

Características del aparato bucal asociadas al régimen alimenticio en cinco especies coexistentes del género *Chirostoma* (Lago de Chapala, México)

Mouth characteristics associated with feeding in five coexisting species of the genus *Chirostoma* (Chapala Lake, México)

AMADORA RODRIGUEZ-RUIZ y CARLOS GRANADO-LORENCIO

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Apartado 1095,
41080 Sevilla, España.

RESUMEN

En el presente trabajo se realiza un estudio sobre las relaciones existentes entre las características morfológicas del aparato bucal y el hábitat alimenticio de cinco especies del género *Chirostoma* (Pisces, Atherinidae), en el Lago de Chapala (México).

Se estudiaron un total de 213 ejemplares, correspondientes a *Ch. consocium* (61), *Ch. chapalae* (65), *Ch. lucius* (22), *Ch. ocotlanae* (51) y *Ch. sphyraena* (14). En cada uno de los individuos se analizaron un total de cinco variables bucales, tratándose la matriz de dichos índices con el estadígrafo t-Student. Su comportamiento alimenticio se estudió mediante el análisis de sus tractos digestivos. A la matriz de los elementos tróficos se le aplicaron métodos comparativos (Índice de Morisita, Urbani-Baroni & Buser y Chi-cuadrado) y análisis multivariantes (análisis de correspondencia).

Los resultados obtenidos muestran la existencia de diferencias morfológicas bucales interespecíficas, correlacionadas con determinadas tendencias a distintos hábitos alimenticios. *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena* presentan valores máximos para la superficie bucal y muestran un régimen ictiófago. *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* muestran máximas densidades denticulares, tanto de la mandíbula inferior como de la superior, junto con una máxima apertura bucal presentando un régimen puramente zooplánctonfago. Por último, *Ch. chapalae* presenta máxima protrusión y un régimen entomófago con clara tendencia hacia los cladóceros.

Palabras claves: *Chirostoma*, Pisces, Lago de Chapala, coexistencia de especies, segregación trófica.

ABSTRACT

This paper reviews the relationships between morphological characteristics of the buccal apparatus and the feeding habits of five coexisting species of genus *Chirostoma* (Pisces, Atherinidae) from Lake Chapala (Mexico).

We studied 213 fishes, belonging to *Ch. consocium* (61), *Ch. chapalae* (65), *Ch. lucius* (22), *Ch. ocotlanae* (51) and *Ch. sphyraena* (14). Five buccal variables were measured on each individual and the groups were compared by a Student t-test. Also, we studied their feeding behaviour, by analysing their gut contents. Descriptive mathematical analysis (χ^2 , and Morisita and Urbani-Baroni & Buser Indexes), and multivariate analysis (Reciprocal Averaging) were applied to process the trophic matrix.

Results showed the existence of interspecific differences among the species buccal morphology. These differences are correlated with different tendencies in their feeding behaviour. *Ch. lucius* and *Ch. sphyraena*, have the greatest buccal aperture surface, and they have piscivorous habits. *Ch. consocium* and *Ch. ocotlanae*, have an effective denticular strainer of the jaws (both, upper and lower), and the greater buccal aperture. They have zooplanktivorous habits. At last, *Ch. chapalae*, with the greater protrusion, feeds on insect and also on Cladocera crustaceans.

Key words: *Chirostoma*, Pisces, Lake Chapala, species coexistence, trophic segregation.

INTRODUCCION

Un problema fundamental en la ecología actual es identificar y relacionar los factores que determinan el número de especies que pueden coexistir, en forma estable, en un área, especialmente si se trata de especies congénicas. La utilización del hábitat por cada especie está influenciado por condiciones bióticas y abióticas complejas, tales como competencia, predación, disponibilidad de recursos y aspectos del ambien-

te físico (Barbour 1973, Schmitt & Holbrook 1984a, 1984b). Siendo sin duda la competencia interespecífica la que mayor estudios ha suscitado.

Indudablemente una de las características de la evolución en los peces teleósteos ha sido la impresionante diversidad de adaptaciones tróficas. La morfología provee llaves para los mecanismos responsables de la coexistencia de especies (Hutchinson 1959, en Werner 1977), siendo muy frecuentes las investigaciones que hacen espe-

cial referencia a una serie de caracteres morfológicos relacionados con las especializaciones tróficas. Para entender dicha adaptación no se puede aislar una conducta de alimentación particular sin contar con otras expresiones potencialmente funcionales. Si se estudia solamente una función trófica, podemos llegar a concepciones erróneas. Por ello, el análisis funcional se debe extender a un espectro de funciones tan amplio como sea posible (Liem 1980).

Los trabajos que consideran relaciones entre las características morfológicas y el hábitat alimenticio en las especies coexistentes han aumentado considerablemente en los últimos años (Keast & Webbs 1966, Werner 1977, Werner & Hall 1977, Gatz 1979, 1981, Liem 1980, De Silva *et al.* 1980, Van Oijen 1982, Takamura 1983, Bengtson 1984, entre otros). Estos autores coinciden en afirmar que si se combinan la forma del cuerpo y características morfofuncionales de éste (grado de maniobrabilidad, poder natatorio-velocidad, capacidad de propulsión, capacidad de protrusión), se entenderán más adecuadamente los niveles y tipo de alimentación para cada especie estudiada, puesto que estas especializaciones estructurales dan a su poseedor una ventaja ecológica en ciertas situaciones (Keast & Webbs 1966).

En este trabajo se ha abordado el estudio de las relaciones morfológicas entre el aparato bucal y los distintos hábitos alimenticios de cinco especies coexistentes del género *Chirostoma*, endémicas del Lago de Chapala. Este lago, situado en la zona central de México (20°06' y 21° de latitud norte y 102°41' y 103°25' de longitud oeste del meridiano de Greenwich, Tamayo 1962), ocupa el primer lugar, por extensión, del país, con una superficie de 1.109 km² (Ziesler & Ardizzone 1979). Su origen se remonta al pleistoceno medio, como consecuencia de la actividad volcánica y los movimientos tectónicos acontecidos durante dicho período (elevación y dislocación), dando lugar a una configuración de lagos repartidos irregularmente por la cuenca (Barbour 1973).

Se considera como un lago tropical, de circulación holomíctica (Hutchinson 1957), sin estratificación marcada, somero (profundidad media 7,4 m) (Henderson 1974) y de escasa transparencia.

El Lago de Chapala presenta una ictiofauna caracterizada por familias endémicas con un solo género y una sola especie

(*Tetrapleudon spadiceus*, *Moxostoma austrinum*, *Poeciliopsis infans*) junto con familias, también endémicas, en las que algunos de sus géneros presentan más de diez especies (Atherinidae, Goodeidae, Cyprinidae), (Arregui 1979).

El género *Chirostoma* (Pisces, Atherinidae) cuenta con 10 especies endémicas, las cuales son bastante similares, aunque cada una de ellas posee una serie de características morfológicas peculiares. Se han estudiado las distintas adaptaciones morfológicas asociadas a los hábitats alimenticios de las especies, ya que los factores que promueven dichas diferenciaciones, parecen ser la variación del tamaño del cuerpo y la íntima relación con el sustrato, su potencial para la radiación morfológica y el tamaño extremadamente grande del lago junto con la distribución heterogénea de hábitats litorales (Barbour 1973).

MATERIAL Y METODO

Los ejemplares de estudio se obtuvieron en octubre de 1981, a partir de las pescas comerciales realizadas por la población ribereña del lago, mediante capturas con chinchorro. Fueron seleccionados un total de 213 ejemplares adultos, correspondiéndose: 61 *Ch. consocium* (Jordan & Hubbs 1919), 66 *Ch. chapalae* (Jordan & Snyder 1900), 22 *Ch. lucius* (Jordan & Snyder 1900), 51 *Ch. ocotlanae* (Jordan & Snyder 1900) y 14 *Ch. sphyraena* (Boulenger 1900).

Los ejemplares fueron manipulados hasta conseguir la máxima apertura bucal; en dicha posición se midieron la serie de variables referidas en la Tabla 1.

