

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos Autor.

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Ecología trófica del pez damisela *Stegastes acapulcoensis*
(Pomacentridae) en un arrecife de Bahías de Huatulco, Oaxaca**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestra en Ciencias

Presenta:

Diana Alejandra Vela Espinosa

Ensenada, Baja California, México
2023

Tesis defendida por
Diana Alejandra Vela Espinosa

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Director de tesis

Dra. Rosalía Aguilar Medrano

Dra. Mónica Elizabeth Tentori Espinosa

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena



Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Ana Denise Re Araujo
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Diana Alejandra Vela Espinosa** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ecología Marina.

Ecología trófica del pez damisela *Stegastes acapulcoensis* (Pomacentridae) en un arrecife de Bahías de Huatulco, Oaxaca

Resumen aprobado por:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Director de tesis

Se caracterizó la alimentación y la morfología del sistema alimentario de la damisela *Stegastes acapulcoensis* en la bahía La Entrega, Oaxaca, con el objetivo de determinar su espectro trófico. En agosto de 2022, se recolectaron 30 ejemplares de *S. acapulcoensis* en el período de mayor actividad de alimentación, utilizando arpones caseros y equipo de buceo SCUBA. Las muestras se fijaron con formol al 5% para preservar sus tejidos y facilitar la identificación de presas. Cada ejemplar se sometió a un análisis biométrico detallado, incluyendo mediciones de peso total, longitud total y longitud estándar. Los componentes alimentarios se identificaron y clasificaron en nueve categorías, con las algas destacando como el componente más consumido, seguido del detritus y los invertebrados. El Índice de Importancia Relativa (%IIR) confirmó la importancia de estos componentes en la dieta de *S. acapulcoensis*. El análisis del espectro trófico reveló que esta especie es un depredador generalista, con una dieta que abarca una diversidad moderada de componentes alimentarios. Además, se encontró una correlación positiva significativa entre el peso de los individuos y su consumo de algas, lo que sugiere una relación entre el tamaño y los hábitos alimentarios. La morfología del sistema alimentario, incluyendo el aparato mandibular y las placas faríngeas, apoyó la adaptación de *S. acapulcoensis* a una dieta herbívora oportunista. Los dientes incisivos y las características de las placas faríngeas indicaron una especialización en la captura y procesamiento de alimentos vegetales. En conjunto, estos hallazgos proporcionaron una visión completa de la ecología alimentaria de *S. acapulcoensis* en La Entrega, resaltando la importancia de las algas en su dieta y su capacidad para ajustarse a diferentes fuentes de alimento. Además, se amplió nuestra comprensión de la relación entre la morfología y la ecología alimentaria en los peces damisela, lo que contribuye al conocimiento de estos ecosistemas marinos y su gestión.

Palabras clave: Dieta, ecología, morfología mandibular

Abstract of the thesis presented by **Diana Alejandra Vela Espinosa** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Trophic ecology of the damselfish *Stegastes acapulcoensis* (Pomacentridae) in a reef of Bahías de Huatulco, Oaxaca

Abstract approved by:

Luis Eduardo Calderón Aguilera, Ph. D.
Thesis Director

The feeding and morphology of the food system of the damselfish *Stegastes acapulcoensis* in La Entrega Bay, Oaxaca, was characterized to determine its trophic spectrum. In August 2022, 30 specimens of *S. acapulcoensis* were collected during the period of peak feeding activity, using homemade harpoons and SCUBA diving equipment. Samples were fixed with 5% formalin to preserve their tissues and facilitate prey identification. Each specimen was subjected to detailed biometric analysis, including measurements of total weight, total length, and standard length. Food components were identified and classified into nine categories, with algae standing out as the most consumed component, followed by detritus and invertebrates. The Relative Importance Index (%IIR) confirmed the importance of these components in the diet of *S. acapulcoensis*. Trophic spectrum analysis revealed that this species is a generalist predator, with a diet encompassing a moderate diversity of food components. In addition, a significant positive correlation was found between the weight of individuals and their consumption of algae, suggesting a relationship between size and feeding habits. The morphology of the food system, including the mandibular apparatus and pharyngeal plates, supported the adaptation of *S. acapulcoensis* to an opportunistic herbivore. The incisor teeth and pharyngeal plate characteristics indicated a specialization in the capture and processing of plant foods. Taken together, these findings provided a comprehensive view of the feeding ecology of *S. acapulcoensis* in La Entrega, highlighting the importance of algae in its diet and its ability to adjust to different food sources. In addition, our understanding of the relationship between morphology and feeding ecology in damselfish was expanded, contributing to the knowledge of these marine ecosystems and their management.

Keywords: Diet, ecology, jaw morphology

Dedicatoria

A Omar, por ser mi compañero y mi roca. Tu amor, paciencia y aliento constante me han dado la fuerza para seguir adelante cuando las dudas y el agotamiento me abrumaban.

A Gael, mi pequeño dinosaurio, tu sonrisa y curiosidad innata han iluminado mi camino, eres mi inspiración constante. Espero que, algún día, encuentres en estas palabras un ejemplo de perseverancia y la certeza de que puedes alcanzar cualquier meta que te propongas.

A nuestro bebé en camino, aunque aún no hemos tenido el placer de conocerte, ya siento un amor inmenso hacia ti, eres la motivación adicional que necesitaba.

A mis padres, quienes han sido mis guías y pilares a lo largo de mi vida, les agradezco por inculcarme valores de perseverancia y dedicación. Su amor incondicional y su apoyo han sido fundamentales en mi camino personal y académico.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, por brindarme la oportunidad de llevar a cabo esta investigación.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías por su generoso apoyo económico a través de la beca otorgada, la cual ha sido fundamental para la realización de este trabajo.

A los distinguidos miembros de mi comité de tesis: al Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera, por su invaluable orientación, dirección a lo largo de este proceso y sobre todo por su paciencia; a la Dra. Rosalía Aguilar Medrano, cuya experiencia en el tema enriqueció enormemente mi trabajo; a la Dra. Monica Elizabeth Tentori Espinosa y al Dr. Rafael Andrés Cabral Tena, por su valiosa contribución y consejos expertos.

Al Dr. Abel Senties Granados por su invaluable apoyo en la identificación de algas, su experiencia fue fundamental para el desarrollo de este estudio.

A mis amigos Esmé, Abby, Brenda, Tulio, Matus, Rodrigo, Luis, Vale y, por supuesto, Tania, cuyo apoyo y dedicación en la toma de datos fueron absolutamente esenciales para el éxito de este trabajo. Ustedes han sido una fuente increíble de apoyo y ánimo durante esta travesía académica.

A mi amada familia, quiero expresarles mi más profundo agradecimiento. Su amor incondicional, apoyo constante y presencia en mi vida han sido un regalo invaluable. Gracias por creer en mí, por alentarme a alcanzar mis metas y por ser mi refugio en los momentos de adversidad. Aprecio cada sacrificio que han hecho por mí y valoro enormemente los momentos compartidos.

A todos y cada uno de ustedes, gracias de corazón. Su contribución ha dejado una huella imborrable en esta tesis y en mi vida.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español	ii
Resumen en inglés	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes	3
1.2 Justificación	5
1.3 Hipótesis.....	6
1.4 Objetivos	6
1.4.1 Objetivo general.....	6
1.4.2 Objetivos específicos.....	6
Capítulo 2. Metodología.....	8
2.1 Área de estudio	8
2.2 Trabajo de campo.....	9
2.2.1 Captura y manejo de ejemplares	9
2.3 Trabajo de laboratorio	10
2.3.1 Componentes alimentarios	10
2.3.2 Descripción morfológica del aparato mandibular y placas faríngeas	10
2.4 Análisis de datos.....	12
2.4.1 Componentes alimentarios	12
2.4.1.1 Análisis cuantitativo de dieta	12
2.4.1.2 Amplitud del espectro trófico	13
2.4.1.3 Estrategia alimentaria	13
2.4.2 Relación entre el peso de la damisela y su consumo algal	14
2.4.3 Nivel trófico.....	14
2.4.4 Caracterización del tracto digestivo.....	15

Capítulo 3. Resultados	16
3.1 Variables morfométricas	16
3.2 Componentes alimentarios	16
3.2.1 Análisis cuantitativo de dieta	21
3.2.2 Amplitud de espectro trófico	21
3.2.3 Estrategia alimentaria	22
3.3 Relación entre el peso de la damisela y su consumo algal	22
3.4 Nivel trófico	23
3.5 Caracterización del tracto digestivo	23
3.6 Descripción morfológica del aparato mandibular y placas faríngeas	24
Capítulo 4. Discusión.....	30
Capítulo 5. Conclusiones	35
Literatura citada	36

Lista de figuras

Figura	Página
1. Pez damisela <i>Stegastes acapulcoensis</i> adulto (Imagen tomada de: Schneider and Krupp, 1995). ...3	
2. Localización del área de estudio, Bahía de La Entrega, Oaxaca.....8	
3. Representación gráfica de las placas faríngeas superiores con una zonificación detallada para facilitar su descripción.11	
4. Representación gráfica de la placa faríngea inferior con una zonificación detallada para facilitar su descripción.12	
5. Diagrama explicativo para la interpretación de la estrategia de alimentación, la contribución a la amplitud del nicho e importancia de las presas a partir del método de Costello, modificado de Amundsen et al. (1996).14	
6. Proporción de componentes alimentarios de cada estómago analizado. El gráfico muestra la proporción de algas, invertebrados, detritus, sedimento, materia orgánica no identificada, huevos, micro plásticos, foraminíferos y escamas encontrados en los estómagos de los individuos analizados.....17	
7. Ejemplificación visual de algunos de los componentes alimenticios identificados en el contenido estomacal de <i>S. acapulcoensis</i> en la bahía La Entrega: a) algas, b) invertebrados, c) foraminíferos, d) huevos, e) escamas y f) micro plásticos.18	
8. Distribución de los componentes alimentarios según el Índice de Importancia Relativa (%IIR)...21	
9. Gráfico de dispersión de la estrategia alimentaria mediante el método de Costello (1990) para los componentes alimentarios, representados por su frecuencia de aparición (%FA) y biomasa (%P).22	
10. Correlación entre el consumo algal y el peso del pez damisela <i>S. acapulcoensis</i>23	
11. Correlación entre la longitud estándar (LE) y la longitud intestinal (LI) de los individuos analizados. Coeficiente de correlación: 0.34, p-valor: 0.064.24	
12. (a) Vista anterolateral de la premaxila, (b) vista anterolateral del dentario; (c) maxila; (d) angular. Abreviaturas: PS: proceso ascendente; PA: proceso articular; PM: proceso maxilar; RD: rama dorsal; RV: rama ventral; RA: retro-articular.26	
13. (a) Vista anterofrontal de la premaxila, (b) vista anterofrontal del dentario.27	
14. (a) Vista superior de la PFS, (b) vista lateral de la PFI.28	
15. Representación de las 13 morfologías de dientes presentes en las placas faríngeas de <i>Stegastes acapulcoensis</i>29	

Capítulo 1. Introducción

Las relaciones tróficas son fundamentales para comprender las interacciones biológicas, la estructura y la dinámica de los ecosistemas. Una red alimentaria representa las relaciones de alimentación en una comunidad, incluyendo todos los vínculos revelados por el análisis dietético (Pimm et al., 1991). Las redes alimentarias son el resultado de las interacciones dinámicas entre los organismos que adquieren recursos del ecosistema. Estas interacciones tróficas definen los flujos de energía entre las especies y proporcionan una descripción básica de la estructura de la comunidad. La estructura de una red alimentaria, como la conectividad y la longitud de las cadenas alimentarias, afecta de manera crítica a la dinámica del ecosistema, por ejemplo, a su resistencia ante perturbaciones (Pimm et al., 1991).

El nivel trófico fraccionario es una forma de resumir la posición de una especie dentro de una red alimentaria (Froese & Pauly, 2000). En la mayoría de los casos, este nivel trófico está positivamente relacionado con el tamaño del cuerpo de la especie (Cohen et al., 1993). Sin embargo, para comprender completamente las dinámicas de la red alimentaria, debemos explorar en detalle las dietas de las especies, las cuales, nos permiten trazar las rutas de flujo de energía en la red alimentaria (Lassalle et al., 2011), estudiar las relaciones de tamaño entre depredadores y presas (Johnson et al., 2012), analizar la competencia intra e interespecífica (Young et al., 2010), evaluar el comportamiento y los cambios ontogenéticos en la dieta, estimar los niveles tróficos (Stergiou & Karpouzi, 2002) y definir gremios tróficos (Cartes et al., 2002).

Uno de los gremios tróficos fundamentales en los peces asociados a arrecifes, es la herbivoría, la cual juega un papel crucial en la ecología de los arrecifes de coral, influyendo en el reclutamiento de corales, el crecimiento de algas y la recuperación de corales después de perturbaciones climáticas. De hecho, la herbivoría es uno de los principales impulsores de la composición de la comunidad béntica en los arrecifes de coral, al tener un efecto significativo en la riqueza de las macroalgas (Bellwood et al., 2014; Burkepile & Hay, 2008).

Dentro del gremio de los peces herbívoros, se ubican algunas de las damiselas, que son pertenecientes a la familia Pomacentridae como uno de los grupos de peces más abundantes del mundo, habitando los mares tropicales y templados, con 384 especies incluidas en 29 géneros (Robertson & Allen, 2015). El Pacífico oriental tropical (POT) alberga ocho especies del género *Stegastes*, todas endémicas de la región (Robertson & Allen, 2015).

Un rasgo distintivo de estos peces es su comportamiento territorial, siendo reconocidas por su agresividad (Ceccarelli et al., 2001). Defienden pequeñas áreas, generalmente menores a 2 m², contra otros congéneres e intrusos, las cuales son utilizadas como lugares de refugio, alimentación y/o reproducción (Harrington & Losey, 1990). Cultivan algas dentro de sus territorios, lo que ayuda a mantener una mayor diversidad de invertebrados y algas, así como un mayor nivel de alimento primario (Ceccarelli et al., 2001; Choat, 1991).

Las damiselas permiten el desarrollo de tapetes algales hasta alcanzar macroalgas de mayor altura. Además, algunas especies mantienen macroalgas carnosas dentro de sus territorios (Ceccarelli et al., 2001). Debido a que la transición entre los tapetes algales y las macroalgas carnosas es un factor crítico en los sistemas arrecifales, la abundancia y distribución de los peces damisela puede desempeñar un papel clave en la configuración de la estructura de las comunidades bénticas de los arrecifes (Ceccarelli et al., 2001; Hoey & Bellwood, 2010).

El género *Stegastes* incluye principalmente a alimentadores bénticos (Frédérich & Parmentier, 2016) clasificados principalmente como especies herbívoras, aunque algunas especies son oportunistas o generalistas, alimentándose de pólipos de coral, moco del coral y otros invertebrados, pequeños peces y huevos (Aguilar-Medrano et al., 2015; Frédéricich & Parmentier, 2016).

