatn: habitat and food in a lake dominated by arctic charr *Salvelinus alpinus*. *Oikos*, 64: 365 – 370.
- Schoener, T. W. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51: 408-418.
- SEDESOL. 1994. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL.-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial de la Federación*. Tomo CDLXXXVIII. Núm. 10, México, D.F., Lunes 16 de Mayo de 1994. 60 p.

- Smith, R[osa]. 1883. Notes on the fishes of Todos Santos Bay, Lower California. Proc. U. S. Nation. Acad. Sci. Mus., 6: 232-236.
- Snyder, J. S. 1984. Seasonal variation in the diet of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Contra Costa county, California. Calif. Fish and Game, 70: 167-172.
- Sokal, R. R., y F. J. Rohlf. 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. Segunda edición. W. H. Freeman & Company, New York. 340 p.
- Schluter, D., y J. D. McPhail. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. Amer. Nat., 140: 85-108.
- Schluter, D. 1995. Adaptive radiation in sticklebacks: trade-offs in feeding performance and growth. Ecology, 76: 82-90.
- Townsend, C. R., y I. J. Winfield. 1987. The application of optimal foraging theory to feeding behaviour in fish. Págs. 67-98. En: Fish energetics: new perspectives (P. Tytley y P. Calow, eds.). The John Hopkins Univ. Press, Baltimore (Maryland).
- Usinger, R. L. 1956. Aquatic insects of California. University of California Press. 489 p.
- Visser, M. 1987. Prey selection by the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). Oecologia, 55: 395-402.
- Wallace, R. K., Jr. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. Trans. Amer. Fish. Soc., 110:72-76.
- Williams, D. D., y C. Delbeek. 1989. Biology of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, and the blackspotted stickleback, *Gasterosteus wheatlandi*, during their marine pelagic phase in the Bay of Fundy, Canada. Environ. Biol. Fishes, 24: 33-41.
- Wootton, R. J. 1976. The biology of the sticklebacks. Academic Press. London. 387 p.

- Worgan, J. P., y J. FitzGerald. 1981. Diel activity and diet of three sympatric sticklebacks in tidal salt marsh pools. *Can. J. Zoology*, 59: 2375-2379.
- Zaret, T. M., y A .S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52: 336-342.
- Zedler, J. B., C. S. Norlby, y B. E. Kus. 1992. The ecology of Tijuana Estuary, California: a National Estuarine Research Reserve. NOAA Office of Coastal Resource Management, Sanctuaries and Reserves Division, Washington, D. C. 151 p.

ANEXOS

Anexo III. Composición de la dieta por sexos (machos) del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). Número de ejemplares examinados = 87.

Artículo Alimenticio	Número	%FA	%N	%V	%IIR
Copepoda (Cyclopoidea)	3714	24.5	68.1	33.44	51.64
Corixidae	45	6.14	0.82	7.88	2.43
Chironomidae/Larvas	484	22.4	8.87	31.38	24.09
Chironomidae/Pupas	41	5.05	0.75	8.74	2.08
Diatomea	108	2.17	1.98	0.11	0.13
H. de Corixidae	96	8.3	1.76	3.67	2.94
H. de Pez Espino	42	3.61	0.77	7.11	1.61
Hydracarina	30	3.25	0.55	0.50	0.12
Odonata	2	0.72	0.04	1.26	0.12
Ostracoda	375	13.4	6.87	2.36	2.44
Plecoptera	1	0.36	0.02	0.01	<0.01
Rotifera	518	10.1	9.49	3.48	12.39
Total	5456				

Anexo II. Composición de la dieta (hembras) del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). Número de ejemplares examinados = 92.

Artículo Alimenticio	Número	%FA	%N	%V	%IIR
Copepoda (Cyclopoidea)	6053	21.7	64.6	24.77	45.99
Corixidae	95	6.37	1.01	8.35	2.55
Chironomidae/Larvas	966	22.3	10.3	41.03	33.31
Chironomidae/Pupas	60	4.78	0.64	9.89	2.87
Diatomea	504	3.18	5.38	0.01	1.60
H. de Corixidae	123	7.64	1.31	2.68	1.15
H. de Pez Espino	68	1.91	0.73	4.79	0.69
Hydracarina	45	6.05	0.48	0.32	0.18
Odonata	1	0.32	0.01	0.21	0.01
Ostracoda	885	15	9.44	4.88	4.79
Rotifera	576	10.8	6.14	3.01	6.87
Total	9336				

Anexo V. Composición de la dieta de la clase de talla II (46-60 mm LP) del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). Número de ejemplares examinados = 29.

Artículo Alimenticio	Número	%FA	%N	%V	%IIR
Copepoda (Cyclopoidea)	3235	82.76	71.84	33.94	53.51
Corixidae	48	24.14	1.07	8.08	3.45
Chironomidae/Larvas	290	65.52	6.44	24.85	16.78
Chironomidae/Pupas	28	24.14	0.62	15.23	14.11
Diatomea	232	13.79	5.15	0.00	3.57
H. de Corixidae	21	31.03	0.47	0.35	1.00
H. de Pez Espino	65	13.79	1.44	10.41	1.15
Hydracarina	24	31.03	0.53	0.54	0.23
Odonata	1	3.45	0.02	0.69	0.03
Ostracoda	512	62.07	11.37	2.00	3.98
Rotifera	47	24.14	1.04	3.91	2.20
Total	4503				

Anexo IV. Composición de la dieta de la clase de talla I (30-45 mm LP) del pez espino, *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Girard, 1854, en la laguna adyacente a la bocana del Arroyo El Descanso, Baja California, México (noviembre de 1996 a mayo de 1997). Número de ejemplares examinados = 150.

Artículo Alimenticio	Número	%FA	%N	%V	%IIR
Copepoda (Cyclopoidea)	6532	21.25	63.25	28.56	52.13
Corixidae	92	7.29	0.89	8.30	1.90
Chironomidae/Larvas	1159	20.21	11.22	37.88	28.47
Chironomidae/Pupas	71	7.92	0.69	8.47	1.67
Diatomea	380	2.50	3.68	0.21	0.50
H. de Corixidae	198	7.29	1.92	3.01	1.04
H. de Pez Espino	45	2.50	0.44	5.15	0.62
Hydracarina	51	5.21	0.49	0.39	0.18
Odonota	30	2.29	0.29	3.40	0.07
Ostracoda	721	12.08	6.98	2.31	3.78
Plecoptera	1	0.21	0.01	0.01	< 0.01
Rotifera	1047	11.25	10.14	2.31	9.64
Total	10327				

Anexo I. Lista de abreviaturas de los taxa presas referidos en las figuras del texto.

TAXA PRESA	ABREVIATURA
Larvas de quironómidos	Ch/Lar
Pupas de quironómidos	Ch/Pu
Copépodos	Cop
Huevos de Corixidos	HdCo
Hemípteros	Hem
Ostrácodos	Ostr
Rotíferos	Rot
Huevos de Pez Espino	HPEsp
Corixidos	Cor
<i>Gambusia</i>	Gam
Odonatos	Odo
Poliquetos	Pol
Gasterópodos	Gas