Para el análisis de las dietas se extrajeron los tractos digestivos completos de los 213 ejemplares. Cada tracto fue guardado en botes con formol al 10% para su estudio ulterior. Cada uno de los tractos digestivos se vació en una probeta, diluyendo hasta 10 ml de agua destilada. De la dilución obtenida, previamente homogenizada, se extrajeron dos submuestras para proceder a su análisis bajo lupa binocular (x10 y x40). Nuevamente, de cada submuestra se extrajeron dos portaobjetos para su estudio bajo microscopio óptico (x100 y x400), barriendo toda la superficie del cubreobjeto (400 mm²).

Para la evaluación de las distintas dietas se siguió el método de Granado-Lorencio & García-Novo (1986), en el cual se otorga

TABLA 1

Medidas realizadas sobre cada ejemplar en su máxima apertura. A = Apertura máxima bucal; B = Longitud de la mandíbula superior; C = Longitud de la mandíbula inferior.
 Measurement of each specimen at maximum buccal opening. A = Maximum buccal opening; B = Length of the upper jaw; C = Length of the lower jaw

VARIABLES	INDICE	MEDIDA
Protrusión / Longitud cefálica	Prot./L. cef.	Longitud desde la punta del morro al extremo medio del labio, con la boca en su mayor apertura (Van Hasselt, 1979).
Apertura máxima bucal/Longitud cefálica	Abert./L. cef.	Diámetro bucal en máxima apertura.
Superficie máxima bucal / Longitud cefálica	Superf. máx./L. cef.	Superficie máxima que ocupa la boca del pez, en su máxima apertura
Angulo de giro del dentario	θ	$\text{Cos } \theta = \frac{C^2 + B^2 - A^2}{2BC}$

TABLA 2

Categorías subjetivas otorgadas a los distintos componentes alimenticios, según el número de los mismos, encontrados en los tractos digestivos. (*) Se contabilizó el número de células en 400 mm² (superficie de un cubreobjetos)

Subjective categories established for food items, according to the number of the same found in the digestive tract. (*) The cell numbers were counted in 400 mm² (a cover slip surface)

CATEGORIAS					
Componentes alimenticios	0	1	2	3	4
Peces	Ausente	1	2	3	+3
Macroinvertebrados	Ausente	1-5	6-10	11-20	+20
Copépodos y organismos de tamaño similar	Ausente	1-50	51-100	101-200	+200
Cladóceros y organismos de tamaño similar	Ausente	1-10	11-50	51-100	+100
Fitoplacton*	Ausente	1-25	26-50	51-250	+250

una escala subjetiva de abundancia en función del número de presas encontradas de cada categoría alimenticia (Tabla 2). Si bien dicha escala sobre las categorías refleja las tendencias alimenticias en cada especie, sin embargo, la lista de contenidos gástricos e intestinales de peces están deformadas por la digestión rápida y preferente de algunos de los materiales ingeridos (ciliados, rotíferos, ...), (Margalef 1983). Por esta razón se ha tratado de condensar la información obtenida mediante un índice de importancia alimenticia (IIA), expresando la magnitud (cualitativa y cuantitativa) con que un determinado elemento entra a formar parte de la dieta de una determina-

da especie (Granado-Lorencio & García-Novo 1986):

$$\text{IIA} = \frac{\sum_{K=1...a} X_K \cdot K}{n}$$

X_K = Frecuencia de un determinado componente de la dieta X_i con categoría k, en el total de estómagos llenos.

K = Categoría de abundancia (0,1,2,...,a).

n = Número de categorías (incluido la cero).

El índice varía de cero a uno (0-100 para %).

En este trabajo se empleará la expresión de "contenido estomacal", pero no en sentido estricto ya que, a pesar de estar los estómagos muy diferenciados en las cinco especies estudiadas, se extrajo todo el contenido del tubo digestivo (desde el esófago hasta el ano), examinándose en su totalidad.

Para detectar variaciones interespecíficas respecto al aparato mandibular, se aplicó el estadígrafo comparativo t-Student (Sokal & Rohlf 1979) a la matriz de los índices bucales; y para detectar las variaciones respecto a las dietas, se aplicaron dos tipos de análisis: comparativos y multivariantes.

— Análisis comparativos: a) Índice de solapamiento de Morisita (Morisita 1959, en Holohowsky & White 1983), modificado por Horn (1966), calculados sobre los valores del índice de importancia alimenticia. b) Estadígrafo Chi-cuadrado (Lamotte 1976), aplicado sobre la matriz de presencia o ausencia de cada uno de los componentes alimenticios. c) Índice de similaridad de Urbani-Baroni & Buser (en Wolda 1981), aplicado sobre la misma matriz que el estadígrafo anterior. A partir de la matriz de similaridad se obtuvo un análisis de agregación, presentándose los resultados como dendrograma.

— Análisis multivariantes: Se ha utilizado el análisis factorial de correspondencia, según el programa ANACORR, elaborado por Benzecri (1973), y revisado por Fernández Alés *et al.* (1978), sobre los valores subjetivos de abundancia asignados a cada categoría alimenticia (variables) y en cada uno de los contenidos estomacales (casos).

RESULTADOS

— Características del aparato mandibular.

Las cinco especies estudiadas poseen la boca en posición dorso-terminal y carecen de barbillas bucales, no encontrándose diferencias sobre este aspecto entre ellas. Sin embargo, hay diferencias en cuanto a la simetría mandibular. *Ch. lucius* y *Ch. ocotlanae* muestran asimetría mandibular frente a la simetría presentada por *Ch. consocium*, *Ch. chapalae* y *Ch. sphyraena* (Rodríguez-Ruiz & Granado-Lorencio 1987).

Respecto a la denticulación, en la Tabla 3 se presentan las características y naturaleza para la dentición, así como la densidad y

desviación estándar para la mandíbula superior e inferior. Se observa que *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena* tienen el mismo tipo de denticulación, no diferenciándose entre sí, ni siquiera en la densidad denticular de las mandíbulas. *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* se asemejan entre ellas en cuanto a características y formas, separándose del resto de las especies. Entre ellas dos, las diferencias que se observan son a nivel de densidad denticular (t-test, $P \leq 0.01$), tanto de la mandíbula inferior como de la superior. Por último, aparece *Ch. chapalae*, cuya denticulación es peculiar, característica y distinta de las otras (Rodríguez-Ruiz & Granado-Lorencio 1987), encontrándose diferencias también en la densidad denticular (t-test, $P \leq 0.01$) en ambas mandíbulas con respecto a las demás.

En la Tabla 4 se presenta el tamaño de la muestra, media, desviación estándar y los valores máximos y mínimos que alcanzan los índices Abert./L. cef., Superf. máx./L. cef., Prot./L. cef. y ángulo de giro del dentario. Se observa que estas especies se unen para formar tres grupos. Por una parte encontramos a *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*, que alcanzan los valores superiores para el índice Superf. máx./L. cef., diferenciándose en forma significativa de las demás especies, siendo dicha característica muy importante para una alimentación de presas grandes. Por otro lado se agrupan *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae*, caracterizándose por ser las especies que alcanzan una apertura bucal máxima, concediéndoles con ello peculiaridades típicas para explotar ciertos recursos alimenticios. Y, por último, aparece *Ch. chapalae*, diferenciándose en forma significativa (t-test, $P \leq 0.01$) con el resto, por su mayor capacidad de protrusión. Respecto a los otros índices, se asemeja más a este último grupo que al primero.

— Análisis de las dietas

En la Tabla 5 se presenta la lista de los componentes alimenticios que se han encontrado en el total de las especies estudiadas. Los valores obtenidos por el IIA, es decir, la importancia con que cada componente dietético entra a formar parte en la composición alimenticia de las especies estudiadas se han representado en forma de histogramas (Fig. 1).

TABLA 3

Distribución y naturaleza de los dientes de las cinco especies estudiadas del Género *Chirostoma*
 Distribution and nature of teeth in the five species of the *Chirostoma* Genus studied.