En particular, *Stegastes acapulcoensis* (Fowler, 1944) a pesar de ser una especie abundante en los arrecifes del POT, se conoce poco sobre su biología. La ausencia de información limita el entendimiento biológico y ecológico de la especie, así como su función e influencia en la dinámica arrecifal. Esta especie se distribuye desde el centro del golfo de California (México) hasta el norte de Perú, incluyendo islas oceánicas como Revillagigedo, Galápagos, Isla del Coco y Malpelo. Prefiere hábitats arrecifales rocosos-coralinos poco profundos desde los 1-16m (Robertson & Allen, 2015), con una densidad estimada de 7.64 ± 0.91 ind/m² para un arrecife en las costas de Oaxaca (González Mendoza, 2021).

Este trabajo se enfoca en llenar la ausencia de información sobre su especto trófico y morfología mandibular, proporcionando información valiosa sobre la dieta de *S. acapulcoensis* y su papel en la red alimentaria del arrecife. Los resultados obtenidos contribuirán a una mejor comprensión de las interacciones tróficas en el arrecife de Oaxaca y serán relevantes para la conservación y manejo de estos ecosistemas marinos únicos y amenazados.

1.1 Antecedentes

Durante la fase adulta, *S. acapulcoensis* presenta una coloración café parduzca, más claro en la cabeza y en la parte anterior del cuerpo, con una banda blanca prominente a través de la base de los radios de la aleta pectoral y con ausencia de dimorfismo sexual aparente (Figura 1) (Robertson & Allen, 2015).

Esta especie es residente permanente (Palacios Salgado, 2005; Palacios-Salgado & Rojas-Herrera, 2012) abundante en aguas someras, debido a una mayor densidad de algas filamentosas por la alta productividad de estas aguas (Wellington, 1982). Alcanzan una longitud promedio de 170 mm aunque se han registrado tallas promedio de 185 mm en Negritos, Jalisco (Urbiola-Rangel et al., 2013). Según modelos matemáticos, su edad máxima estimada (no registrada) es de 32 años, siendo la más longeva de sus congéneres (Meekan et al., 2001). Se desarrolla y alcanza la madurez en un período de dos a tres años, tiene una alta fecundidad (12,716 - 91,858 huevos; Urbiola-Rangel et al., 2013) y diferentes eventos reproductivos anualmente, con picos de actividad reproductiva en marzo-abril y septiembre-octubre (Valencia-Méndez, 2014). Depende de un sustrato rocoso para su reproducción, presenta fertilización externa, en la cual los machos ofrecen un sitio de anidación en donde después del cortejo, las hembras depositan miles de huevos que posteriormente son fertilizados por el macho, quién brindará cuidado parental hasta la eclosión de las larvas (Robertson & Allen, 2015; Urbiola-Rangel et al., 2013).

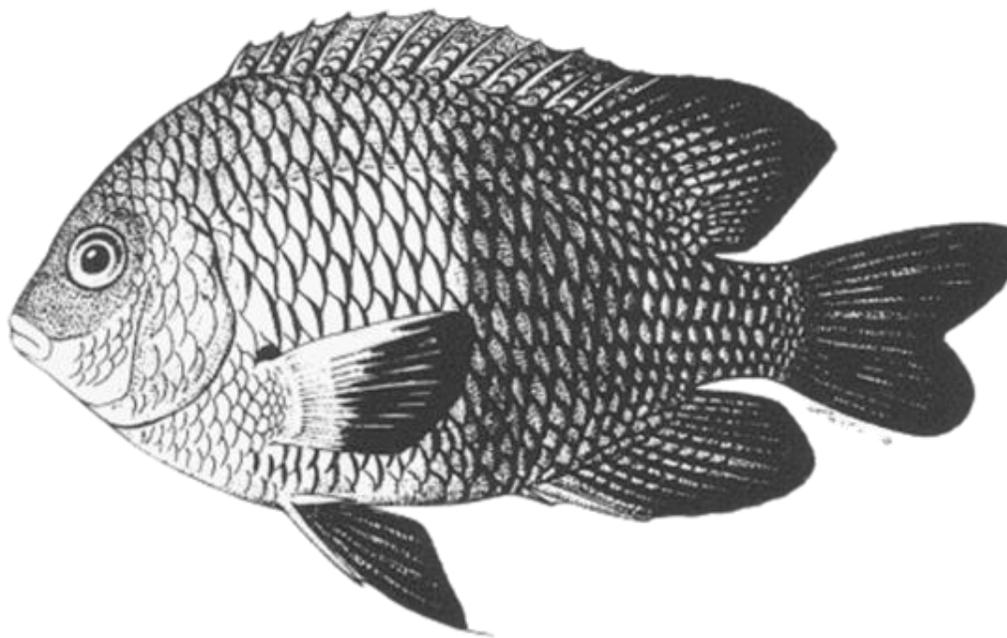


Figura 1. Pez damisela *Stegastes acapulcoensis* adulto (Imagen tomada de: Schneider and Krupp, 1995).

Montgomery (1980) analizó la ecología alimentaria de dos damiselas *S. rectifraenum* y *Microspathodon dorsalis*. Observó que la actividad alimenticia de ambas especies es baja por la mañana, alcanzando su punto máximo a última hora de la tarde y descendiendo bruscamente al acercarse la noche. *Stegastes rectifraenum* se alimenta selectivamente de un tapete algal multiespecífico, incluyendo algas carnosas rojas y verdes e ignoran las algas pardas y calcáreas. *Microspathodon dorsalis* no es selectivo y se alimenta de un monocultivo de algas rojas carnosas del género *Polysiphonia* sp. Aunque los comportamientos alimentarios y los recursos utilizados por las dos damiselas difieren, ambas especies consumen alimentos similares (algas carnosas rojas y verdes) y dependen de una rápida colonización y/o de una alta productividad para mantener sus alimentos primarios en la comunidad de algas consumidas.

Frédérich et al. (2009) determinaron los nichos tróficos de 13 especies de peces damisela en Madagascar, Canal de Mozambique, a través de análisis de isótopos estables y contenido estomacal. Las presas se clasificaron en seis categorías, según lo propuesto por Barel (1982) (fitoplancton, algas bentónicas, invertebrados sésiles, invertebrados vagantes, zooplancton y detritus). Finalmente, determinaron que los Pomacentridae se agrupaban en tres gremios alimentadores pelágicos, alimentadores bentónicos y un tercer grupo que se alimentaba tanto de biota pelágica como bentónica. Debido a que puede ser difícil asignar con precisión algunas especies a una de las tres categorías debido a la plasticidad de la alimentación, Frédérich & Parmentier (2016) sugieren que las especies que tienen más del 70% de presas zooplanctónicas o algas filamentosas en sus estómagos se agrupen dentro de las categorías pelágica o bentónica.

Moreno-Sánchez et al. (2011) analizaron el contenido estomacal de 50 organismos de *S. rectifraenum* en Los Frailes, Baja California Sur. Determinaron que es una especie omnívora con preferencia por ciertas presas dentro de las que se incluyen invertebrados (copépodos bentónicos) y algas (*Bryopsis* spp. y *Ectocarpus* spp.). También determinaron otros componentes animales (*Cerithium* spp. y *Olivella* spp.), mostrando un comportamiento similar al de sus congéneres alrededor del mundo.

Gluckmann & Vandewalle (1998) reportaron una estrecha relación entre el tipo de dientes y la alimentación de los organismos, ya que observaron que los dientes caniniformes se presentan en peces de hábitos planctívoros y los incisivos en peces de hábitos herbívoros. Además, Frédérich et al. (2008) determinaron que las variaciones morfológicas se pueden dar entre y dentro de un mismo gremio trófico, derivadas de la alimentación y la forma de obtener los recursos del medio. Explicaron que las principales variaciones morfológicas relacionadas con las diferencias en la alimentación tienen lugar en la mandíbula

y la cavidad faríngea, cuyo análisis permite identificar variaciones entre gremios tróficos y como explicar parte de la diversidad en pomacéntridos.

Aguilar-Medrano (2017) examinó la morfología del aparato faríngeo de 25 especies de ejemplares pertenecientes a la familia Pomacentridae. Entre ellas, *S. acapulcoensis* presentó una placa faríngea inferior (PFI) ancha y variaciones en el número y la forma de los dientes (5-8 tipos de dientes). En particular, se destacaron los dientes molariformes en el centro de la PFI, algunos de los cuales presentaban una pequeña cúspide central. Las placas faríngeas superiores (PFS) presentaron dientes gruesos en forma de gancho y dientes molariformes sin o con una pequeña cúspide central. Esta configuración morfológica proporciona la fuerza de compresión necesaria para comprimir presas resistentes (Hulsey, 2006). Sin embargo, dado que las presas con caparazón duro no son comunes en la dieta de los peces pertenecientes a la subfamilia Stegastinae, los dientes molariformes también podrían desempeñar un papel importante en la compresión del alimento, evitando su pérdida en la cavidad oral y facilitando su paso hacia la garganta (Yashpal et al., 2006). Estas adaptaciones de las estructuras óseas son vitales para la captura y el procesamiento eficiente de alimentos, lo que guarda una relación directa con la dieta y los hábitos alimentarios de *S. acapulcoensis*.

Hasta la fecha, la presencia de *S. acapulcoensis* en las costas de Oaxaca ha sido reportada en listados taxonómicos previos, como los estudios realizados por López-Pérez et al. (2010, 2014) y Bastida-Zavala et al. (2013). No obstante, estos trabajos se limitan a mencionar su presencia sin profundizar en aspectos relacionados con su alimentación y su papel en la estructura de la comunidad. En este contexto, la tesis de Sánchez-Zamora (2013) se destaca como un valioso aporte, ya que describe tanto la estructura comunitaria de céspedes algales dentro y fuera de los territorios, como los hallazgos del contenido estomacal de un solo individuo, que incluyen la presencia de nueve especies algales, un gasterópodo, una larva de decápodo y varios restos de exoesqueletos de crustáceos.

1.2 Justificación

Stegastes acapulcoensis es una especie abundante en los arrecifes rocosos-coralinos poco profundos del Pacífico mexicano, ha sido reconocida como un herbívoro dominante en estos ecosistemas (López-Pérez et al., 2014). Estos peces juegan un papel crucial en las cadenas tróficas al ocupar el primer eslabón entre los productores primarios y los consumidores secundarios, lo cual ha sido destacado por Horn (1989).

Por tanto, el análisis de las preferencias alimentarias de *S. acapulcoensis* es esencial para el conocimiento básico de esta especie, de esta manera, se podrá comprender mejor su papel ecológico, el uso del hábitat, la disponibilidad y variación de las presas, así como las interacciones intra e interespecíficas, como la competencia y la depredación (Corrêa et al., 2011; Hajisamae, 2009; Vázquez-Ozuna et al., 2020; Yañez-Arancibia, 1977).

La información obtenida a través de estos análisis también resultará valiosa para la gestión y conservación del ecosistema. Por ejemplo, los modelos tróficos pueden ser construidos utilizando los datos recopilados sobre las preferencias alimentarias de *S. acapulcoensis*, lo que permitirá comprender mejor la estructura y el funcionamiento del ecosistema (Dantas et al., 2013). Estos modelos tróficos son herramientas poderosas que ayudan a predecir el impacto de cambios ambientales o intervenciones humanas en las poblaciones y comunidades presentes en los arrecifes rocosos-coralinos.

1.3 Hipótesis

Considerando los antecedentes sobre la alimentación de otras especies de damiselas, la presencia de recursos alimentarios en su hábitat y su aparato mandibular adaptado para el ramoneo, se hipotetiza que *Stegastes acapulcoensis* es omnívoro, con predominio de algas en su dieta.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Caracterizar la alimentación y morfología del sistema alimentario de la damisela *S. acapulcoensis* dentro del arrecife de la bahía La Entrega, Oaxaca, con la finalidad de determinar su espectro trófico.

1.4.2 Objetivos específicos

1. Identificar los componentes alimentarios de *S. acapulcoensis*.

2. Determinar la relación entre el peso de la damisela y su consumo algal.
3. Determinar el nivel trófico en función de su dieta.
4. Describir la morfología del aparato mandibular.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

Bahía La Entrega, está ubicada dentro de Bahías de Huatulco (BH), Oaxaca, una región de arrecifes coralinos de gran relevancia en las costas del Pacífico mexicano. Esta área destaca por su amplia diversidad de especies, incluyendo equinodermos, peces y corales (Juárez-Hernández & Tapia-García, 2017, 2018; López-Pérez et al., 2014).

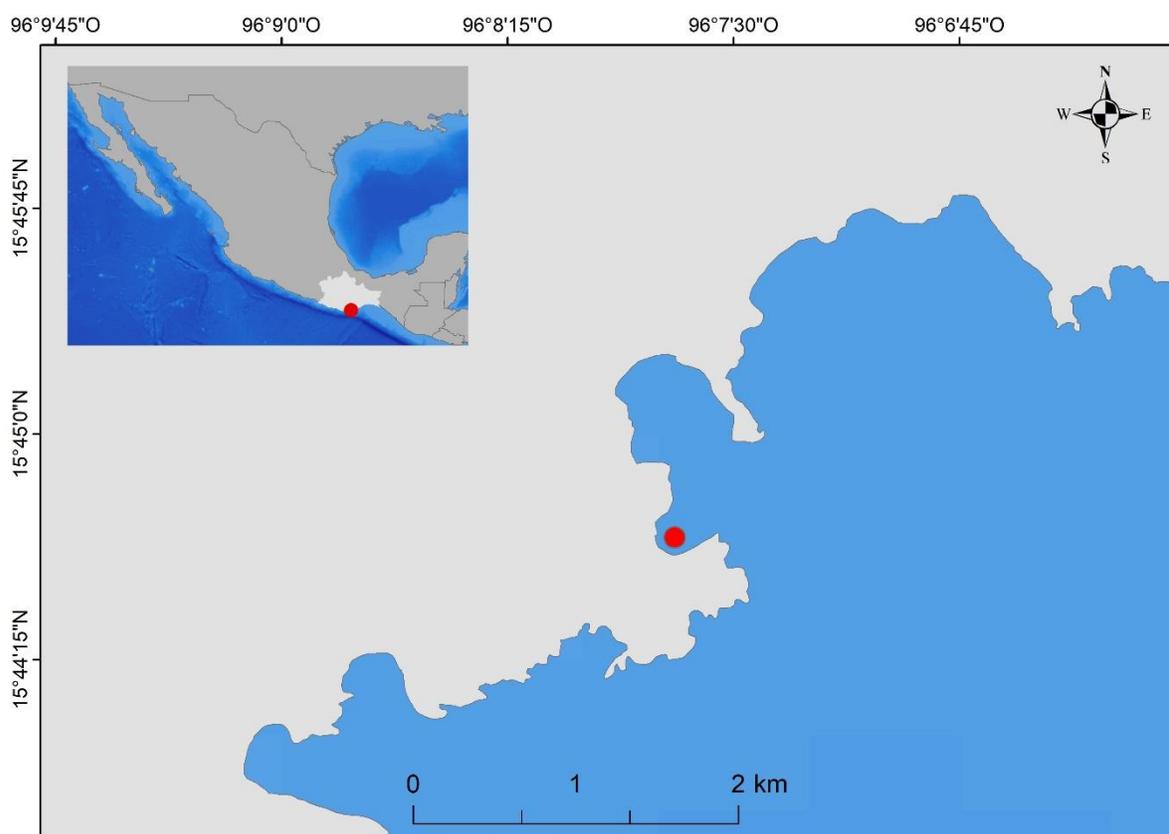


Figura 2. Localización del área de estudio, Bahía de La Entrega, Oaxaca.