ESPECIE	MANDIBULA INFERIOR			MANDIBULA SUPERIOR		
	\bar{X}	DE	NATURALEZA	\bar{X}	DE	NATURALEZA
<i>Ch. lucius</i>	5.459	1.987	Dos filas de dientes grandes, fuertes, cónicos y de distribución irregular. Existen también una serie de dientes de tamaño más reducido, juntos y desordenados entre ambas filas.	6.543	3.692	Igual que en la mandíbula inferior aumentando la densidad denticular y la distribución irregular en el ensanchamiento mesial de la placa dentada.
<i>Ch. sphyraena</i>	4.676	1.027	Igual que <i>Ch. lucius</i> , con dientes ordenados regularmente.	4.641	0.664	Igual que en <i>Ch. lucius</i> , pero con una ordenación más regular.
<i>Ch. consocium</i>	14.99	4.373	Varias filas (3-5) de dientes numerosos, pequeños, cónicos y con una ordenación irregular.	16.18	5.765	Igual que en la mandíbula inferior, pero aquí los dientes disminuyen de tamaño progresivamente hacia la parte ventral-distal de la placa dentada, aumentando la densidad denticular en la parte mesial
<i>Ch. ocotlanae</i>	20.56	4.272	Igual que <i>Ch. consocium</i> , pero con una mayor densidad denticular.	23.16	4.564	Igual que en la mandíbula inferior.
<i>Ch. chapalae</i>	9.626	3.782	Dos tipos de dientes, una fila exterior de número reducido, grandes, fuertes, cónicos y espaciados. Varias filas (2-4) internas, cuya densidad se eleva considerablemente, siendo su distribución muy arbitraria.	8.128	2.881	Igual que en la mandíbula inferior, pero aumenta su número en la parte mesial, disminuyendo de tamaño en la parte distal. En la zona proximal del premaxilar, y en segunda fila, se encuentran tres dientes homodontos, muy diferenciados y fuertes.

TABLA 4

Tamaño de la muestra (N), media, desviación estándar y valores máximos y mínimos que alcanzan los índices bucales para *Ch. lucius*, *Ch. sphyraena*, *Ch. consocium*, *Ch. ocotlanae* y *Ch. chapalae*

Size of specimen (N), average, standard deviation and maximum and minimum values of the buccal index for *Ch. lucius*, *Ch. sphyraena*, *Ch. consocium*, *Ch. ocotlanae* y *Ch. chapalae*.

	Aber/L. cef	Prot/L. cef	Superf. máx/L. cef	Angulo
<i>Ch. lucius</i>				
N	22	22	22	22
X	0.23	0.154	4.509	44.466
DE	0.02	0.015	1.589	5.275
Mx	0.26	0.190	8.260	53.310
Min	0.21	0.120	1.940	35.800
<i>Ch. sphyraena</i>				
N	14	14	14	14
X	0.25	0.166	3.527	45.644
DE	0.02	0.009	1.004	6.561
Mx	0.29	0.190	5.350	55.730
Min	0.21	0.150	2.290	34.070
<i>Ch. consocium</i>				
N	61	61	61	61
X	0.31	0.146	0.994	47.024
DE	0.06	0.014	0.433	8.823
Mx	0.45	0.170	1.870	61.190
Min	0.17	0.120	0.340	24.620
<i>Ch. ocotlanae</i>				
N	51	51	51	51
X	0.32	0.144	2.239	59.495
DE	0.03	0.012	0.387	5.771
Mx	0.38	0.170	3.000	73.250
Min	0.28	0.110	1.090	43.430
<i>Ch. chapalae</i>				
N	65	65	65	65
X	0.28	0.180	1.464	50.225
DE	0.03	0.015	0.471	4.722
Mx	0.35	0.210	2.310	65.020
Min	0.21	0.140	0.260	40.450

TABLA 5

Total de elementos alimenticios encontrados en los estómagos de las especies estudiadas. Cero: Ausente. -: Escaso. +: Abundante. ++: Muy abundante.

Total food items found in the digestive tract of the species studied.

Zero: Absence. -: Scarce. +: Abundant. ++: The most abundant

	GENERO CHIROSTOMA				
	lucius	sphyraena	consocium	ocotlanae	chapalae
Ostracoda	-	0	-	0	0
Cladocera					
<i>Bosmina longirostris</i>	-	-	++	++	++
<i>Daphnia pulex</i>	0	0	++	++	+
<i>Daphnia galeata</i>	0	0	0	0	-
<i>Daphnia</i> spp.	0	0	+	++	+
<i>Moina micrura</i>	0	0	-	-	+
<i>Leydigia leidigi</i>	0	0	0	0	-
<i>Ceriodaphnia</i> (c.f. <i>reticulata</i>)	0	0	+	++	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	0	+	++	+
Restos de cladóceros	0	0	+	++	+

Tabla 5. Cont.

	GENERO CHIROSTOMA				
	lucius	sphyraena	consocium	ocotlanae	chapalae
Calanoida					
<i>Diaptomus</i> sp. 1	0	0	++	++	-
<i>Diaptomus</i> sp. 2	0	0	+	++	-
Restos de diaptómidos	0	0	++	++	-
Cyclopoida					
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	0	0	-	++	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0	0	+	++	-
<i>Macrocyclus fuscus</i>	0	0	-	0	0
Restos de ciclópidos	0	0	-	+	-
Insecta					
O. Diptera	0	0	0	0	++
Chironomidae	-	-	0	0	+
Chaoborus	-	0	0	0	0
Nematocero	0	0	0	0	+
Braquicero	0	0	0	0	-
Culicido	-	0	0	0	++
O. Lepidoptera	0	0	0	0	-
Larvas de Zigóptero	-	0	0	0	+
O. Coleoptera	0	0	0	0	-
Polífago	0	0	0	0	-
Crisomélido	0	0	0	0	-
O. Hymenoptera	0	0	0	0	+
Apócrito	0	0	0	0	+
Céfidos	0	0	0	0	-
O. Hemiptera	-	0	0	0	-
Heteróptero	0	0	0	0	-
Homóptero	0	0	0	0	-
Cicadélido	0	0	0	0	-
Delfácido	0	0	0	0	-
Tisanóptero	0	-	0	0	0
Aracnida					
Araneomorphos	0	0	0	0	+
Acaros	0	0	0	0	-
Restos de macroinvertebrados	-	0	0	0	++
Peces	+	++	0	0	0
Restos de peces	++	++	0	0	0
Camarón	-	0	0	0	0
Diatomeae	0	0	0	-	0
<i>Navicula</i> sp.	0	0	0	-	-
<i>Surirella</i> sp.	0	0	0	-	-
Cyanophytes					
<i>Synechococcus</i> sp.	+	+	-	0	0
<i>Cyanodiction rectangularis</i>	0	0	0	0	-
<i>Aphanothece</i> sp.	0	0	0	0	-
Chlorophytes					
<i>Ankistrodesmus</i> sp.	++	++	-	-	-
<i>Ankistrodesmus bernadii</i>	++	++	-	-	-
<i>Monoraphidium</i> sp.	0	-	0	-	-
<i>Closterium</i> sp.	0	0	-	-	+
<i>Coelastrum</i> sp.	0	0	-	-	0
<i>Coelastrum reticularis</i>	0	0	0	-	0
<i>Oocystis</i> sp.	+	+	+	++	+
<i>Sphaerocystis</i> sp.	+	-	0	0	0
<i>Crucigenia rectangularis</i>	-	0	0	0	0
<i>Ulótrica</i>	-	-	0	0	-
<i>Trachelomonas</i> sp.	+	-	+	+	+
<i>Strombomonas</i> sp.	+	-	0	0	0
Algas filamentosas	+	+	-	0	0
Semillas	0	0	0	-	-
Restos vegetales	+	+	+	-	-

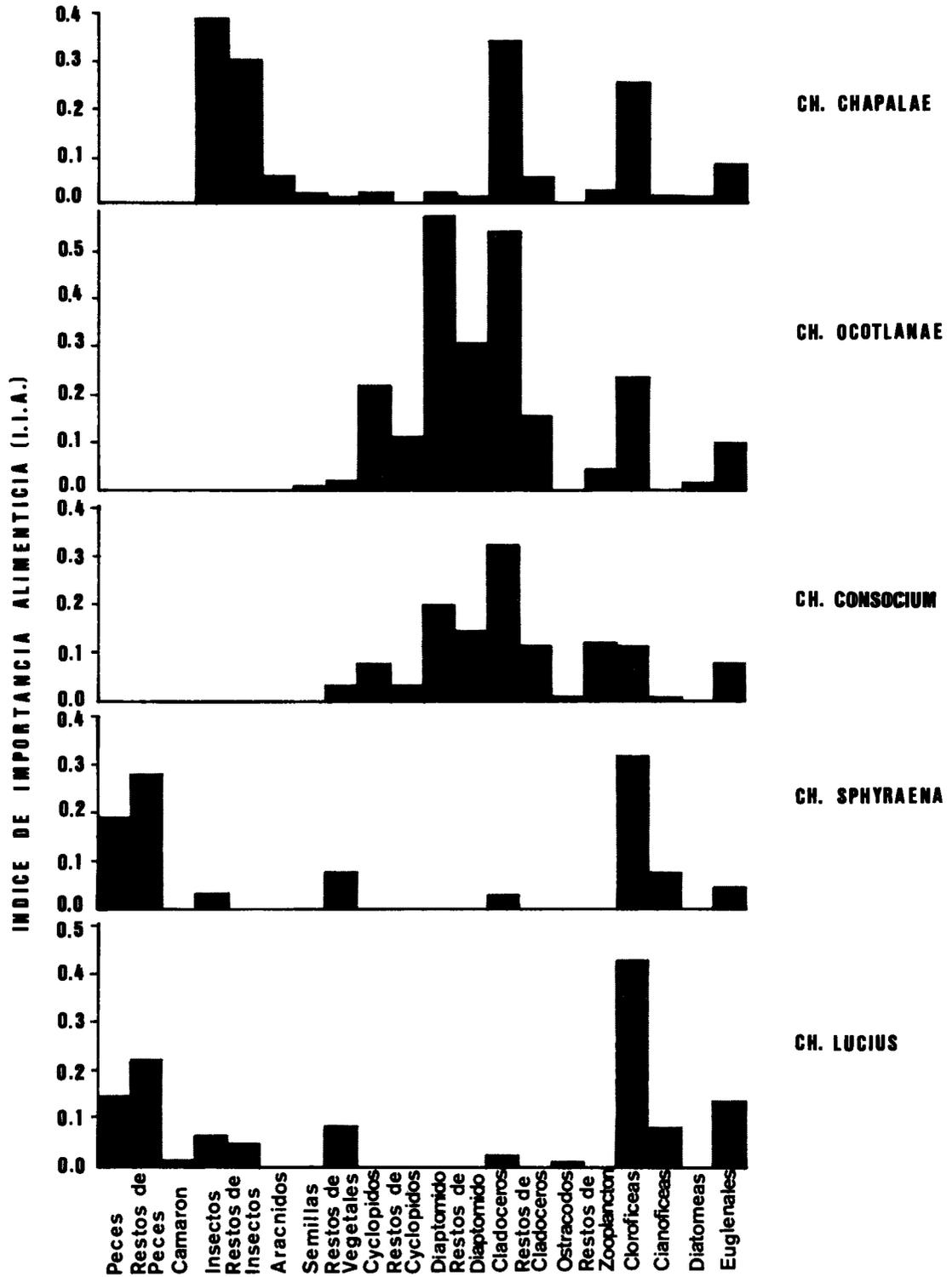


Fig. 1: Histogramas de los valores del índice de importancia alimenticia (IIA) para los distintos componentes alimenticios en *Ch. lucius*, *Ch. sphyaena*, *Ch. consocium*, *Ch. ocotlanae* y *Ch. chapalae*.

Histogram of the values of important feeding index (IFI) for different food items for *Ch. lucius*, *Ch. sphyaena*, *Ch. consocium*, *Ch. ocotlanae* y *Ch. chapalae*.

Estos valores se han agrupado (c.f. Guzier 1976) en distintas categorías: Alimento principal ($IIA > 0.20$), Alimento adicional ($0.10 < IIA < 0.20$) y, por último, Alimento accidental ($IIA < 0.10$).

Así pues, observando los valores obtenidos, vemos que *Ch. lucius* tiene como alimento principal: clorofíceas, peces y restos de peces. Euglenales aparecen como alimento adicional, y todos los demás componentes dietéticos son accidentales. En *Ch. sphyraena* sólo aparecen alimento principal y alimento accidental, ningún elemento dietético se encuentra como alimento adicional. El alimento principal lo constituye clorofíceas, peces y restos de peces. El resto de los componentes forman parte del alimento accidental.

Ch. consocium presenta como alimento principal a cladóceros y diatómidos. Los restantes componentes alimenticios se distribuyen entre adicional y accidental. En *Ch. ocotlanae*, un mayor número de elementos alimenticios se incluye en alimento principal. En dicha agrupación aparecen cladóceros, diatómidos, ciclópodos y clorofíceas. Los demás componentes se incluyen dentro de las otras dos agrupaciones. El alimento principal de *Ch. chapalae* lo forman cladóceros, insectos, restos de insectos y clorofíceas. Encontrándose el resto de los componentes, tanto del zooplancton como del fitoplacton y macroinvertebrados, dentro del alimento accidental.

Para detectar la similaridad de las dietas, se aplicó el índice de Urbani-Baroni & Buser (Tabla 6), presentándose los resultados en un dendrograma (Fig. 2). Se observa un grupo muy compacto, formado por *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena* (84%), y otro formado por *Ch. consocium*-*Ch. ocotlanae* (78%) al que se le une *Ch. chapalae* (75%),

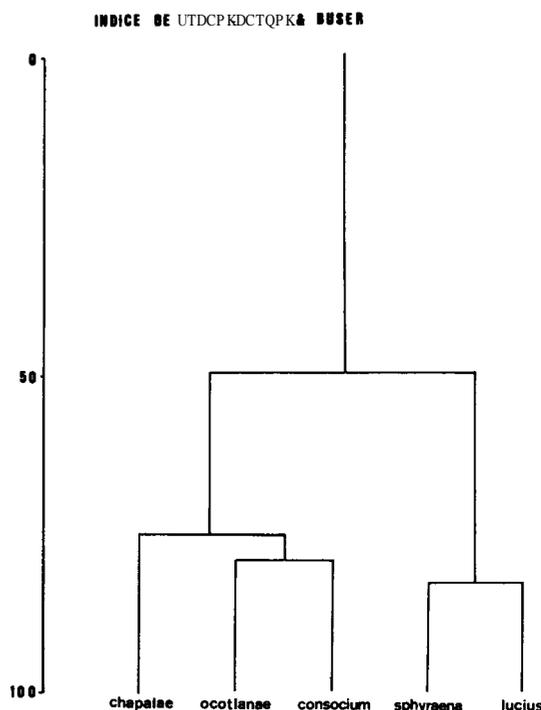


Fig. 2: Asociación de especies en función de la similaridad de dietas. Se establecen tres grupos: *Ch. lucius*-*Ch. sphyraena* (84%), *Ch. consocium*-*Ch. ocotlanae* (78%), y este último con *Ch. chapalae* (75%).

The association of certain functions in the species due to similarity in diet. Three groups were established: *Ch. lucius*-*Ch. sphyraena* (84%), *Ch. consocium*-*Ch. ocotlanae* (78%) and the last with *Ch. chapalae* (75%).

constituyendo así un bloque bien definido y separado del primer grupo descrito.

En la Fig. 3 se muestran la distribución de los distintos componentes alimenticios así como los ejemplares de cada especie, respecto a los ejes I y II del análisis de correspondencia, aplicado a la matriz de los

TABLA 6

Similaridad de dietas entre las cinco especies estudiadas
(Índice de Urbani-Baroni & Buser)
Similitude diet items among the five species
(Urbani-Baroni & Buser Index)

	CHIROSTOMA				
	lucius	sphyraena	consocium	ocotlanae	chapalae
Ch. lucius	1	0.837	0.479	0.390	0.444
Ch. sphyraena		1	0.544	0.529	0.522
Ch. consocium			1	0.784	0.765
Ch. ocotlanae				1	0.771
Ch. chapalae					1