El clima de la región presenta dos temporadas bien diferenciadas: la temporada de secas (noviembre-abril) y la temporada de lluvias (mayo-octubre). Durante la época de secas, se producen vientos "nortes" o "tehuanos" originados por frentes fríos de alta presión que provienen del Golfo de México (GM) y atraviesan el Istmo de Tehuantepec (Monreal-Gómez & Salas de León, 1998). Estos vientos soplan

perpendicularmente a la costa del Pacífico Sur de México de noviembre a febrero (Trasviña & Barton, 1997; Willett et al., 2006).

El arrecife de Bahía La Entrega, Oaxaca (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), se extiende sobre una superficie de 60,000 m² y se encuentra dentro de la bahía de Santa Cruz en la costa oaxaqueña del Pacífico mexicano. Este arrecife se caracteriza por estar parcialmente cerrado por puntas rocosas, lo que proporciona protección contra el oleaje directo (Glyn & Leyte Morales, 1997). La bahía presenta una temperatura superficial del mar típica de mares tropicales (SST > 28°C), con pequeñas variaciones térmicas anuales (< 2°C), una termoclina estable somera (20-40 m) y una salinidad promedio de 34 ups (Fiedler & Talley, 2006).

Dado que la región se encuentra cercana al Golfo de Tehuantepec, durante la temporada de octubre-abril, se beneficia de aguas productivas que alcanzan su máximo desarrollo entre los meses de noviembre y enero, lo que tiene un impacto significativo en el medio marino al aumentar la productividad primaria (Lluch-Cota et al., 1997).

2.2 Trabajo de campo

2.2.1 Captura y manejo de ejemplares

Durante agosto de 2022 se recolectaron 30 ejemplares de *Stegastes acapulcoensis* entre las 9-11am que es considerado como el período de mayor actividad de alimentación de esta especie. Se emplearon arpones caseros y equipo de buceo SCUBA. Los organismos fueron inyectados con formol al 5% para detener el proceso de digestión, lo que permitió endurecer rápidamente los tejidos de las presas y hacer más probable que las presas parcialmente digeridas permanecieran intactas y fueran más fáciles de identificar.

Cada ejemplar fue pesado en una balanza digital y colocado en vista lateral izquierda. Se fijaron con alfileres en estructuras particulares, como aletas y mandíbula, para extenderlas al máximo y realizar la toma de datos biométricos como fueron la longitud total, longitud estándar y peso total.

A continuación, los organismos fueron fotografiados y disectados de la parte ventral, comenzando desde el istmo branquial hasta el ano, para después extraer el tracto digestivo. Durante esta etapa, también se registró el peso y la longitud del intestino (LI). Posteriormente, las muestras se colocaron en viales y se fijaron completamente con formol al 5% para su posterior análisis en el laboratorio. La recolección de los organismos se llevó a cabo al amparo del permiso de recolecta científica PPF/DGOPA-035/21.

2.3 Trabajo de laboratorio

2.3.1 Componentes alimentarios

El exceso de formaldehído de los tractos digestivos se eliminó mediante recambios continuos de agua corriente y se conservaron en alcohol al 70%. Posteriormente, cada intestino se abrió longitudinalmente, y el contenido estomacal fue vertido en cajas de petri, mientras que el intestino fue lavado con agua destilada para obtener la mayor cantidad de contenido estomacal. Finalmente, se llevó a cabo un proceso de tamizado utilizando mallas de 500, 250 y 60 micras de apertura para facilitar la clasificación de los componentes.

Los componentes alimentarios se clasificaron en 9 categorías: (1) algas, (2) invertebrados, (3) detritus, (4) huevos, (5) foraminíferos, (6) micro plásticos, (7) sedimentos, (8) materia orgánica no identificada y (9) escamas, usando un microscopio estereoscópico.

El componente alimentario con mayor biomasa fueron las algas. Por lo tanto, para evaluar riqueza de especies de algas se contó con el apoyo de un ficólogo especializado, el Dr. Abel Sentíes Granados, quien identificó a las especies de algas, examinando detalladamente las características morfológicas. La sinonimia, el estatus nomenclatural de cada nombre y el sistema de clasificación utilizado, siguieron lo establecido con AlgaeBase (Guiry & Guiry, 2023). El resultado final fue un listado de especies que refleja la diversidad de especies de algas del contenido estomacal de *S. acapulcoensis*.

2.3.2 Descripción morfológica del aparato mandibular y placas faríngeas

Las características anatómicas del aparato mandibular y las placas faríngeas influyen en el tipo de

alimentación de una especie. Estos elementos están directamente relacionados con la manera en que el alimento se obtiene y se prepara antes de llegar al estómago (Aguilar-Medrano et al., 2011). En este sentido, es esencial describirlos detalladamente para comprender adecuadamente los hábitos alimentarios de la damisela.

La descripción se realizó a partir de ocho ejemplares adultos de *S. acapulcoensis*. Mediante una incisión en la región mandibular, se extrajeron las piezas osteológicas de interés: premaxila, dentario, maxilar, articulo-angular, retro-articular y las placas faríngeas superiores e inferiores. Las piezas se limpiaron con peróxido de hidrógeno al 3% para eliminar restos de tejido blando y posteriormente se enjuagaron con agua destilada. Una vez limpias, se dejaron secar al aire para su fotografía y descripción.

Se llevó a cabo la descripción y clasificación de los dientes de las placas faríngeas de acuerdo con su tamaño y forma. La clasificación se realizó tomando en cuenta la combinación de dientes y se dividió en diferentes zonas, de la siguiente manera:

Placas faríngeas superiores. La zona central, la cual se subdividió en tres categorías: PFS1, PFS2 y PFS3, según la combinación de dientes presentes en dicha área. En el resto de la placa, se dividió en: la parte superior (PFS4), primera mitad de la placa (PFS5) y la segunda mitad (PFS6) (Figura 3).

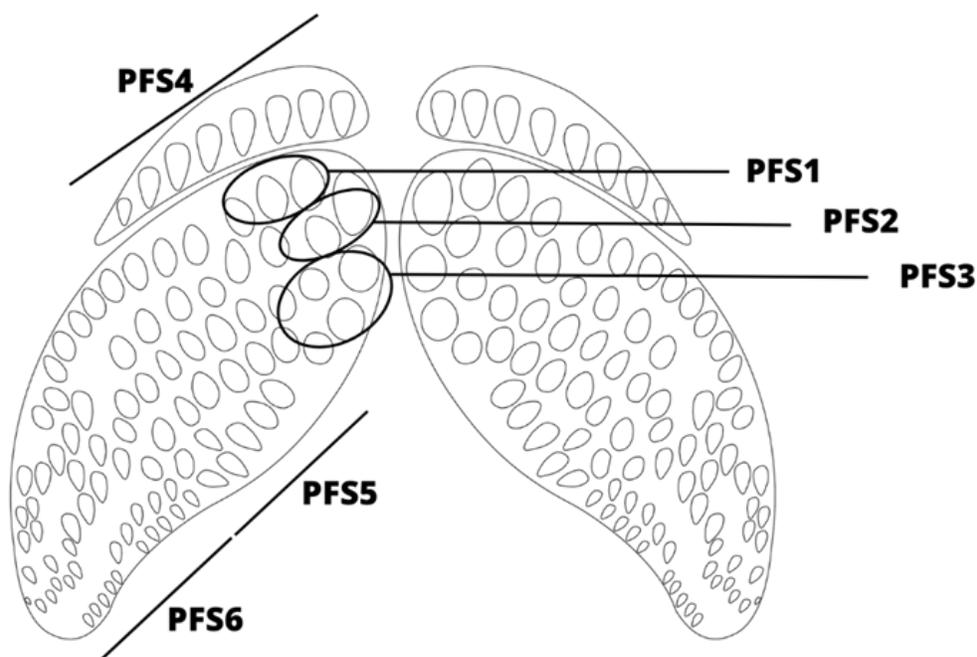


Figura 3. Representación gráfica de las placas faríngeas superiores con una zonificación detallada para facilitar su descripción.

Placa faríngea inferior. La primera área analizada fue la zona central, la cual se subdividió en dos categorías: PFI1 y PFI2, basadas en la combinación específica de dientes presentes en esta región. En cuanto al cuerno mandibular, se identificaron seis secciones distintas, divididas en tres en la parte superior y tres en la parte inferior. En la parte superior, se encontró el primer tercio del cuerno (PFI3), la parte media del cuerno (PFI4) y el extremo del cuerno (PFI5). En la parte inferior, se distinguió el extremo central inferior (PFI6), la parte media del cuerno (PFI7) y el extremo del cuerno (PFI8) (Figura 4).

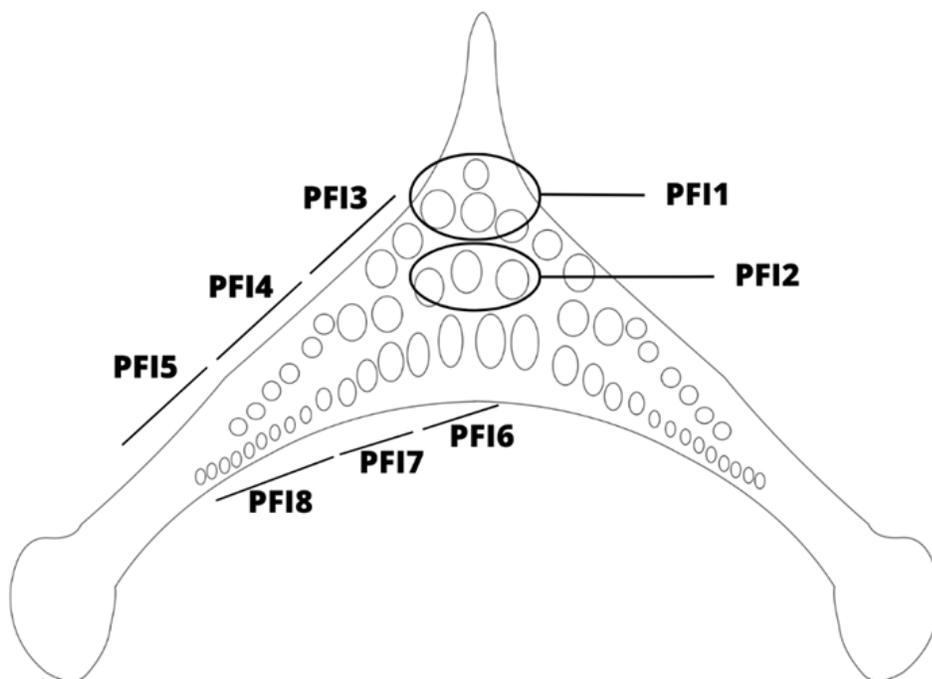


Figura 4. Representación gráfica de la placa faríngea inferior con una zonificación detallada para facilitar su descripción.

2.4 Análisis de datos

2.4.1 Componentes alimentarios

2.4.1.1 Análisis cuantitativo de dieta

El Índice de Importancia Relativa (%IIR), permite identificar la importancia de un grupo trófico dentro de la dieta de una especie. Calculado según la metodología descrita por Pinkas et al. (1971)(1) y modificada

por Ojeda & Muñoz (1999). Para este índice, se multiplica la frecuencia de aparición (%FA) de cada especie en la dieta por su biomasa (%P).

$$IIR = (%FA + \%P) \quad (1)$$

Donde: *FA* es la frecuencia de aparición y *P* es la biomasa de cada componente respecto al peso total.

2.4.1.2 Amplitud del espectro trófico

Para evaluar la amplitud del espectro trófico de la damisela *S. acapulcoensis*, tomando en cuenta la proporción de cada presa y como se distribuyen se calculó el Índice Estandarizado de Levin (*Bi*) (Hurlbert, 1978) (2). Los valores de este índice varían de 0 a 1. Un valor <0.6 indicará una dieta de pocas presas que corresponde a un depredador especialista y un valor ≥0.6 supondría un depredador generalista que consume diversas presas (Krebs, 1999).

$$Bi = 1 / \left[n \sum_i P_{ij}^2 \right] \quad (2)$$

Donde: *P_{ij}* es la proporción de la presa *j* en la dieta del consumidor *i* y *n* es el número de especies o categorías de presas.

2.4.1.3 Estrategia alimentaria

La estrategia alimentaria fue descrita a través de una gráfica de dispersión empleando el método de Costello, modificado por Amundsen et al. (1996) (3). Este método se utilizó como una técnica complementaria que permitió corroborar la amplitud del nicho trófico; conjuga la frecuencia de ocurrencia en el eje horizontal, con la abundancia específica de los componentes dietarios en el eje vertical, los cuales sirven como indicadores de la contribución de los componentes tróficos a la amplitud del nicho, es decir si fueron dominantes o raros, y sobre la estrategia alimentaria, es decir si el consumidor mostró preferencia por pocos recursos (especialista) o tuvo una gama de alimentos amplia (generalista)(Figura 5).

$$Pi = \left(\frac{\sum Si}{\sum Sti} \right) * 100 \quad (3)$$

Donde: S_i es la abundancia de la presa i , St_i es el total del contenido estomacal de solo aquellos depredadores que contienen la presa i en su estómago.

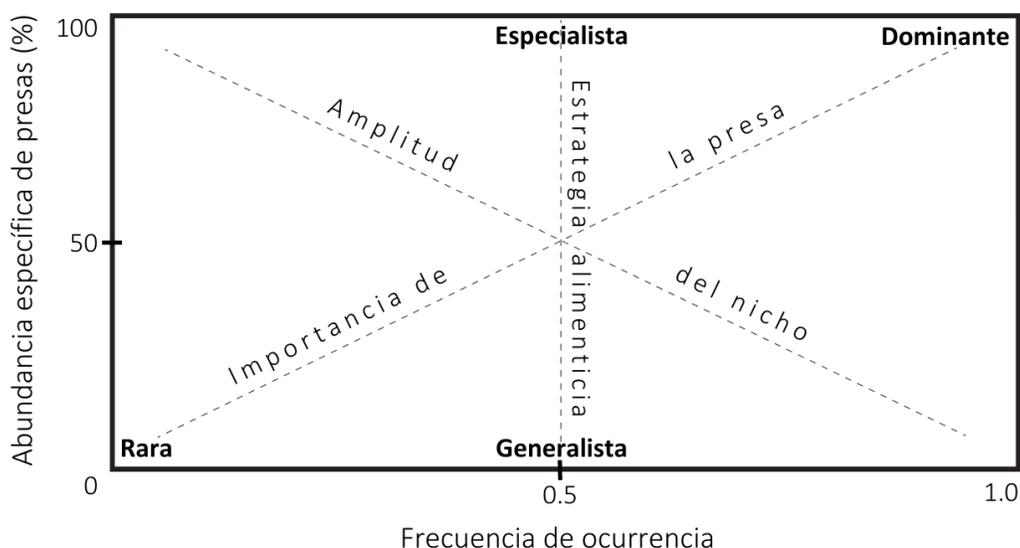


Figura 5. Diagrama explicativo para la interpretación de la estrategia de alimentación, la contribución a la amplitud del nicho e importancia de las presas a partir del método de Costello, modificado de Amundsen et al. (1996).