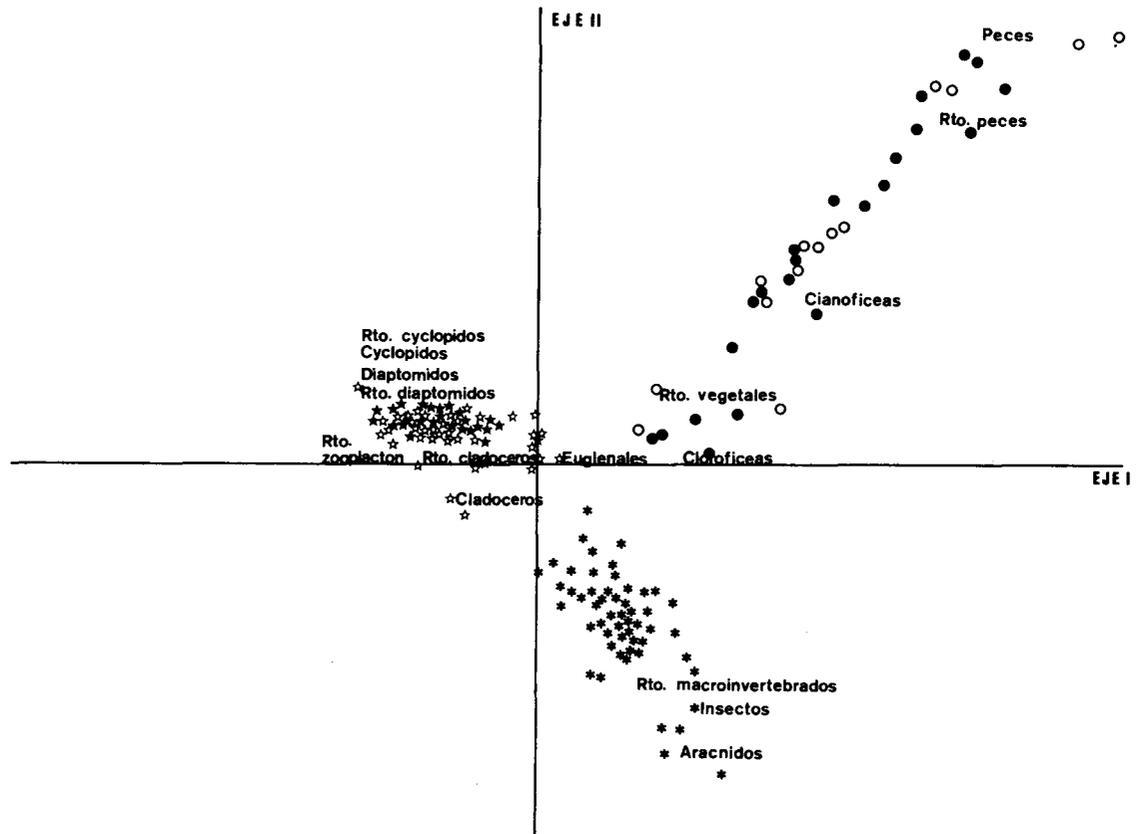


Fig. 3: Distribución de los componentes alimenticios en el subespacio formado por los ejes I y II del análisis de correspondencia, así como la localización en el mismo subespacio de los ejemplares de *Ch. consocium* (☆), *Ch. chapalae* (*), *Ch. lucius* (●), *Ch. ocotlanae* (★) y *Ch. sphyraena* (○).

Distribution of food items in the subspace formed by axis I and II of reciprocal average, along with the localization of the same subspace of the specimens *Ch. consocium* (☆), *Ch. chapalae* (*), *Ch. lucius* (●), *Ch. ocotlanae* (★) and *Ch. sphyraena* (○).

distintos elementos dietéticos para cada especie con sus categorías otorgadas (en relación a la frecuencia encontrada). El eje I presenta una inercia del 25%, y el eje II es del 20%. En su conjunto presenta un porcentaje de inercia del 45%. Aquellos elementos dietéticos cuya frecuencia era muy baja no han sido usados en el análisis, con el fin de no distorsionar los resultados (Ostrácodos y Diatomeas).

En dicha figura se observa que *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena* se distribuyen en el área que corresponde a peces, restos de peces, cianofíceas y restos vegetales, es decir, entre el eje I y II en su espacio positivo. *Ch. chapalae* se separa nítidamente del espacio ocupado por las especies anteriores. Ocupa el espacio definido por el eje I positivo y el II negativo, es decir, en la zona asociada a insectos, restos de macroinvertebrados y arácnidos. Por último, *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* se sitúan en la misma área,

ubicándose entre el eje I negativo y el eje II positivo. Ambas se separan de las demás especies estudiadas. *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* se encuentran localizadas en la región formada por los organismos del zooplancton (desde restos de ciclopidos hasta cladóceros).

Así, pues, tenemos tres áreas definidas por la combinación de los elementos dietéticos, que se pueden separar en tres grupos alimenticios: peces, macroinvertebrados y zooplancton. Yuxtaponiendo la distribución de los individuos, aparecen tres grupos bien delimitados: *Ch. lucius-Ch. sphyraena* (sobre peces), *Ch. chapalae* (sobre macroinvertebrados) y *Ch. consocium-Ch. ocotlanae* (sobre zooplancton).

Debido al fuerte solapamiento en la distribución de algunas de las especies sobre los distintos componentes alimenticios, se ha calculado el índice de solapamiento de Morisita. En la Tabla 7 se expresa la matriz

TABLA 7

Indice de solapamiento de dietas (Morisita) entre las cinco especies estudiadas
Index of overlapping diet items (Morisita) among the five species

CHIROSTOMA					
	lucius	sphyraena	consocium	ocotlanae	chapalae
Ch. lucius	1	0.961	0.356	0.319	0.518
Ch. sphyraena		1	0.342	0.298	0.299
Ch. consocium			1	0.754	0.519
Ch. ocotlanae				1	0.444
Ch. chapalae					1

formada por los índices, utilizando el valor del índice de importancia alimenticia. Dicha matriz indica que las especies que tienen mayor solapamiento en sus regímenes alimenticios son *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena* (0.961), seguidos de *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* (0.754). Entre ambos grupos existe un bajo solapamiento. Por otro lado aparece *Ch. chapalae* con un solapamiento intermedio de su dieta respecto a estos grupos, si bien el índice es mayor con respecto a *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* que respecto al primer grupo.

Debido al elevado solapamiento entre las especies que forman estos tres grupos, se ha realizado un análisis exhaustivo dentro de cada uno de ellos a nivel de fitoplancton-

zooplancton. Dicho análisis era imposible realizarlo a nivel de peces, ya que estaban sumamente digeridos, no pudiéndose determinar.

Ch. lucius-Ch.sphyraena.

En la Tabla 8 se expresan los valores del IIA para los componentes específicos del fitoplancton. *Ch. lucius* tiene como alimento principal solamente la microalga *Ankistrodesmus* sp., mientras que *Ch. sphyraena* presenta además *A. bernadii*. Sin embargo, entre estas dos especies no existe ninguna diferencia (χ^2 , $P \leq 0.05$) significativa respecto al fitoplancton.

En cuanto al zooplancton, ha sido tan esporádico en la alimentación de ambas

TABLA 8

Valores del índice de importancia alimenticia (IIA) de los componentes del fitoplancton, que forman parte de la dieta de *Ch. lucius*, *Ch. sphyraena*, *Ch. consocium*, *Ch. ocotlanae* y *Ch. chapalae*

Values of important feeding index (IFI) of the phytoplankton composition, forming part of the diet for *Ch. lucius*, *Ch. sphyraena*, *Ch. consocium*, *Ch. ocotlanae* y *Ch. chapalae*

CHIROSTOMA					
	lucius	sphyraena	consocium	ocotlanae	chapalae
<i>Navicula</i> sp.	0	0	0	0.004	0.003
<i>Surirella</i> sp.	0	0	0	0.004	0.003
<i>Synechococcus</i> sp.	0.074	0.071	0.003	0	0
<i>Cyanodiction rectangularis</i>	0	0	0	0	0.006
<i>Aphanothece</i> sp.	0	0	0	0	0.003
<i>Ankistrodesmus</i> sp.	0.368	0.200	0.017	0.032	0.037
<i>A. bernadii</i>	0.147	0.228	0.010	0.016	0.003
<i>Monoraphidium</i>	0	0.028	0	0.004	0
<i>Closterium</i> sp.	0	0	0	0.008	0.105
<i>Coelastrum</i> sp.	0	0	0.020	0.028	0
<i>C. reticularis</i>	0	0	0	0.004	0
<i>Oocystis</i> sp.	0.137	0.128	0.090	0.208	0.188
<i>Sphaerocystis</i> sp.	0.042	0.014	0	0	0
<i>Crucigenia rectangularis</i>	0.010	0	0	0	0
<i>Ulotricales</i>	0.021	0.014	0	0	0.003
<i>Trachelomona</i> sp.	0.105	0.043	0.070	0.096	0.071
<i>Strombomona</i> sp.	0.053	0.014	0	0	0
Algas filamentosas	0.063	0.057	0.010	0	0

especies (alimento accidental), que tampoco se ha detectado ninguna diferencia significativa. Estas dos especies, por tanto, presentan un régimen ictiófago y el alimento de tipo zooplancton y fitoplancton que se encuentra en sus tractos digestivos es infrecuente, constituyendo el alimento accidental en sus dietas.

Ch. consocium-Ch. ocotlanae-Ch. chapalae.

La frecuencia de aparición de los componentes específicos del fitoplancton (Tabla 8) es muy baja en la composición de sus dietas. *Ch. consocium* no presenta ningún elemento que forme parte del alimento principal ni del adicional. Todos los elementos específicos pertenecen al alimento accidental. *Ch. ocotlanae*, por el contrario, presenta a *Oocystis* sp. como alimento principal. El resto de los componentes se incluyen dentro del alimento accidental. *Oocystis* sp. y *Closterium* sp. se consideran como alimento adicional de *Ch. chapalae*, a diferencia de las otras especies (χ^2 , $P \leq 0.01$), encontrándose todos los demás elementos como alimento accidental.

Respecto al zooplancton, en la Fig. 4 aparecen representados los histogramas del índice de importancia alimenticia para las tres especies. *Ch. consocium* tiene como alimento principal a *Bosmina longirostris* y *Diaptomus* sp1. *Daphnia pulex* y *Diaphanosoma brachyurum* constituyen su alimento adicional. El resto de los componentes alimenticios forman el bloque del alimento accidental. Del abanico de presas zoopláctónicas encontradas en la dieta de *Ch. ocotlanae*, tan solo *Moina micrura* constituye el alimento accidental. *Ceriodaphnia* (c.f. *reticulata*) y *Diaptomus* sp2, forman el alimento adicional. Siendo todos los demás partícipes del alimento principal. En *Ch. chapalae* solamente *Bosmina longirostris* constituye alimento principal. *Daphnia pulex*, *Ceriodaphnia* (c.f. *reticulata*) y *Diaphanosoma brachyurum*, forman el alimento adicional, configurando todos los demás elementos del zooplancton el alimento accidental.

Por tanto, las diferencias alimenticias que se pueden observar en estas especies se deben tan sólo a zooplancton y no a fitoplancton. *Ch. chapalae* tiene definitivamente una dieta entomófaga y su alimento zoopláctónico se centra exclusivamente en cladóceros. Por el contrario, *Ch. ocotlanae* y *Ch. consocium*, con un fuerte solapa-

miento en sus dietas, se nutren de organismos zoopláctónicos en general. Por ello hemos realizado un nuevo análisis de correspondencia para poder diferenciar más cada tipo de alimentación.

En este nuevo análisis se ha utilizado como variable a los elementos constituyentes del zooplancton encontrados en sus tractos digestivos que, al menos, se presentaban como alimento adicional en alguna de las dos especies en cuestión. Es decir, aquellos elementos que forman parte del alimento accidental se han quitado del análisis, por ello no se han incluido ostrácosos, *Moina micrura* y *Macrocyclus fuscus*.

Los resultados obtenidos se han representado en el plano definido por los ejes I y II (Fig. 5). El eje I presenta un 24% de inercia y el eje II tiene solamente un 16% de inercia, constituyendo en su conjunto un total del 40%. En la misma figura se han representado conjuntamente la distribución de los individuos pertenecientes a las especies *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae*. Se observa una clara disposición de los elementos planctónicos, en forma de "V". En la rama derecha de la "V" se sitúan desde los ciclópodos hasta los diaptómidos en su intersección. La rama izquierda de la "V" se localiza desde los cladóceros hasta llegar a la intersección que es ocupada por los diaptómidos. Si observamos la distribución de los individuos respecto a estos ejes, se encuentra que *Ch. ocotlanae* forma la rama derecha de la "V", es decir, se localiza en la zona de los copépodos. Mientras que *Ch. consocium* forma la rama de la izquierda de la "V", es decir, se ubica en la zona de los cladóceros y parte de los diaptómidos.

A pesar de que existe un cierto solapamiento en el punto de intersección de las dos ramas, se puede decir que, en la alimentación de *Ch. ocotlanae* predominan los copépodos (diaptómidos: 0.90-1.10 mm; ciclópodos: 1.00-1.20 mm) y, por el contrario, son los cladóceros (0.30-0.90 mm) los que definen la alimentación de *Ch. consocium*.

DISCUSION

En estas cinco especies del género *Chirostoma* que coexisten en el Lago de Chapala, tanto la morfología y estructura mandibular como la del cuerpo (Barbour 1973, Arregui 1979, Rodríguez-Ruiz & Granado-Lorencio, en prensa, b), se combinan en

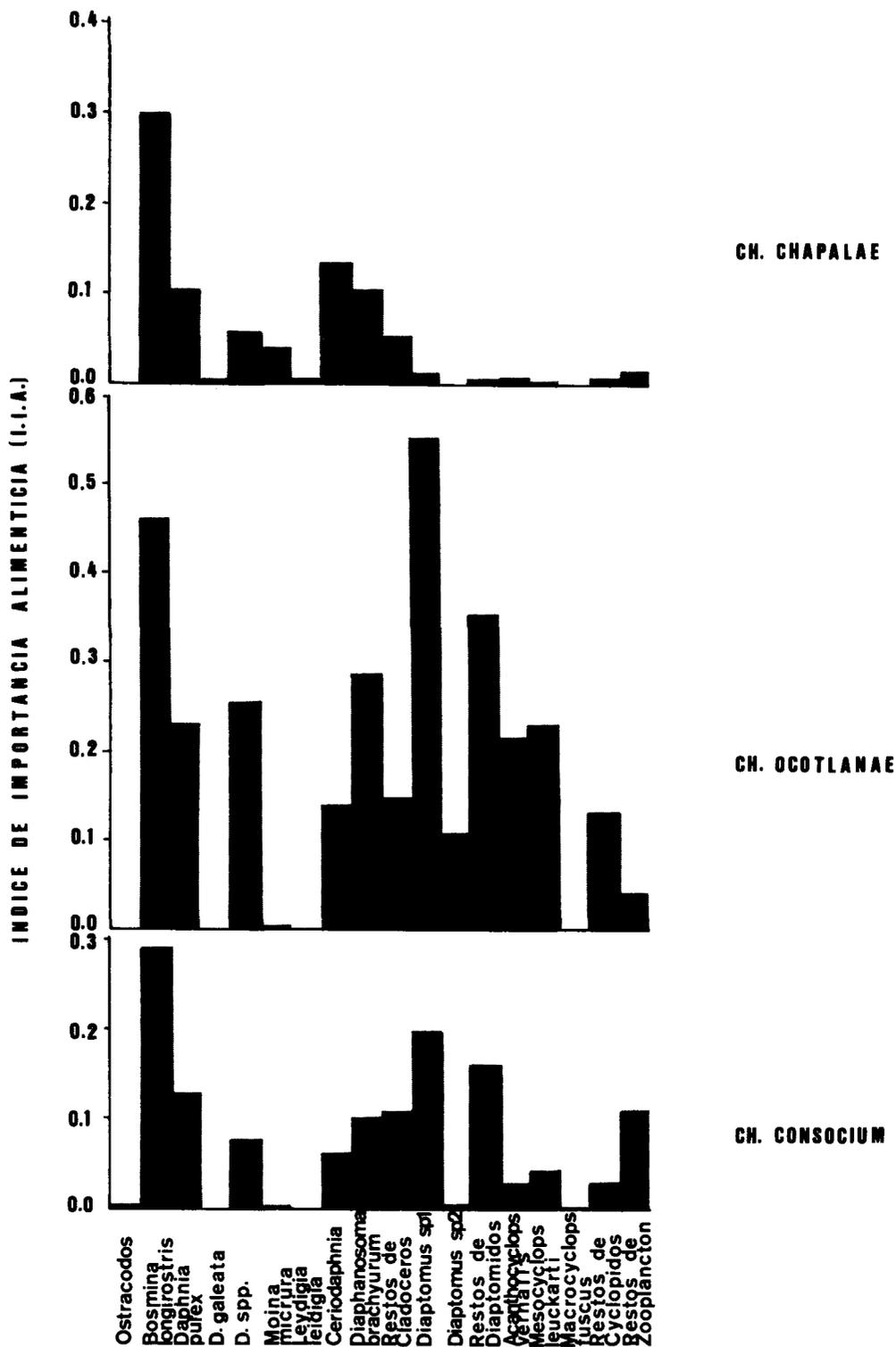


Fig. 4: Histogramas de los valores del índice de importancia alimenticia (IIA) para los distintos componentes alimenticios pertenecientes al zooplancton, en *Ch. chapalae*, *Ch. ocotlanae* y *Ch. consocium*.
 Histogram of the values of important feeding index (IFI) for different food items belonging to zooplankton, in *Ch. chapalae*, *Ch. ocotlanae* and *Ch. consocium*.