2.4.2 Relación entre el peso de la damisela y su consumo algal

Se estableció una relación entre el peso de los individuos de *Stegastes acapulcoensis* y su consumo de algas mediante una correlación. Para ello, se utilizó la librería ggplot2 de RStudio, se generó un gráfico de dispersión para visualizar la distribución de los datos. Se calculó el coeficiente de correlación para medir la fuerza y de la relación, y se realizó una prueba de significancia para determinar si fue estadísticamente significativa.

2.4.3 Nivel trófico

El nivel trófico de *S. acapulcoensis* se determinó a través de la fórmula propuesta por Christensen & Pauly (1992) (4). De acuerdo con los autores, el detritus y los productores primarios presentan un nivel trófico igual a la unidad; mientras que, para el resto de los grupos, el nivel trófico (NT) del depredador o grupo (i) se define como uno más la suma de los niveles tróficos de las presas multiplicado por la proporción de la

presa en la dieta del depredador (Christensen & Pauly, 1992), con valores que van de 2.0 a 4.5 entre los diferentes grupos. Los niveles tróficos de las presas fueron asignados de acuerdo con Cortés (1999).

$$TL = 1 + \left(\sum_{j=1}^n DC_{ij} \right) (TL_j) \quad (4)$$

Donde: TL es el nivel trófico de las presas j , DC_{ij} es la composición de la dieta (proporción de presas j en la dieta de *S. acapulcoensis i*), n es el número total de especies presa en la dieta y TL_j es la posición trófica asignada a cada presa.

2.4.4 Caracterización del tracto digestivo

Para realizar la descripción, se utilizaron estadísticas descriptivas como el valor mínimo, máximo, mediana, media y desviación estándar, para obtener una visión completa de la distribución de las Longitudes Intestinales (LI) en la muestra.

Además, se realizó un análisis de correlación entre la LE de los individuos y sus LI para evaluar la posible relación entre estas variables. A partir de la librería ggplot2 de Rstudio, se obtuvo un gráfico de dispersión, el coeficiente de correlación y su significancia estadística.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Variables morfométricas

Tabla 1 El peso de *S. acapulcoensis* varió entre 68 y 133 g, la longitud total 89-174 mm y la longitud estándar entre 76-136 mm (Tabla 1).

Tabla 1. Variables morfométricas de ejemplares adultos (n=30) del pez damisela *S. acapulcoensis* en bahía La Entrega, Oaxaca.

	MIN	MAX	MEDIA	SD
Peso (g)	68	133	99	16.9
Longitud total (mm)	89	174	149	18.4
Longitud estándar (mm)	76	136	114	14.0

3.2 Componentes alimentarios

Se analizaron las proporciones de componentes alimentarios de 7 hembras, 6 machos y 1 individuo de sexo indeterminado. Los componentes identificados fueron algas, invertebrados, detritus, sedimento, materia orgánica no identificada, huevos, micro plásticos, foraminíferos y escamas (Figura 6 y 7). El componente alimentario más consumido fue el de algas, con una proporción promedio del 32%. Le siguen el detritus, con una proporción promedio del 21.7%, y los invertebrados, con una proporción promedio del 19%. El sedimento y la materia orgánica no identificada también fueron componentes significativos en la dieta de los individuos, con proporciones promedio del 13.3% y 10.6%, respectivamente. Por otro lado, los foraminíferos, huevos, micro plásticos y escamas fueron consumidos en menor proporción (1.7%, 0.9%, 0.6% y 0.1%, respectivamente).

Se identificaron 20 especies de algas (Tabla 2), las cuales, representan una parte significativa de la dieta de esta especie y proporcionan información importante sobre sus hábitos alimentarios. Se observó una mayor diversidad y abundancia de algas rodofitas, con 10 especies identificadas, 7 de clorofitas y 3 de feofitas. Estos hallazgos indican que las algas rodofitas son el componente principal en la dieta de esta especie de pez damisela, seguidas por las algas clorofitas y las feofitas en menor proporción.

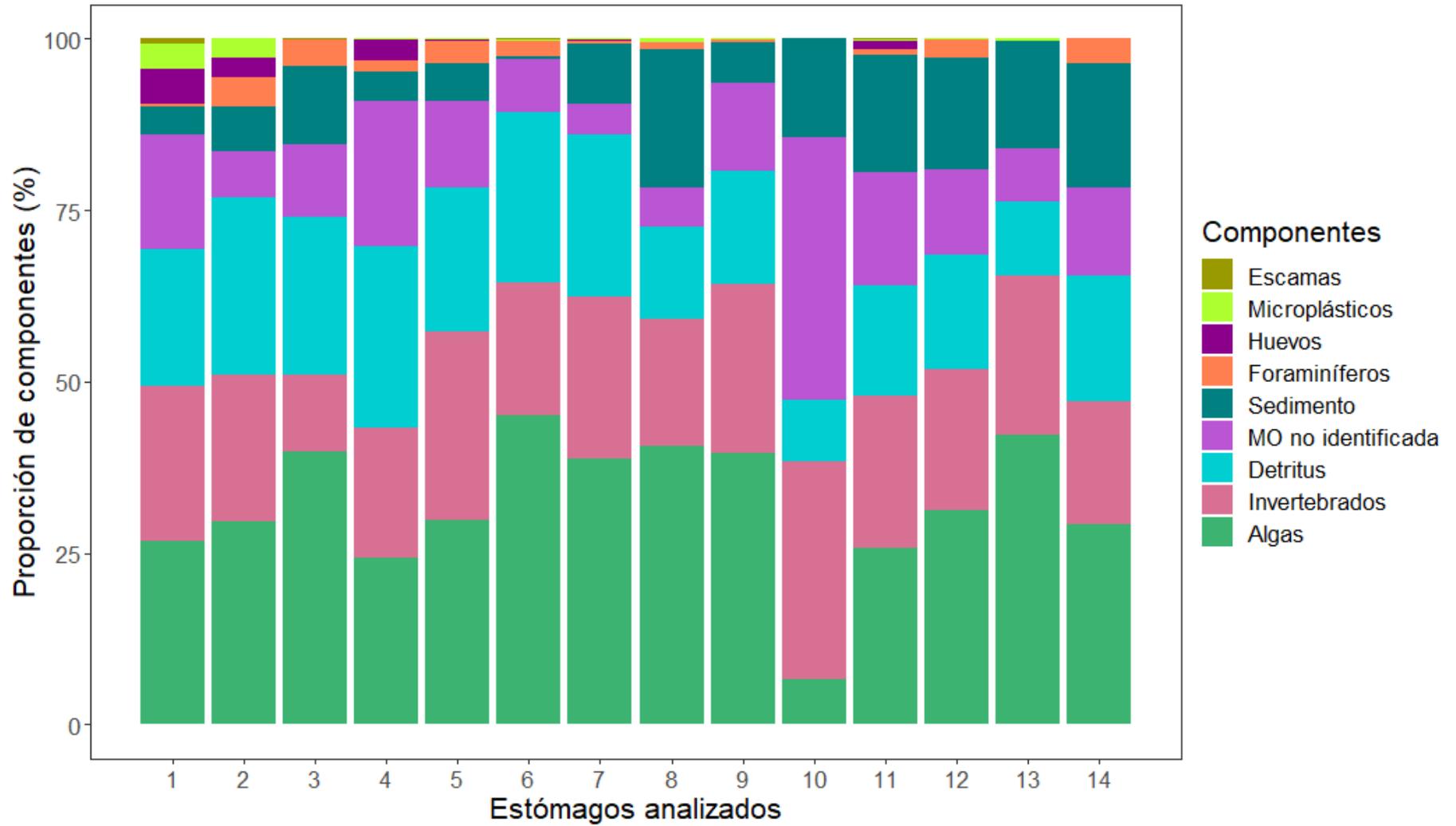


Figura 6. Proporción de componentes alimentarios de cada estómago analizado. El gráfico muestra la proporción de algas, invertebrados, detritus, sedimento, materia orgánica no identificada, huevos, micro plásticos, foraminíferos y escamas encontrados en los estómagos de los individuos analizados.

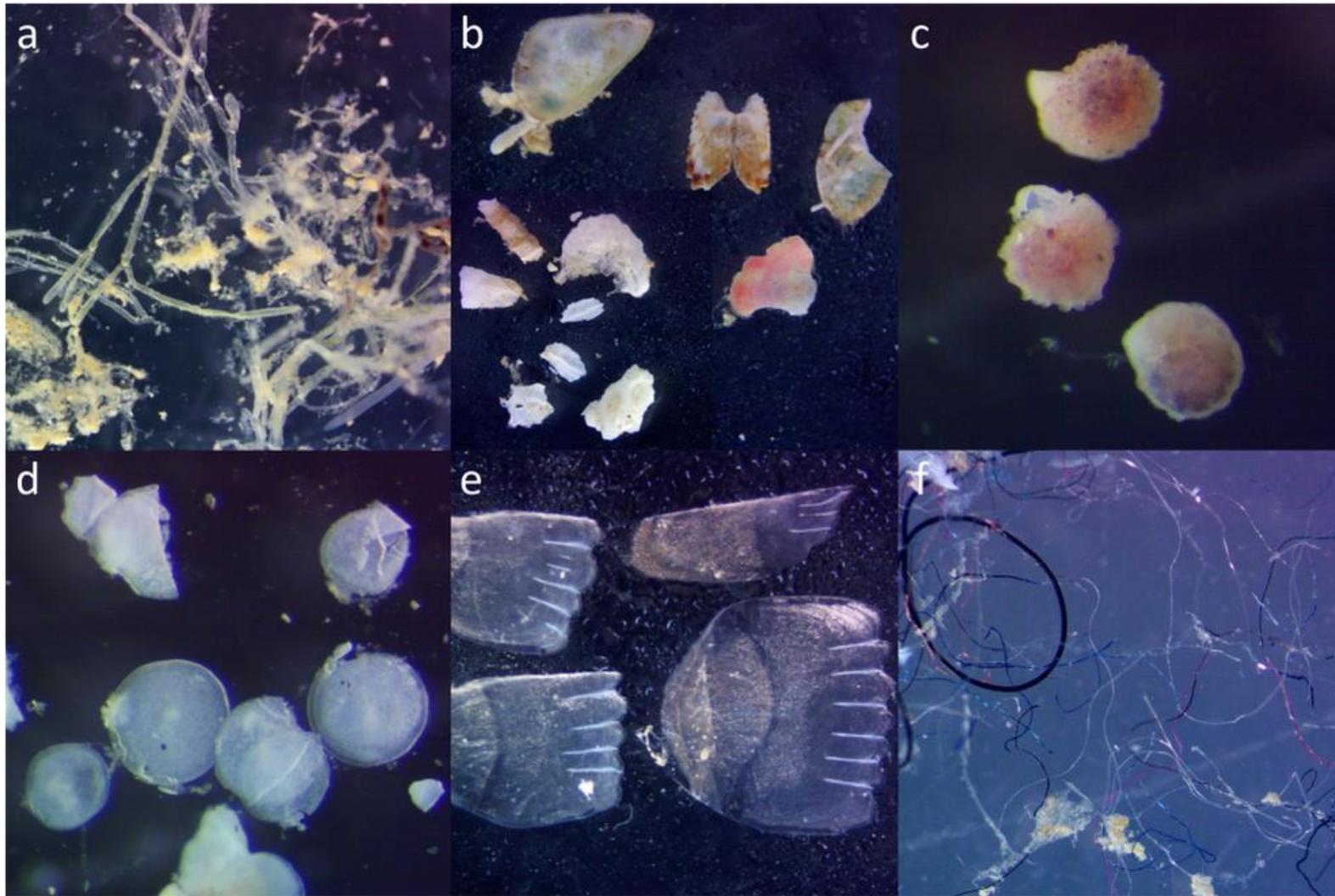


Figura 7. Ejemplificación visual de algunos de los componentes alimenticios identificados en el contenido estomacal de *S. acapulcoensis* en la bahía La Entrega: a) algas, b) invertebrados, c) foraminíferos, d) huevos, e) escamas y f) micro plásticos.

Tabla 2. Listado sistemático de algas presentes en el contenido estomacal de *Stegastes acapulcoensis*.

Filo	Clase	Orden	Familia	Género	Especie
Rhodophyta	Florideophyceae	Corallinales	Lithophyllaceae	Amphiroa	<i>Amphiroa dimorpha</i> Me.Lemoine, 1929
			Corallinaceae	Jania	<i>Jania adhaerens</i> J.V.Lamouroux, 1816
		Gigartinales	Cystocloniaceae	Hypnea	<i>Hypnea pannosa</i> J.Agardh, 1847 <i>Hypnea spinella</i> (C.Agardh) Kützing, 1847
		Gracilariales	Gracilariaceae	Gracilaria	<i>Gracilaria</i> sp.
		Ceramiales	Delesseriaceae	Polyneurella	<i>Polyneurella</i> sp.
			Ceramiaceae	Ceramium	<i>Ceramium</i> sp.
			Rhodomelaceae	Herposiphonia	<i>Herposiphonia plumula</i> (J.Agardh) Falkenberg, 1901
				Chondria	<i>Chondria</i> sp.
				Laurencia	<i>Laurencia clarionensis</i> Setchell & N.L.Gardner, 1937
Chlorophyta	Ulvophyceae	Cladophorales			

Filo	Clase	Orden	Familia	Género	Especie		
Phaeophyta	Phaeophyceae	Ulvales	Cladophoraceae	Cladophora	<i>Cladophora perpusilla</i> Skottsberg & Levring, 1941 <i>Cladophora vagabunda</i> (Linnaeus) Hoek, 1963		
			Boodleaceae	Cladophoropsis	<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Bang ex C.Agardh) Børgesen, 1905		
			Cladophoraceae	Chaetomorpha	<i>Chaetomorpha clavata</i> Kützing, 1847		
			Ulvaceae	Ulva	<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen, 1803		
			Bryopsidales	Caulerpaceae	Caulerpa	<i>Caulerpa sertularioides</i> (S.G.Gmelin) M.How, 1905	
				Bryopsidaceae	Bryopsis	<i>Bryopsis pennata</i> J.V.Lamouroux, 1809	
				Dictyotales	Dictyotaceae	Dictyota	<i>Dictyota flabellata</i> (Collins) Setchell & N.L.Gardner, 1924
						Dictyopteris	<i>Dictyopteris delicatula</i> J.V.Lamouroux, 1809
			Ectocarpales	Scytosiphonaceae	Rosenvingea	<i>Rosenvingea endiviifolia</i> (Martius) M.J.Wynne, 2021	

3.2.1 Análisis cuantitativo de dieta

De acuerdo con el %IIR calculado para cada componente alimentario (Figura 8), se observó que las algas ocupan el primer lugar con un %IIR de 34%, seguidas por detritus (21%) e invertebrados (20%). Los resultados sugieren que estos componentes son los más consumidos por los individuos analizados y, por lo tanto, son importantes para su dieta. Por otro lado, el componente con el menor %IIR es el de escamas (0.03%), este valor indica que tiene una menor importancia en la dieta de los individuos analizados.

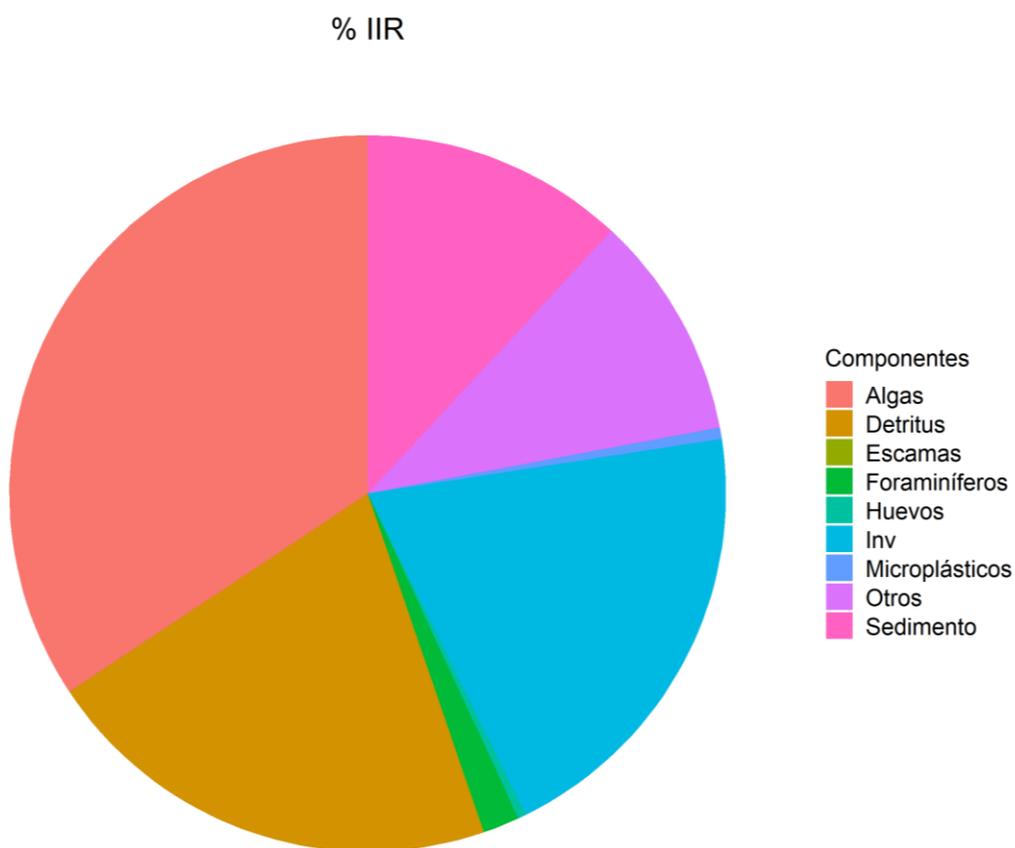


Figura 8. Distribución de los componentes alimentarios según el Índice de Importancia Relativa (%IIR).

3.2.2 Amplitud de espectro trófico

A partir del Índice Estandarizado de Levin, se obtuvo una amplitud de espectro trófico entre 0.2 y 0.7; con una media de 0.5. Sin embargo, la desviación estándar del índice fue de 0.31, lo que indica una alta variabilidad en la dieta de los individuos analizados.

3.2.3 Estrategia alimentaria

Los resultados del análisis de la estrategia alimentaria utilizando el método de Costello (1990) (Figura 9) indican que los individuos analizados presentan una estrategia alimentaria generalista. Consumen una variedad de componentes alimentarios, como algas, detritus, invertebrados, sedimento, entre otros, lo que les permite adaptarse a diferentes fuentes de alimento y condiciones ambientales. Aunque muestran preferencia por algunos componentes, su capacidad de consumir una amplia gama de recursos demuestra su flexibilidad y adaptabilidad en la búsqueda de alimento.

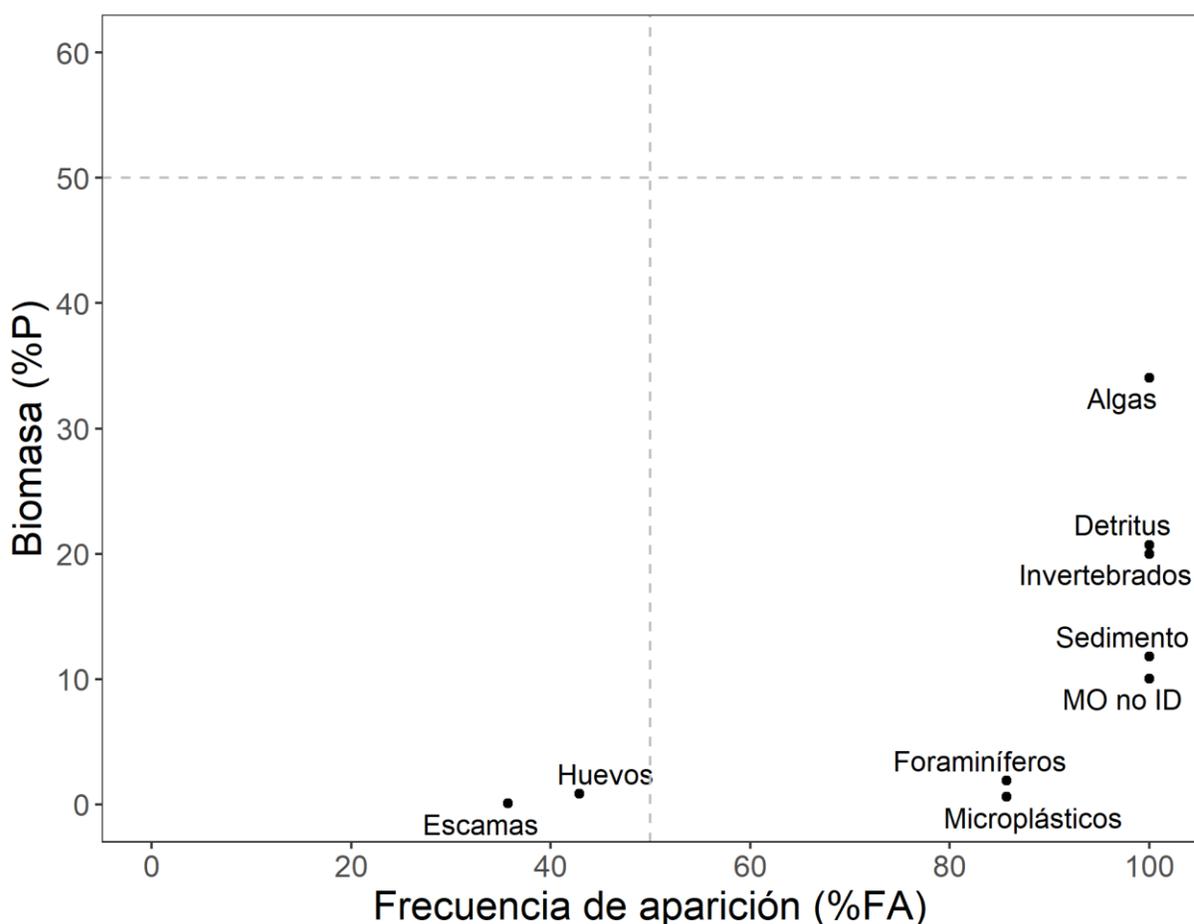


Figura 9. Gráfico de dispersión de la estrategia alimentaria mediante el método de Costello (1990) para los componentes alimentarios, representados por su frecuencia de aparición (%FA) y biomasa (%P).

3.3 Relación entre el peso de la damisela y su consumo algal

Se obtuvo una correlación positiva y fuerte ($r = 0.85$) entre el consumo algal y el peso del pez damisela (Figura 10). Esto indica que a medida que aumenta el peso del pez, su consumo de algas también aumenta

de manera consistente. El valor de p significativamente bajo ($p = 0.0001$) indica que es altamente improbable que esta relación sea aleatoria.

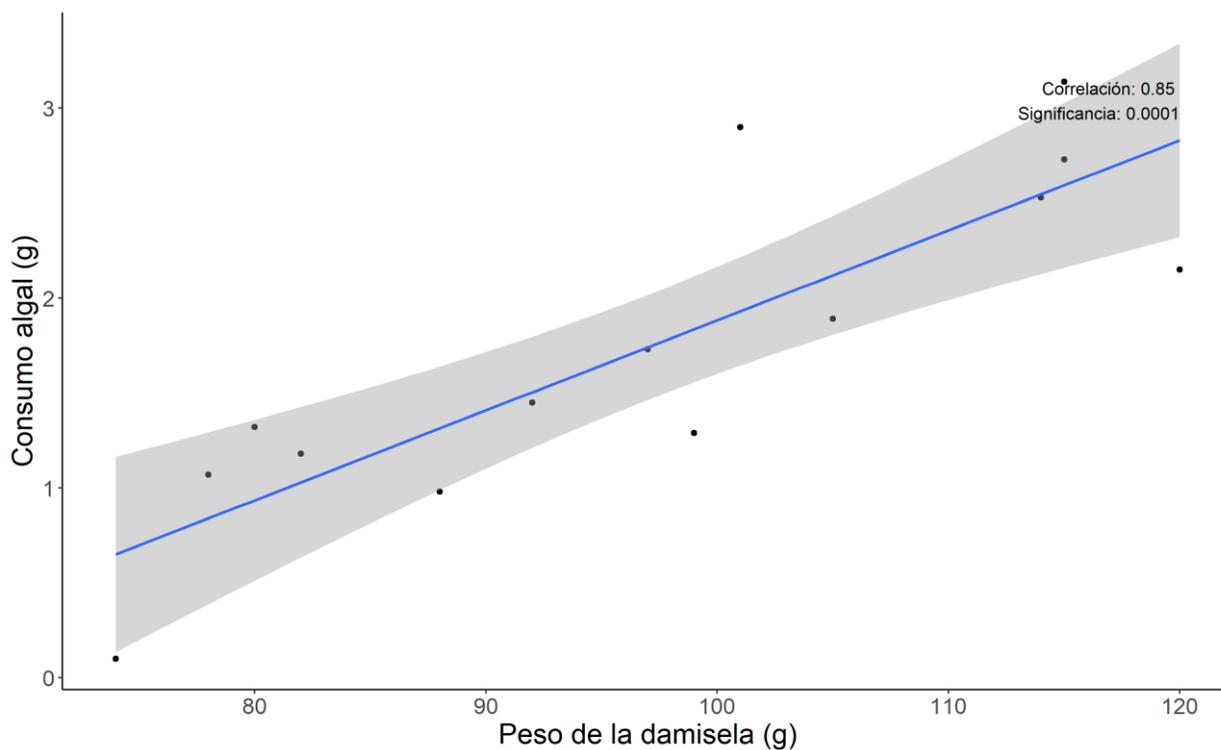


Figura 10. Correlación entre el consumo algal y el peso del pez damisela *S. acapulcoensis*.

3.4 Nivel trófico

Se obtuvo un valor de 2.2, lo que indica que *S. acapulcoensis* se encuentra en un nivel trófico bajo en la cadena alimentaria, dependiendo principalmente de componentes alimentarios como las algas, detritus e invertebrados.

3.5 Caracterización del tracto digestivo

La longitud del tracto digestivo varió entre 146 - 383 mm, con una media fue de 268 mm y una desviación estándar de 56 mm. Estos resultados proporcionan información importante sobre la estructura y función del tracto digestivo en los individuos analizados.

Los resultados revelaron una correlación positiva moderada entre LE y LI (Figura 11), con un coeficiente de correlación de 0.34 y una $p = 0.064$, lo que indica que esta asociación no es estadísticamente significativa a un nivel de confianza del 95%.

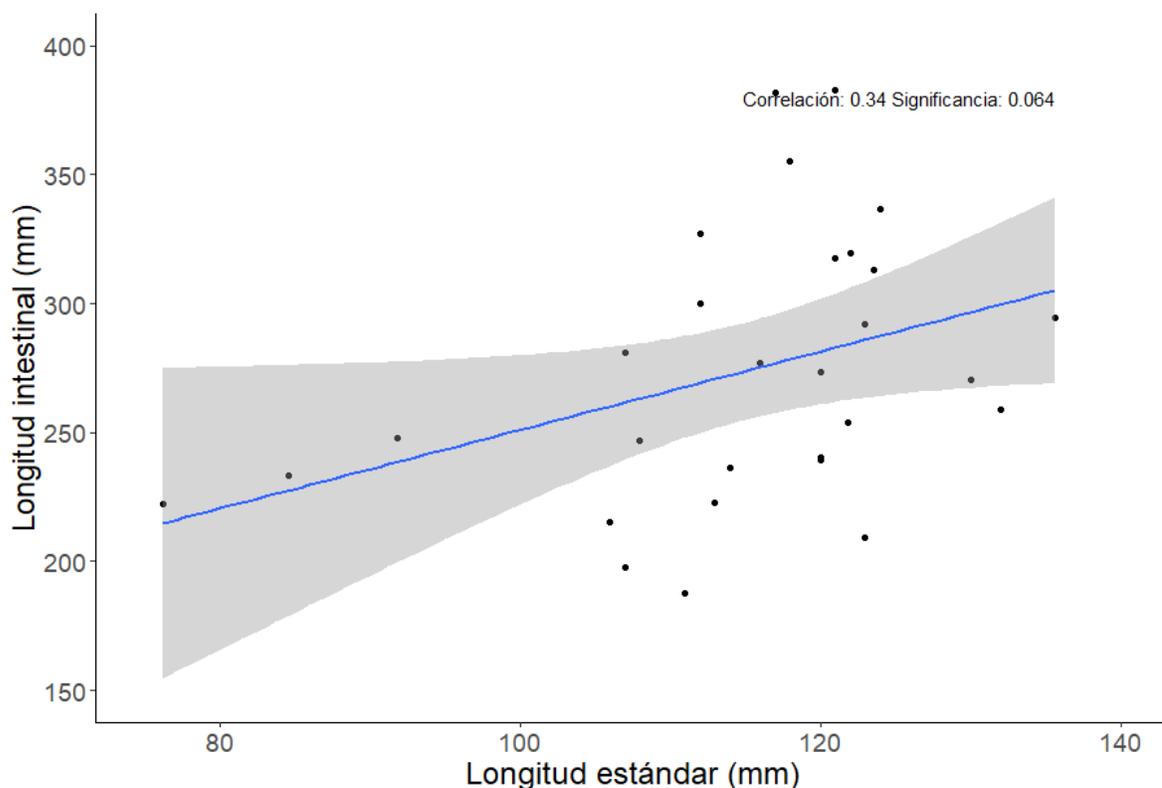


Figura 11. Correlación entre la longitud estándar (LE) y la longitud intestinal (LI) de los individuos analizados. Coeficiente de correlación: 0.34, p-valor: 0.064.