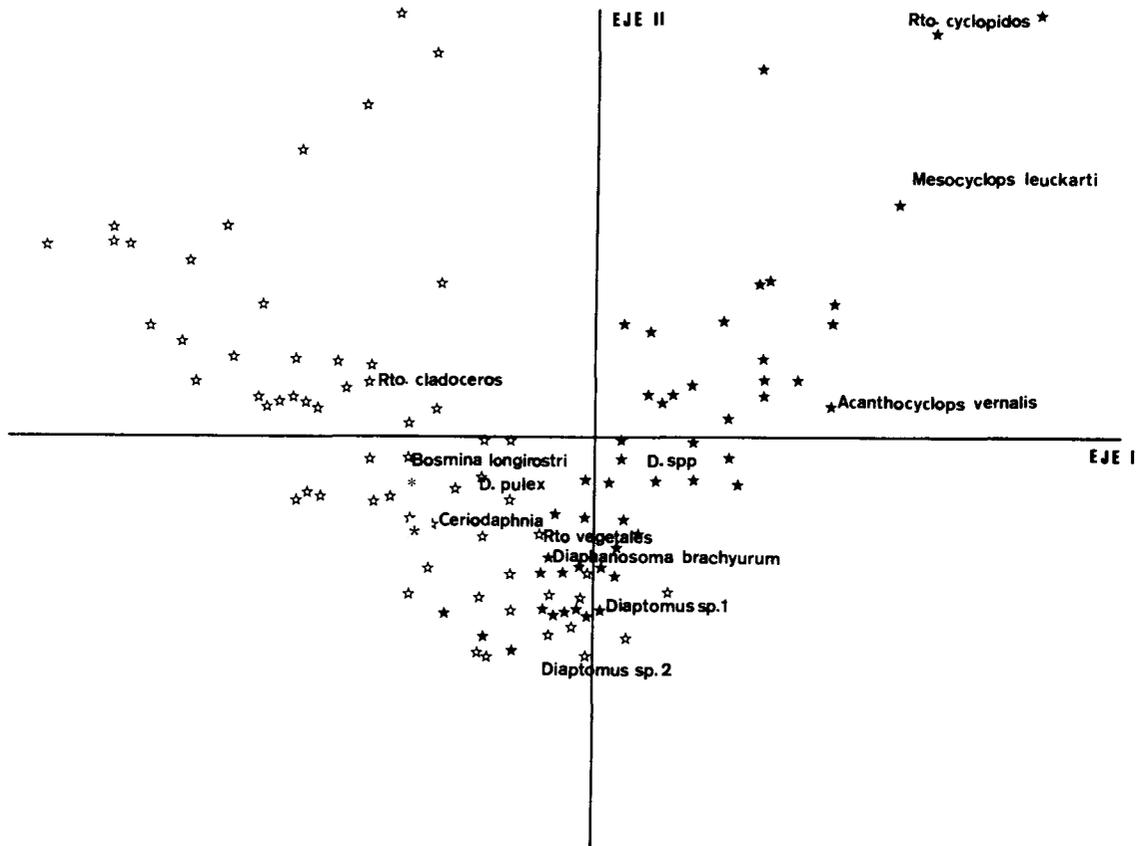


Fig. 5: Distribución de los componentes alimenticios en el subespacio formado por los ejes I y II del análisis de correspondencia, así como la localización en el mismo subespacio de los ejemplares de *Ch. consocium* (☆) y *Ch. ocotlanae* (★).

Distribution of food items in the subspace formed by axis I and II of reciprocal average, along with the localization of the same subspace of the specimens *Ch. consocium* (☆) and *Ch. ocotlanae* (★).

una especialización para la explotación de recursos, así como con las preferencias del hábitat, minimizando con ello la competencia interespecífica en la ictiofauna del lago. Dichas especies difieren cuantitativamente en un número de estructuras, de forma individual o en combinación. Estas especializaciones estructurales en los diferentes grupos dan a su poseedor una ventaja ecológica en ciertas situaciones. De esta manera, mientras que dichas estructuras no previenen el solapamiento de la dieta entre las especies, sirven para reducir la competencia interespecífica, puesto que confieren ventajas en la obtención de ciertos recursos alimenticios a sus portadores (Keast & Webbs 1966).

De forma general, la posición de la boca dorso-terminal en el género *Chirostoma* y el carecer de barbillas bucales, parece ventajoso para peces comedores de aguas libres y de superficie (Matthes 1963, Dutta 1979).

Dicha posición sería desventajosa para una alimentación de fondo, ya que el individuo tendría que succionar una cantidad de agua mucho mayor para obtener su alimento o bien tendría que dirigirse a éste con un ángulo mucho mayor (Alexander 1967).

A la luz de los resultados observamos que *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena* son ictiófagos. *Ch. chapalae* se nutre de macroinvertebrados (aéreos en su gran mayoría) y de zooplankton (exclusivamente de cladóceros), mientras que *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* son de alimentación zooplánctofaga más general.

Respecto al primer grupo, apenas se han encontrado diferencias significativas en sus dietas, quizás *Ch. lucius* se alimente en aguas más superficiales que *Ch. sphyraena*, por haber obtenido un mayor número (no significativo) de insectos aéreos en aquel que en éste. No obstante, hay un fuerte solapamiento de dietas y hábitat (Arregui

1979). McArthur (1972) y Bengetson (1984) sugieren el modo en que las especies simpátricas pueden compartir recursos para evitar la competencia. Así, en este caso, los valores de recursos solapados no son utilizados para indicar el grado de competencia entre estas especies. Estos valores simplemente indican el grado de similitud en la utilización de los recursos. Si bien esta idea es factible, no se descarta la posibilidad de que también haya interacciones competitivas entre ellos, puesto que, como señala Keast & Webbs (1966), la competencia interespecífica no puede ser definida sólo en cuanto a las relaciones tróficas. Abundancia, tiempo de desove, proporciones de crecimiento, capacidad para resistir las temperaturas extremas y a las condiciones adversas de oxígeno y alimento, o bien, saber escapar de sus posibles predadores, deben ser reconocidas como especializaciones adaptativas.

En *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*, tanto la morfología y estructura del cuerpo (Barbour 1973, Arregui 1979) como la del aparato mandibular (Rodríguez-Ruiz & Granado-Lorencio (1987), coinciden con las descritas por diversos autores (Keast & Webbs 1966, Werner 1977, Werner & Hall 1977) para las especies piscívoras. Su cuerpo se aproxima al ideal fusiforme (De Buen 1945), que minimiza el rozamiento. Su gran boca compromete considerablemente la eficacia de succión en la alimentación, pero permite tomar mayores presas. Su premaxilar más pesado y con menor capacidad de protrusión le capacita para coger presas grandes y evasivas en cualquier ángulo. Sin embargo, a su vez, dificulta la captura de presas pequeñas, estando en definitiva mucho menos adaptadas al giro y al cambio de nivel en la columna de agua (Werner & Hall 1977). Su gran superficie bucal es una característica óptima para ingerir presas grandes (Keast & Webbs 1966, Werner 1977).