3.6 Descripción morfológica del aparato mandibular y placas faríngeas

Aparato mandibular

Premaxila: Hueso par ubicado en la mandíbula superior (Figura 12a, Figura 13a). La superficie dorsal es convexa, con un proceso ascendente perpendicular al eje del hueso, delgado y termina en punta. La longitud de dicho proceso (desde su base sobre el eje horizontal del hueso hasta su extremo) es menor a la longitud total de la premaxila (medida desde su extremo anterior al posterior). El proceso articular se ubica inmediatamente por detrás del ascendente, es más corto y ancho que el ascendente. El proceso maxilar, se ubica cerca del extremo posterior del hueso, aplanado y con un extremo apical ligeramente triangular; el margen posterior declina paulatinamente en dirección al extremo posterior de la premaxila.

La superficie ventral presenta tejido conectivo donde está dispuesta una hilera de dientes incisivos ligeramente curvados y disminuyen de tamaño hacia el extremo posterior del hueso.

Maxila: Es un hueso par de la mandíbula superior (Figura 12c). Es una pieza robusta y ondulada con una torción anterior de 180°, donde se articula con el proceso maxilar y articular de la premaxila; con márgenes aplanados y redondeados en los extremos antero y posterior. La superficie lateral del margen anterior es cóncava, donde encaja el hueso palatino.

Dentario: Es un hueso par de la mandíbula inferior (Figura 12bFigura 13b). Tiene una forma redondeada, con su margen posterior hendido en forma de horqueta donde se encuentra el angular; la hendidura forma dos ramas, dorsal y ventral. La rama dorsal es ancha y en su margen superior presenta tejido conectivo donde está dispuesta una hilera de dientes similares a los de la premaxila. La rama inferior es más corta y de margen redondeado.

Angular y retroarticular: Huesos pareados de la mandíbula inferior (Figura 12d). El angular es corto, en su parte media dorsal presenta un proceso ascendente con una terminación en punta, que encaja en la hendidura del dentario. En su margen posterior, presenta una hendidura, la cual se orienta hacia arriba para recibir el cóndilo del cuadrado. El retroarticular es de tamaño reducido y se conecta al articular posterior.

Placas faríngeas

Placas faríngeas superiores (PFS): Se compone de cuatro huesos pareados (Figura 14a). Los superiores, son delgados con una superficie dorsal curva y una superficie ventral cóncava; presenta una hilera de dientes en forma de gancho. El par inferior, es grande y robusto, con una superficie dorsal curva que desciende hasta la parte posterior del hueso; exhiben una diversidad de seis tipos de dientes (Figura 15; 1-6), distribuidos en cinco filas principalmente.

Placa faríngea inferior (PFI): Se compone de un brazo inferior y brazos pareados lateroposteriores, adoptando una forma similar a la letra "Y" (Figura 14b). En la superficie dorsal de los brazos se encuentran dos hileras de dientes, mientras que en la parte mesial de la estructura se observa una acumulación de dientes; presenta ocho tipos de dientes (Figura 15; 5, 7-13).

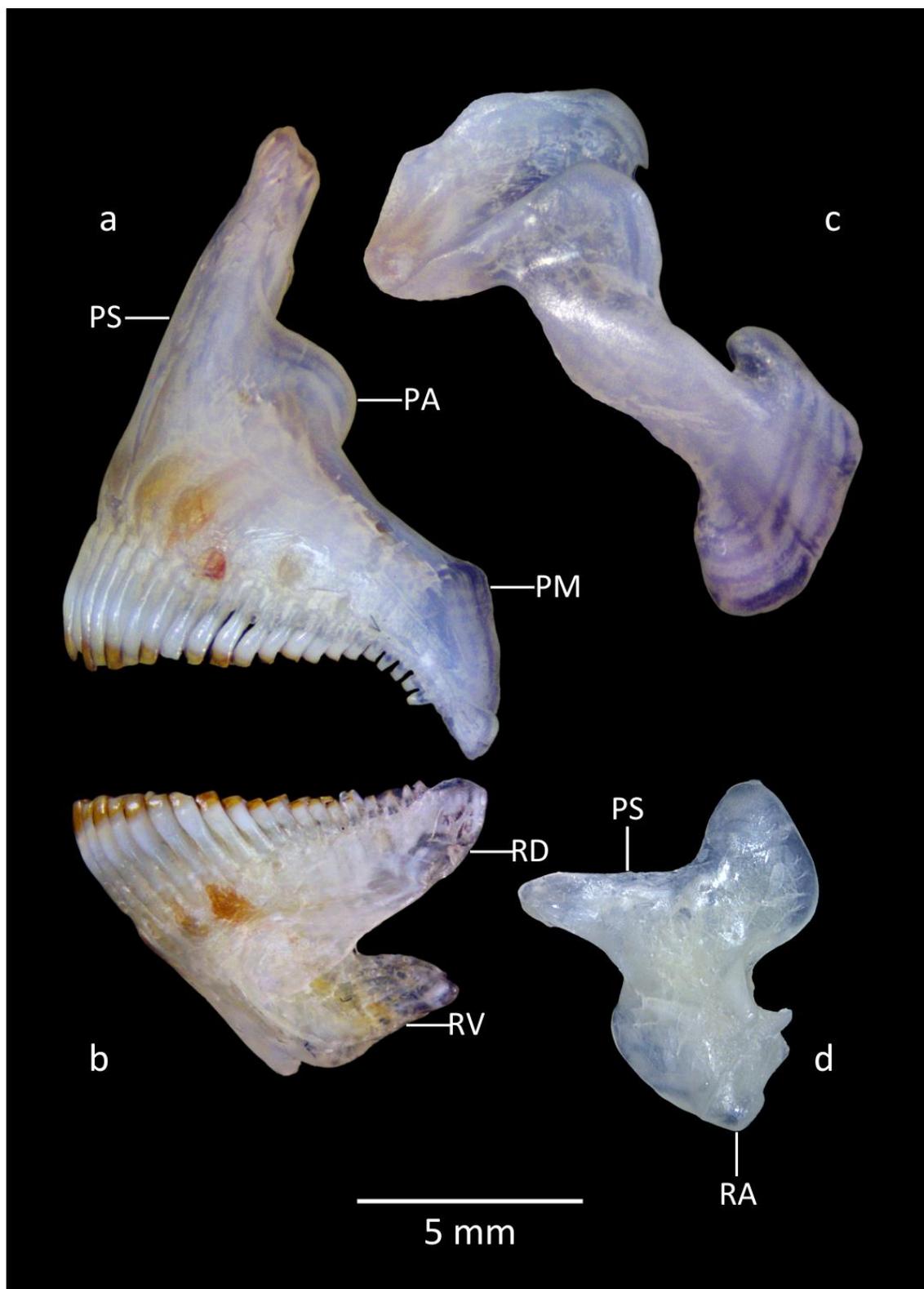


Figura 12. (a) Vista anterolateral de la premaxila, (b) vista anterolateral del dentario; (c) maxila; (d) angular. Abreviaturas: PS: proceso ascendente; PA: proceso articular; PM: proceso maxilar; RD: rama dorsal; RV: rama ventral; RA: retro-articular.



Figura 13. (a) Vista anterofrontal de la premaxila, (b) vista anterofrontal del dentario.



Figura 14. (a) Vista superior de la PFS, (b) vista lateral de la PFI.

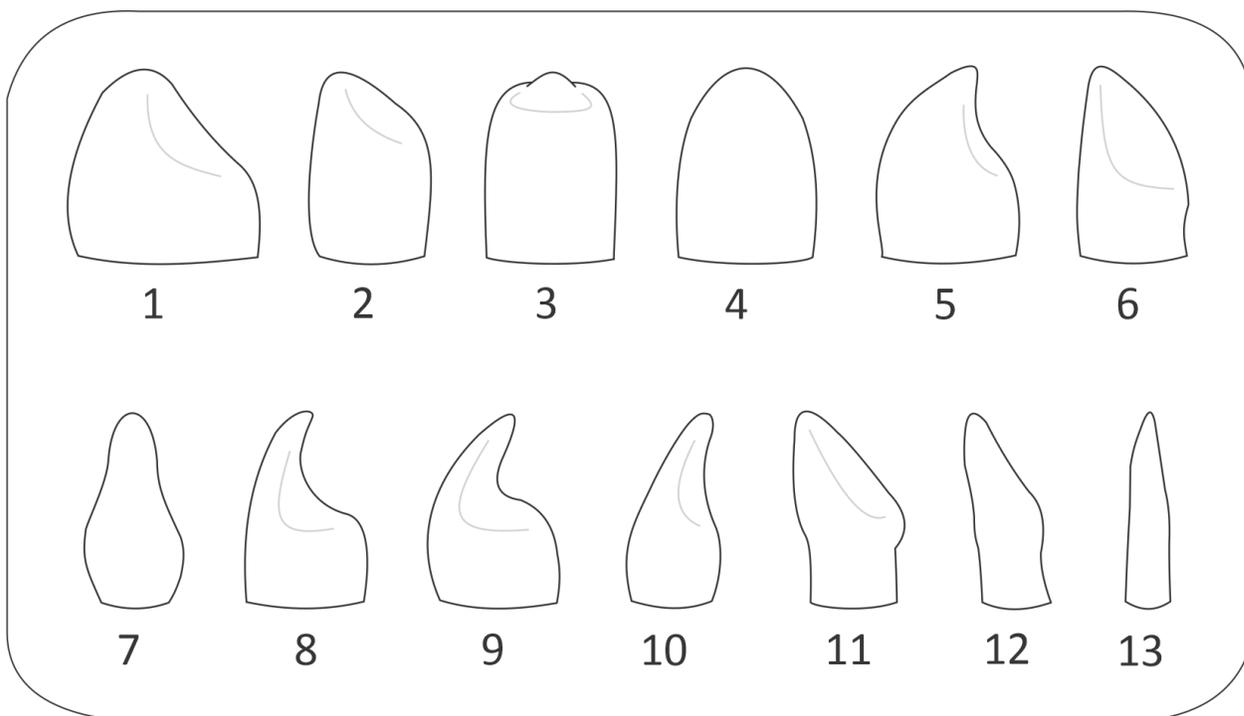


Figura 15. Representación de las 13 morfologías de dientes presentes en las placas faríngeas de *Stegastes acapulcoensis*

En total, se identificaron 13 morfologías de dientes para las placas faríngeas (Figura 15). Las formas 1-4 son dientes molariformes: (1) con cúspide marcada en el lateral, (2) con cúspide ligeramente marcada en el lateral, (3) con cúspide pequeña en el centro, (4) con cúspide grande y redondeada en el centro; 5, 8, 9 y 10 son dientes en forma de gancho: (5) diente de gancho lateral grueso, (8) diente de gancho lateral estrecho, (9) diente de gancho lateral grueso, (10) diente de gancho lateral ligero; 11 y 12 son dientes de techo plano con diferentes grados de inclinación: (6) grueso con la superficie plana, (11) estrecho con la superficie plana, (12) ligero con superficie plana de mayor inclinación. Por otro lado, los dientes 7 y 13 son dientes papiliformes: (7) diente grueso y (13) diente estrecho.

Capítulo 4. Discusión

El objetivo principal de este trabajo fue analizar las proporciones de componentes alimentarios en el tracto digestivo de *Stegastes acapulcoensis*. Las algas, el detritus e invertebrados fueron los componentes más consumidos, representando aproximadamente el 32%, 22% y 19% respectivamente, en promedio. El sedimento y la materia orgánica no identificada también tuvieron una presencia significativa en la dieta, con proporciones promedio del 13% y 11% respectivamente. Otros componentes identificados en menor proporción incluyeron huevos, micro plásticos, foraminíferos y escamas.

Comparando con un estudio realizado en las costas de Colombia por Vásquez-Rodríguez (2017), se encontraron similitudes en la importancia de las algas como componente alimentario de *S. acapulcoensis*. En ambos estudios, las algas representaron una parte significativa de la dieta de los peces. En el presente estudio, las algas constituyeron aproximadamente el 32% de la dieta, mientras que, en el estudio colombiano, las algas verdes, pardas y rojas en conjunto representaron alrededor del 31% del material vegetal. Lo que sugiere, que esta especie de pez damisela tiene una dieta constante en diferentes regiones geográficas.

Se identificaron 20 especies de algas, lo que demuestra la diversidad de recursos alimentarios disponibles para esta especie. Las algas rodofitas presentaron la mayor riqueza y abundancia, seguidas por las clorofitas y las feofitas en menor proporción. Estos resultados concuerdan con los resultados de investigaciones anteriores (Aguilar-Medrano et al., 2015; Ceccarelli et al., 2001, 2005; Frédérich & Parmentier, 2016; Harrington & Losey, 1990) que también destacaron la importancia de las algas en la dieta de las damiselas.

En un estudio previo realizado por Sánchez-Zamora (2013), se examinó el contenido estomacal de un solo ejemplar de *S. acapulcoensis* en la bahía Cacaluta, Oaxaca, durante el mes de abril de 2010 (temporada de secas). Identificó un total de nueve especies de algas presentes en el contenido estomacal, de las cuales, ambos trabajos comparten siete (*Amphiroa dimorpha*, *Bryopsis pennata*, *Ceramium serpens*, *Herposiphonia plúmula*, *Hypnea spinella*, *Ceramium serpens*, y *Polysiphonia sertularioides*), las cuales podrían considerarse componentes clave de la dieta de esta damisela.

Los resultados de este trabajo respaldan la idea de que las algas desempeñan un papel crucial en la alimentación de esta especie de pez damisela, y proporcionan información valiosa sobre sus hábitos alimentarios y la disponibilidad de recursos en el arrecife. La identificación y caracterización de las especies

de algas presentes en el tracto digestivo nos brinda una visión más completa de la interacción entre los peces y su entorno alimentario, y contribuye a nuestra comprensión de la ecología de estos ecosistemas marinos.

Además de las algas, el detritus es un componente esencial en la alimentación y nutrición de los peces herbívoros en los arrecifes (Depczynski et al., 2007; Wilson & Bellwood, 1997). Los peces herbívoros muestran preferencia por el detritus, que contiene mayor concentración de nutrientes que las algas tapizantes (Crossman et al., 2001); además, proporciona reservas de energía en forma de proteínas, lípidos y carbohidratos solubles (Dromard et al., 2013). El detritus ha sido identificado como una fuente significativa de nutrición para peces del género *Stegastes*, que se alimentan de partículas orgánicas pequeñas y fácilmente digeribles presentes en el bentos o en la columna de agua (Hundt & Simons, 2018). Investigaciones anteriores han demostrado que los peces herbívoros también se alimentan de invertebrados y macroalgas para complementar su dieta (Dromard et al., 2013). Lo que significa que tienen la capacidad de ingerir mezclas de alimentos para obtener un equilibrio nutricional a corto plazo (Clements et al., 2009; Raubenheimer & Jones, 2006).

Se obtuvo una relación positiva y estadísticamente significativa entre el consumo de algas y el peso de los peces damisela *S. acapulcoensis*. La correlación positiva, representada por un coeficiente de correlación de 0.85, sugiere que a medida que aumenta el peso del pez, su consumo de algas tiende a incrementarse de manera consistente. Desde una perspectiva biológica, esta correlación plantea preguntas como: ¿por qué los peces damisela más pesados muestran un mayor consumo de algas? esto podría deberse a factores fisiológicos, como las necesidades energéticas relacionadas con el aumento de peso, o a diferencias en el comportamiento alimentario a medida que los peces crecen. Estas explicaciones requieren una exploración más detallada y podrían ser el objetivo de futuras investigaciones. En términos de implicaciones ecológicas, esta relación podría tener un impacto en la abundancia y distribución de algas en el hábitat de los peces damisela, lo que a su vez podría afectar a otras especies que dependen de estas algas. Por lo tanto, comprender esta relación podría ser esencial para la gestión de los recursos naturales.

La determinación del nivel trófico de una especie es esencial para comprender su posición en la cadena alimentaria y su papel en el ecosistema. En el presente estudio, se calculó el nivel trófico de *Stegastes acapulcoensis*, obteniendo un valor de 2.2. En trabajos previos, se reportó un nivel trófico de 2.0 para la misma especie (Froese & Pauly, 2023; Masuda & Allen, 1993). Esto indica una consistencia en la posición trófica de *S. acapulcoensis* dentro de su especie. Al considerar especies congéneres, se encontró también, un nivel trófico de 2.0 (i.e. *Stegastes flavilatus*, *Stegastes rectifraenum*) (Froese & Pauly, 2023). Estos

resultados sugieren que las especies del género *Stegastes* en el POT, comparten patrones similares en términos de sus hábitos alimentarios y su posición trófica.

Ante los resultados, se define a *S. acapulcoensis* como una especie herbívora oportunista. Estos hallazgos coinciden en parte con investigaciones previas que la han clasificado tanto herbívora (Froese & Pauly, 2023; Palacios Salgado, 2005; Thresher, 1976), como omnívora (Palacios Salgado, 2005; Palacios-Salgado & Rojas-Herrera, 2012). Esta variabilidad en la clasificación podría atribuirse a diferencias en las metodologías utilizadas, así como a variaciones en la disponibilidad de recursos alimentarios en los hábitats estudiados. La dieta de una especie puede variar según factores ambientales y la disponibilidad de alimentos en su entorno.

La dieta de los peces herbívoros en los arrecifes está determinada por la competencia entre especies y la disponibilidad de recursos alimentarios (Catano et al., 2014). Además, existe un solapamiento de recursos significativo entre los grandes herbívoros, lo que puede afectar su comportamiento de búsqueda de alimento debido a la competencia tanto entre especies como dentro de ellas (Bellwood & Choat, 1990). En este contexto, se hace evidente que, aunque *S. acapulcoensis* muestra preferencia por componentes vegetales como las algas, también incorpora elementos de origen animal, lo que sugiere una adaptación a las variaciones en la disponibilidad de alimentos en su entorno y la competencia por estos recursos en el ecosistema.

Thresher (1976) menciona que las damiselas son territoriales y defienden espacios cubiertos de algas contra otros organismos. Estos espacios de algas proporcionan recursos alimenticios, refugio, sitios de reproducción, desove y crianza. Se ha observado que algunas especies de estos peces influyen en la composición de las comunidades de algas, generando un estadio sucesional intermedio con una alta diversidad (Hixon, 2015; Hixon & Brostoff, 1982). Por otro lado, otras especies de peces damisela pueden promover la presencia de monocultivos de algas, sin necesariamente estar asociados a una diversidad significativa, como se indica en los estudios previos (Hata et al., 2010; Hata & Kato, 2002; Hixon, 2015; Linn Montgomery, 1980). Las damiselas son consideradas especies clave en los arrecifes de coral, ya que su comportamiento tiene un impacto directo en la estructura de las comunidades de algas (Ceccarelli et al., 2001).

En el caso de *S. acapulcoensis*, es probable que su comportamiento oportunista incluya la búsqueda y consumo de microfauna presente en los jardines de algas que defiende. Esto le permitiría complementar sus necesidades alimentarias, obteniendo nutrientes adicionales de fuentes animales junto con su alta

ingesta de material vegetal. Aunque su dieta pueda tener un alto contenido de material vegetal, la capacidad de aprovechar los recursos disponibles en forma de microfauna demuestra su adaptabilidad y flexibilidad en la obtención de nutrientes. Este comportamiento oportunista en la obtención de alimentos es compartido por otras especies del género *Stegastes* (Aguilar-Medrano, 2017).

A partir de la descripción detallada del aparato mandibular y las placas faríngeas de esta damisela, podemos inferir en aspectos significativos sobre su ecología alimentaria. Esta información se complementa con la literatura existente, que aclara la relación entre la morfología de estas estructuras y los hábitos alimentarios de los peces damisela, facilitando comparaciones y la obtención de conclusiones valiosas.

Comenzando con el aparato mandibular, los resultados concuerdan con lo reportado por Aguilar-Medrano (2017), lo que fortalece la evidencia de que *S. acapulcoensis* presenta un aparato mandibular adaptado principalmente para una dieta herbívora. La morfología de la premaxila, maxila, dentario, angular y retroarticular se asemeja a las características típicas de peces herbívoros, caracterizándose por la presencia de dientes incisivos y un proceso ascendente en la premaxila que facilita la captura y procesamiento de alimentos vegetales.

En cuanto a la estructura de las placas faríngeas, en particular la presencia de dientes papiliformes en la PFI representa un indicador fundamental de la adaptación a una dieta principalmente herbívora. Estos dientes permiten la molienda eficiente de las presas vegetales antes de la ingestión, lo cual es coherente con investigaciones previas que han resaltado la importancia de estas estructuras en la digestión de algas (Aguilar-Medrano et al., 2015; Frédérick et al., 2008; Wainwright et al., 2004). La capacidad de la PFI para sujetar, desgarrar y moler macroalgas contribuye a la liberación de nutrientes contenidos en las células antes de la digestión, un proceso crucial en peces herbívoros que carecen de la enzima celulasa (Horn, 1989; Lobel, 1981).

La relación entre la presencia de presas de concha dura en la dieta y la morfología de la cavidad bucofaríngea es un tema de interés en la evolución de los peces damisela. Los resultados obtenidos respaldan la idea de que las especies que consumen presas con caparazón duro tienden a desarrollar dientes molariformes y una placa faríngea inferior más ancha, mientras que las especies que no incluyen este tipo de presas presentan dientes papiliformes y placas faríngeas alargadas y delgadas (Burress et al., 2016; Huysseune, 1995; Trapani, 2004).

Estos resultados contribuyen a nuestro entendimiento de la relación entre la morfología y la ecología alimentaria en los peces damisela y respaldan la idea de que la dieta desempeña un papel crucial en la evolución morfológica de estos organismos. Además, estos hallazgos morfológicos se alinean con la literatura existente, que ha destacado la importancia de estas estructuras en la preparación del alimento antes de la ingestión en peces herbívoros, como *S. rectifraenum* (Aguilar-Medrano et al., 2015; Frédérich et al., 2008; Wainwright et al., 2004).

Capítulo 5. Conclusiones

Este estudio proporciona una visión detallada de la dieta y la ecología alimentaria del pez damisela *Stegastes acapulcoensis* en los arrecifes de coral. Se destaca la importancia de las algas, el detritus y los invertebrados como los componentes más consumidos por esta especie. La dieta de *S. acapulcoensis* muestra una notable flexibilidad dietética, ya que estos componentes representan una parte significativa de su alimentación.

La relación positiva entre el consumo de algas y el peso de los peces plantea interrogantes interesantes sobre las causas de esta correlación, que podrían ser objeto de futuras investigaciones. Esta relación también tiene implicaciones ecológicas importantes, ya que podría influir en la abundancia y distribución de algas en el arrecife y, por lo tanto, afectar a todo el ecosistema.

La determinación del nivel trófico de *S. acapulcoensis* y su consistencia con otras especies del género *Stegastes* refuerza la clasificación de esta especie como herbívora oportunista. Esta adaptabilidad en la dieta puede ser una respuesta a la competencia por los recursos alimentarios en el ecosistema.

El análisis de la morfología del aparato mandibular y las placas faríngeas respalda la adaptación de *S. acapulcoensis* a una dieta principalmente herbívora, con características que facilitan la captura y procesamiento de alimentos vegetales.

Estos hallazgos tienen implicaciones tanto biológicas como ecológicas, y proporcionan una base sólida para futuras investigaciones en este campo.

Literatura citada

- Aguilar-Medrano, R. (2017). Ecomorphology and evolution of the pharyngeal apparatus of benthic damselfishes (Pomacentridae, subfamily Stegastinae). *Marine Biology*, 164, 21. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3051-3>
- Aguilar-Medrano, R., Frédérich, B., De Luna, E., & Balart, E. F. (2011). Patterns of morphological evolution of the cephalic region in damselfishes (Perciformes: Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102(3), 593–613. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8312.2010.01586.X>
- Aguilar-Medrano, R., Kobelkowsky, A., & Balart, E. F. (2015). Anatomical description of the Cortés damselfish *Stegastes rectifraenum* (Perciformes: Pomacentridae). Key structures for omnivore feeding. *Mexicana de Biodiversidad*, 86(4), 934–946. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.09.008>
- Amundsen, P. A., Gabler, H. M., & Staldvik, F. J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data - Modification of the Costello (1990) method. *Fish Biology*, 48(4), 607–614. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8649.1996.TB01455.X>
- Barel, C. D. N. (1982). Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes). *Netherlands journal of zoology*, 33(4), 357–424. <http://dx.doi.org/10.1163/002829683x00183>
- Bastida-Zavala, J. R., García-Madriral, M. del S., Rosas-Alquicira, E. F., López-Pérez, R. A., Benítez-Villalobos, F., Meraz-Hernando, J. F., Torres-Huerta, A. M., Montoya-Márquez, A., & Barrientos-Luján, N. A. (2013). Marine and coastal biodiversity of Oaxaca, Mexico. *Check List*, 9(2), 329–390. <https://doi.org/10.15560/9.2.329>
- Bellwood, D. R., & Choat, J. H. (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *Environmental Biology of Fishes*, 189–214. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-009-2065-1_11
- Bellwood, D. R., Goatley, C. H. R., Brandl, S. J., & Bellwood, O. (2014). Fifty million years of herbivory on coral reefs: fossils, fish and functional innovations. *Proceedings of the Royal Society B*, 281(1781), 1–8. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3046>
- Burkepile, D. E., & Hay, M. E. (2008). Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(42), 16201–16206. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801946105>
- Burress, E. D., Duarte, A., Serra, W. S., & Loureiro, M. (2016). Rates of piscivory predict pharyngeal jaw morphology in a piscivorous lineage of cichlid fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, 25(4), 590–598. <https://doi.org/10.1111/eff.12236>
- Cartes, J. E., Abelló, P., Lloris, D., Carbonell, A., Torres, P., Maynou, F., & De Sola, L. G. (2002). Feeding guilds of western Mediterranean demersal fish and crustaceans: an analysis based in a spring survey. *Scientia Marina*, 66(S2), 209–220. <https://doi.org/10.3989/SCIMAR.2002.66S2209>
- Catano, L. B., Shantz, A. A., & Burkepile, D. E. (2014). Predation risk, competition, and territorial damselfishes as drivers of herbivore foraging on Caribbean coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 511, 193–207. <https://doi.org/10.3354/meps10921>

- Ceccarelli, D. M., Jones, G. P., & McCook, L. J. (2001). Territorial Damselfish as determinants of the structure of benthic communities on coral reef. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 39, 355–389. https://www.researchgate.net/publication/261507503_Territorial_Damselfish_as_determinants_of_the_structure_of_benthic_communities_on_coral_reef
- Ceccarelli, D. M., Jones, G. P., & McCook, L. J. (2005). Effects of territorial damselfish on an algal dominated coastal coral reef. *Coral Reefs*, 24(4), 606–620. <https://doi.org/10.1007/s00338-005-0035-z>
- Choat, J. H. (1991). *The biology of herbivorous fishes on coral reefs*. The ecology of fishes on coral reefs, 120–155. <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-08-092551-6.50011-8>
- Christensen, V., & Pauly, D. (1992). ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61, 169–185. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8)
- Clements, K. D., Raubenheimer, D., & Choat, J. H. (2009). Nutritional ecology of marine herbivorous fishes: ten years on. *Functional Ecology*, 23, 79–92. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01524.x>
- Cohen, J. E., Pimm, S. L., Yodzis, P., & Saldaña, J. (1993). Body Sizes of Animal Predators and Animal Prey in Food Webs. *Animal Ecology*, 62(1), 67–78. <http://dx.doi.org/10.2307/5483>
- Corrêa, C. E., Albrecht, M. P., & Hahn, N. S. (2011). Patterns of niche breadth and feeding overlap of the fish fauna in the seasonal Brazilian Pantanal, Cuiabá River basin. *Neotropical Ichthyology*, 9(3), 637–646. <http://dx.doi.org/10.1590/s1679-62252011000300017>
- Cortés, E. (1999). Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*, 56(5), 707–717. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0489>
- Crossman, D. J., Choat, H. J., Clements, K. D., Hardy, T., & McConochie, J. (2001). Detritus as food for grazing fishes on coral reefs. *Limnology and Oceanography*, 46(7), 1596–1605. <https://doi.org/10.4319/LO.2001.46.7.1596>
- Dantas, D. V., Barletta, M., de Assis Almeida Ramos, J., Lima, A. R. A., & da Costa, M. F. (2013). Seasonal diet shifts and overlap between two sympatric catfishes in an estuarine nursery. *Estuaries and Coasts*, 36, 237–256. <http://dx.doi.org/10.1007/s12237-012-9563-2>
- Depczynski, M., Fulton, C. J., Marnane, M. J., & Bellwood, D. R. (2007). Life history patterns shape energy allocation among fishes on coral reefs. *Oecologia*, 153, 111–120. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-007-0714-2>
- Dromard, C. R., Bouchon-Navaro, Y., Cordonnier, S., Fontaine, M. F., Verlaque, M., Harmelin-Vivien, M., & Bouchon, C. (2013). Resource use of two damselfishes, *Stegastes planifrons* and *Stegastes adustus*, on Guadeloupean reefs (Lesser Antilles): Inference from stomach content and stable isotope analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 440, 116–125. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.12.011>
- Fiedler, P. C., & Talley, L. D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2), 143–180. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.008>

- Frédérich, B., Fabri, G., Lepoint, G., Vandewalle, P., & Parmentier, E. (2009). Trophic niches of thirteen damselfishes (Pomacentridae) at the Grand Récif of Toliara, Madagascar. *Ichthyological Research*, 56, 10–17. <http://dx.doi.org/10.1007/s10228-008-0053-2>
- Frédérich, B., & Parmentier, E. (2016). *Biology of damselfishes*. CRC Press. <http://dx.doi.org/10.1201/9781315373874>
- Frédérich, B., Pilet, A., Parmentier, E., & Vandewalle, P. (2008). Comparative trophic morphology in eight species of damselfishes (Pomacentridae). *Journal of Morphology*, 269(2), 175–188. <https://doi.org/10.1002/JMOR.10586>
- Froese, R., & Pauly, D. (2000). *FishBase 2000: Concepts, designs and data sources*. The WorldFish Center. <https://fishbase.mnhn.fr/manual/contents.htm>
- Froese, R., & Pauly, D. (2023). *FishBase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org
- Gluckmann, I., & Vandewalle, P. (1998). Morphofunctional analysis of the feeding apparatus in four Pomacentridae species: *Dascyllus aruanus*, *Chromis retrofasciata*, *Chrysiptera biocellata* and *C. unimaculata*. *Italian Journal of Zoology*, 65(S1), 421–424. <http://dx.doi.org/10.1080/11250009809386858>
- Glyn, P. W., & Leyte Morales, G. E. (1997). Coral reefs of Huatulco, West México: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical*. *Biología tropical*, 45(3). <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/21114>
- González Mendoza, T. M. (2021). *Comportamiento reproductivo de peces territoriales (Teleostei: Pomacentridae) en la Bahía la Entrega, Pacífico sur mexicano* [Tesis de Maestría, Universidad del Mar]. <http://coralito.umar.mx:8383/jspui/bitstream/123456789/174/3/CD1008.pdf>
- Guiry, M. D., & Guiry, G. M. (2023). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>
- Hajisamae, S. (2009). Trophic ecology of bottom fishes assemblage along coastal areas of Thailand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 82(3), 503–514. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2009.02.010>
- Harrington, M. E., & Losey, G. S. (1990). The importance of species identification and location on interspecific territorial defense by the damselfish, *Stegastes fasciolatus*. *Environmental Biology of Fishes*, 27, 139–145. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00001943>
- Hata, H., & Kato, M. (2002). Weeding by the herbivorous damselfish *Stegastes nigricans* in nearly monocultural algae farms. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 227–231. <http://dx.doi.org/10.3354/meps237227>
- Hata, H., Watanabe, K., & Kato, M. (2010). Geographic variation in the damselfish-red alga cultivation. *BMC Evolutionary Biology*, 10(185). <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-10-185>
- Hixon, M. A. (2015). Reef Fishes, Seaweeds, and Corals. En Birkeland, C. (Eds.) *Coral Reefs in the Anthropocene* (195–215). Springer. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5_10
- Hixon, M. A., & Brostoff, W. N. (1982). Damselfish as Keystone Species in Reverse: Intermediate Disturbance and Diversity of Reef Algae. *Science*, 220(4596), 511–513. <http://dx.doi.org/10.1126/science.220.4596.511>

- Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2010). Damselfish territories as a refuge for macroalgae on coral reefs. *Coral Reefs*, 29(1), 107–118. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0567-8>
- Horn, M. H. (1989). Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanography and Marine Biology*, 27, 167–272. [https://books.google.com.mx/books?id=CH_tjVK94QC&lpg=PA134&dq=Horn%2C%20M.%20H.%20\(1989\).%20Biology%20of%20marine%20herbivorous%20fishes.%20Oceanography%20and%20Marine%20Biology%2C%2027%2C%20167%E2%80%93272.&lr&pg=PA134#v=onepage&q&f=false](https://books.google.com.mx/books?id=CH_tjVK94QC&lpg=PA134&dq=Horn%2C%20M.%20H.%20(1989).%20Biology%20of%20marine%20herbivorous%20fishes.%20Oceanography%20and%20Marine%20Biology%2C%2027%2C%20167%E2%80%93272.&lr&pg=PA134#v=onepage&q&f=false)
- Hulsey, C. D. (2006). Function of a key morphological innovation: fusion of the cichlid pharyngeal jaw. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*, 273(1587), 669–675. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3375>
- Hundt, P. J., & Simons, A. M. (2018). Extreme dentition does not prevent diet and tooth diversification within combtooth blennies (Ovalentaria: Blenniidae). *Evolution*, 72(4), 930–943. <https://doi.org/10.1111/EVO.13453>
- Hurlbert, S. H. (1978). The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives. *Ecology*, 59(1), 67–77. <https://doi.org/10.2307/1936632>
- Huyseune, A. (1995). Phenotypic plasticity in the lower pharyngeal jaw dentition of *Astatoreochromis alluaudi* (teleostei: cichlidae). *Archives of Oral Biology*, 40(11), 1005–1014. [https://doi.org/10.1016/0003-9969\(95\)00074-Y](https://doi.org/10.1016/0003-9969(95)00074-Y)
- Johnson, A. F., Valls, M., Moranta, J., Jenkins, S. R., Hiddink, J. G., & Hinz, H. (2012). Effect of prey abundance and size on the distribution of demersal fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(1), 191–200. <http://dx.doi.org/10.1139/f2011-138>
- Juárez-Hernández, L. G., & Tapia-García, M. (2017). Variación espacial en número de especies, abundancia y diversidad de peces en las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Biología Tropical*, 65(4), 1407–1418. <https://doi.org/10.15517/RBT.V65I4.27637>
- Juárez-Hernández, L. G., & Tapia-García, M. (2018). Ichthyofaunistic checklist of the bays of Huatulco National Park, Oaxaca, Mexico. *Arxius de Miscellania Zoologica*, 16, 96–111. <https://doi.org/10.32800/AMZ.2018.16.0096>
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological Methodology* (2nd Edition). Benjamin Cummings.
- Lassalle, G., Lobry, J., Le Loc'h, F., Bustamante, P., Certain, G., Delmas, D., Dupuy, C., Hily, C., Labry, C., Le Pape, O., Marquis, E., Petitgas, P., Pusineri, C., Ridoux, V., Spitz, J., & Niquil, N. (2011). Lower trophic levels and detrital biomass control the Bay of Biscay continental shelf food web: Implications for ecosystem management. *Progress in Oceanography*, 91(4), 561–575. <https://doi.org/10.1016/J.POCEAN.2011.09.002>
- Lluch-Cota, S. E., Álvarez-Borrego, S., Müller-Karger, F. E., Santamaría-del Ángel, E. M., & Hernández-Vázquez, S. (1997). The Gulf of Tehuantepec and adjacent areas: spatial and temporal variation of satellite-derived photosynthetic pigments. *Ciencias Marinas*, 23(3), 329–340. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v23i3.809>
- Lobel, P. S. (1981). Trophic biology of herbivorous reef fishes: alimentary pH and digestive capabilities. *Journal of Fish Biology*, 19(4), 365–397. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1981.tb05842.x>

- López-Pérez, A., Barranco, L., & Barrientos Villalobos, J. (2010). Reef fishes of the Mazunte-Bahías de Huatulco reef track, Oaxaca, Mexican Pacific Dynamics of the CO₂ system at the Gulf of Tehuantepec View project. *Zootaxa*, 2422(1), 53. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2422.1.5>
- López-Pérez, A., Granja-Fernández, R., Aparicio-Cid, C., Zepeta-Vilchis, R. C., Torres-Huerta, A. M., Benítez-Villalobos, F., López-López, D. A., Cruz-Antonio, C., & Valencia-Méndez, O. (2014). Corales pétreos, equinodermos y peces asociados a comunidades y arrecifes coralinos del Parque Nacional Huatulco, Pacífico sur mexicano. *Mexicana de biodiversidad*, 85(4), 1145–1159. <https://doi.org/10.7550/RMB.43848>
- Masuda, H., & Allen, G. R. (1993). *Meeresfische der Welt: Gross-Indopazifische Region (Tetra-Verlag, Ed.)*. Tetra-Verlag. Citado por www.fishbase.org
- Meekan, M. G., Ackerman, J. L., & Wellington, G. M. (2001). Demography and age structures of coral reef damselfishes in the tropical eastern Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 212, 223–232. <http://dx.doi.org/10.3354/meps212223>
- Montgomery, W. L. (1980a). Comparative feeding ecology of two herbivorous damselfishes (Pomacentridae: Teleostei) from the Gulf of California, México. *Marine Biology and Ecology*, 47(1), 9–24. [http://dx.doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90134-3](http://dx.doi.org/10.1016/0022-0981(80)90134-3)
- Montgomery, W. L. (1980b). The impact of non-selective grazing by the giant blue damselfish, *Microspathodon dorsalis*, on algal communities in the Gulf of California, Mexico. *Bulletin Of Marine Science*, 30, 290–303. https://www.researchgate.net/publication/233564824_The_Impact_of_Non-Selective_Grazing_by_the_Giant_Blue_Damselfish_Microspathodon_Dorsalis_on_Algal_Communities_in_the_Gulf_of_California_Mexico
- Monreal-Gómez, M. A., & Salas de León, D. A. (1998). *Dinámica y estructura termohalina. El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos*. Universidad Autónoma Metropolitana, México, 2, 13–26.
- Moreno-Sánchez, X. G., Abitia-Cárdenas, L. A., Escobar-Sánchez, O., & Palacios-Salgado, D. S. (2011). Diet of the Cortez damselfish *Stegastes rectifraenum* (Teleostei: Pomacentridae) from the rocky reef at Los Frailes, Baja California Sur, Mexico. *Marine Biodiversity Records*, 4(E98). <https://doi.org/10.1017/S1755267211000996>
- Ojeda, F. P., & Muñoz, A. A. (1999). Feeding selectivity of the herbivorous fish *Scartichthys viridis*: effects on macroalgal community structure in a temperate rocky intertidal coastal zone. *Marine Ecology Progress Series*, 184, 219–229. <http://dx.doi.org/10.3354/meps184219>
- Palacios, D. S. (2005). *Asociaciones de peces en los arrecifes rocosos de la Bahía de Acapulco, Guerrero, México* [Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional]. <https://www.repositoriodigital.ipn.mx/bitstream/123456789/14379/1/palacios1.pdf>
- Palacios-Salgado, D. S., & Rojas-Herrera, A. A. (2012). Scientific Note Partial xanthism in a specimen of Acapulco major, *Stegastes acapulcoensis* (Teleostei: Pomacentridae), from the Tropical Eastern Pacific. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 7(3), 175–177. <http://www.neotropicalfishes.org/sftep>
- Pimm, S. L., Lawton, J. H., & Cohen, J. E. (1991). Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350(6320), 669–674. <https://doi.org/10.1038/350669a0>

- Pinkas, L., Oliphant, M. S., & Iverson, I. L. K. (1971). *Fish Bulletin 152: Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna, and Bonito In California Waters*. UC San Diego: Library – Scripps Digital Collection. <https://escholarship.org/uc/item/7t5868rd>
- Raubenheimer, D., & Jones, S. A. (2006). Nutritional imbalance in an extreme generalist omnivore: tolerance and recovery through complementary food selection. *Animal Behaviour*, 71(6), 1253–1262. <https://doi.org/10.1016/J.ANBEHAV.2005.07.024>
- Robertson, D. R., & Allen, G. R. (2015). *Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de información en línea*. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá. <https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/pages>
- Sánchez-Zamora, L. (2013). *Estructura comunitaria de céspedes algales dentro y fuera de Territorios de Stegastes acapulcoensis (Osteichthyes: Pomacentridae) en dos ambientes arrecifales de la región de Huatulco, Oaxaca, México* [Maestría en Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México]. <http://132.248.9.195/ptd2013/septiembre/0701090/0701090.pdf>
- Stergiou, K. I., & Karpouzi, V. S. (2002). Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 11, 217–254. <https://doi.org/10.1023/A:1020556722822>
- Thresher, R. E. (1976). Field Analysis of the Territoriality of the Threespot Damselfish, *Eupomacentrus planifrons* (Pomacentridae). *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, 1976(2), 266–276. <http://dx.doi.org/10.2307/1443946>
- Trapani, J. (2004). A morphometric analysis of polymorphism in the pharyngeal dentition of *Cichlasoma minckleyi* (Teleostei: Cichlidae). *Archives of Oral Biology*, 49(10), 825–835. <https://doi.org/10.1016/j.archoralbio.2004.03.003>
- Trasviña, A., & Barton, E. D. (1997). *Los Nortes del Golfo de Tehuantepec: la circulación costera inducida por el viento*. Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Unión Geofísica Mexicana, Monografía, 3, 25–46.
- Urbiola-Rangel, O., Chassin-Noria, E., & O Chassin, U.-R. E. (2013). Conectividad genética de *Stegastes acapulcoensis* (Pomacentridae) en el Pacífico central de México. *Hidrobiológica*, 23(3), 415–419. <https://hidrobiologica.izt.uam.mx/hidrobiologica/index.php/revHidro/article/view/662>
- Vásquez Rodríguez, M. P. (2017). *Ecología trófica del pez Damisela Stegastes acapulcoensis (Pomacentridae) en el arrecife rocoso de negritos, Bahía Málaga* [Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Javeriana Cali]. https://www.semanticscholar.org/paper/Ecolog%C3%ADa-tr%C3%B3fica-del-pez-Damisela-Stegastes-en-el-Rodr%C3%ADguez-Paula/761b0f9797d3a3be637c38baf54f2ae35263103?utm_source=direct_link
- Vázquez-Ozuna, M. I., Guevara, G. C. L. D., Rojas-Herrera, A. A., Violante-González, J., García-Ibañez, S. & Rosas-Guerrero, V. M. (2020). Hábitos alimenticios de *Caranx vinctus* (Perciformes: Carangidae), especie de importancia comercial en la bahía de Acapulco, Guerrero, México. *Biología Tropical*, 68(3). <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68i3.40561>
- Wainwright, P. C., Bellwood, D. R., Westneat, M. W., Grubich, J. R., & Hoey, A. S. (2004). A functional morphospace for the skull of labrid fishes: patterns of diversity in a complex biomechanical system. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(1), 1–25. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00313.x>

- Wellington, G. M. (1982). Depth Zonation of Corals in the Gulf of Panama: Control and Facilitation by Resident Reef Fishes. *Ecological Monographs*, 52(3), 223–241. <https://doi.org/10.2307/2937329>
- Willett, C. S., Leben, R., & Lavin, M. F. (2006). Eddies and mesoscale processes in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2–4), 218–238. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.010>
- Wilson, S., & Bellwood, D. R. (1997). Cryptic dietary components of territorial damselfishes (Pomacentridae, Labroidae). *Marine Ecology Progress Series*, 153, 299–310. <http://dx.doi.org/10.3354/meps153299>
- Yañez-Arancibia, A. (1977). Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades ictiofaunísticas en nueve lagunas costeras del estado de Guerrero Pacífico central de México [Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México]. http://132.248.9.195/ptb2010/agosto/0660378/0660378_A1.pdf
- Yashpal, M., Kumari, U., Mittal, S. & Kumar Mittal, A. (2006). Surface architecture of the mouth cavity of a carnivorous fish *Rita rita* (Hamilton, 1822) (Siluriformes, Bagridae). *Belgian Journal of Zoology*, 136(2), 155. https://biblio.naturalsciences.be/associated_publications/bjz/bibliographic-references/136-2/volume-136-2-pp-155-162.pdf
- Young, J. W., Lansdell, M. J., Campbell, R. A., Cooper, S. P., Juanes, F., & Guest, M. A. (2010). Feeding ecology and niche segregation in oceanic top predators off eastern Australia. *Marine Biology*, 157, 2347–2368. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1500-y>