En *Ch. chapalae*, tanto los rasgos morfológicos del cuerpo como los del aparato mandibular, indican claramente modificaciones y adaptaciones para explotar ciertos recursos alimenticios. Es un pez con una elevada agilidad en sus movimientos, muy hábil en sus maniobras para capturar distintas presas y con una gran capacidad de propulsión (Rodríguez-Ruiz & Granado-Lorencio, en prensa, b). La posición dorso-terminal de la boca y su elevado poder de

protrusión le confieren características idóneas para una alimentación superficial (Keast & Webbs 1966, Werner 1977, Werner & Hall 1977). Esta especie se diferencia en forma radical de las demás al mostrar una alimentación entomófaga. No obstante, los cladóceros también ocupan un puesto privilegiado en su dieta.

Ch. chapalae posee la capacidad de protrusión y agilidad de movimientos requeridos para la alimentación zooplanctónica. El que se alimente sólo de cladóceros y no de copépodos no se debe a una restricción por parte del aparato mandibular en cuanto al tamaño de presa, ya que se alimenta de macroinvertebrados que son mucho mayores. La diferencia probablemente se basa en que los cladóceros son presas mucho menos evasivas y, por tanto, mucho más fáciles de capturar que los copépodos (Drenner *et al.* 1978, Drenner & McComas 1980, Drenner *et al.* 1982a, 1982b; Kohler & Ney 1982). Por otra parte, los cladóceros se encuentran en la zona más superficial de la columna de agua en relación con los copépodos (Margalef 1983); así como el ojo de *Daphnia* y *Bosmina*, por efecto de la luz filtrada, les hace ser mucho más visibles a sus predadores que el resto de los demás organismos zooplanctónicos (Margalef 1983).

El último grupo está formado por *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae*, ambas especies tienen las características apropiadas para las especies zooplanctófagas, las cuales están definidas por la forma del cuerpo y aparato mandibular. Sus cuerpos pequeños y comprimidos maximizan la velocidad de giro, mientras que minimizan la potencia requerida. Combinando dicho aspecto con las características de sus aletas, la morfología resultante les permite ajustarse a una variedad de planos a través de una simple ondulación de sus aletas. Sus bocas, pequeñas y protrusibles, les confieren gran facilidad para la succión (Werner & Hall 1977) y, además, tanto sus numerosos y diminutos dientes, como las branquias en rastrillos, cumplen muy buena función de filtro mecánico (Drenner *et al.* 1984) para la captura de pequeñas presas.

Si bien ambas especies se alimentan de zooplancton, los resultados obtenidos por los análisis estomacales muestran diferencias significativas. *Ch. consocium* se alimenta mucho más de cladóceros que de copépodos, consumiendo dentro de este orden muchos más diaptómidos que ciclópodos.

Sin embargo, *Ch. ocotlane* se nutre tanto de cladóceros como de copépodos en general. Sus diferencias tróficas no se pueden establecer basándonos en las diferencias del aparato mandibular. Ambas especies comparten las mismas características respecto a ellas. Las dos tienen unas variables mandibulares de máxima apertura bucal y capacidad de protrusión no significativamente distintas, aunque *Ch. ocotlane* posee valores algo superiores. Respecto a la superficie máxima de abertura y ángulo de giro sí difieren significativamente, siendo los índices para *Ch. consocium* menores. Aún así, no es factible pensar que las diferencias de sus dietas se deban a estas pequeñas variaciones morfológicas de sus aparatos mandibulares. Por el contrario, existen diferencias significativas importantes entre ambas especies, basadas en su capacidad de navegación y propulsión, así como en la agilidad de movimientos, estabilidad y capacidad de maniobras, presentándose *Ch. ocotlane* como una especie con una potencia en la navegación mayor y más rápida que *Ch. consocium* (Rodríguez-Ruiz & Granado-Lorencio, en prensa, b).

Por otro lado, la probabilidad de capturar una presa depende tanto del depredador como de ella (Drenner & McComas 1980). Si *Ch. consocium* tiene menor capacidad de propulsión, movimiento y maniobrabilidad, optará por presas más fáciles de capturar, como son los cladóceros y sólo consumirá copépodos (principalmente diatómidos, que son menos evasivos que los ciclópodos), cuando éstos sean muy abundantes, no teniendo que realizar para ello una gran inversión energética (Cummins & Wuychek 1971, Unger & Lewis 1983). Es decir, que su depredación en una comunidad planctónica se orienta hacia presas menos evasivas. Este hecho selectivo se ha comprobado también en otras especies filtradoras (Drenner *et al.* 1982b). *Ch. ocotlane*, rápido nadador, tomará presas más evasivas, que le supone una mayor inversión energética, pero también le aportará mayor rentabilidad calórica (Cummins & Wuychek 1971, Unger & Lewis 1983). Por otra parte, consume cantidades importantes de cladóceros, que le ofrece una menor recompensa energética, pero también es menor el gasto realizado para su captura (Unger & Lewis 1983).

La similaridad de la dieta según Keast & Webbs (1966) debe a veces ser atribuida a

una gran abundancia de recursos alimenticios (como ocurre en el Lago de Chapala), (Arregui 1979). En tal instancia, la competición en sí distaría mucho de lo indicado por los índices de solapamiento. Y la utilización de los recursos alimenticios no sólo podrían reducir la competencia, sino también los gastos energéticos (Keast & Webbs 1966).

Con el estudio de las cinco especies se puede permitir dar predicciones correctas para la diferenciación de nichos entre especies bastante similares, basándonos en las interpretaciones ecológicas de las características morfológicas (Brown & Wilson 1956, McArthur & Lewis 1964, Hutchinson 1965, Williams 1972). Siendo seguramente la situación de esta Familia endémica, el resultado de una evolución radial y una perfecta adaptación para explotar la gran abundancia de recursos que presenta el medio (Barbour 1973).

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER RM (1967) The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian. *Journal of Zoology*, London 151: 43-64.
- ARREGUI F (1979) Plan piscícola Chapala. Universidad Autónoma de Guadalajara, México.
- BARBOUR CD (1973) A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): A species flock from the Mexican plateau. *Copeia* 3: 533-555.
- BENGTSON DA (1984) Resources partitioning by *Menidia menidia* and *Menidia beryllina* (Osteichthyes, Atherinidae). *Marine Ecology-Progress Series* 18: 21-30.
- BENZECRI JP (1973) L'analyse des données II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris.
- BROWN WL Jr & EO WILSON (1956) Character displacement. *Systematic Zoology* 5: 49-64.
- CUMMINS KW & JC WUYCHECK (1971) Caloric equivalent for investigations in ecological energetics. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 18. Michigan.
- DE BUEN F (1945) Investigaciones sobre ictiología mexicana. Familia Atherinidae de aguas continentales de México. *Anales del Instituto de Biología* XVI (2): 475-582.
- DE SILVA SS, PRT CAMARANATUNGA & CD DE SILVA (1980) Food, feeding ecology and morphological features associated with feeding of four co-occurring cyprinids (Pisces: Cyprinidae). *Netherlands Journal of Zoology* 30 (1): 54-73.
- DRENNER RW, JR STRICKLER & WJ O'BRIEN (1978). Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *Journal Fisheries Resources Board Canada* 35: 1370-1373.
- DRENNER RW & R MCCOMAS (1980) The roles of zooplankton escape ability and fish size selectivity in the selective feeding and impact of planktivorous fish. In: Kerfoot WC (ed) *Evolution and Ecology of Zooplankton communities*. University Press. New England.

- DRENNER RW, WJ O'BRIEN & JR MUMMERT (1982a) Filter-feeding rates of gizzard shad. Transactions of the American Fisheries Society 11 (2): 210-215.
- DRENNER RW, F JR DE NOYELLES & D KETTLE (1982b) Selective impact of filter-feeding gizzard shad on zooplankton community structure. Limnology and Oceanography 27 (5): 965-968.
- DRENNER RW, JR MUMMERT, F JR DE NOYELLES & D KETTLE (1984) Selective particle ingestion by a filter-feeding fish and its impact on phytoplankton community structure. Limnology and Oceanography 29 (5): 941-948.
- DUTTA HM (1979) Form and function of jaws during feeding: *Ctenopoma acutirostre*, *Anabas testudineus* and *Macropodus opercularis*. Acta Morphological Neerl-Scand 17: 119-132.
- FERNANDEZ-ALES R, F SANCHO-ROYO & A TORRES-MARTINEZ (1978) Introducción al análisis multivariante. Universidad de Sevilla.
- GATZ AJ Jr (1979) Community organization in fishes as indicated by morphological features. Ecology 60 (4): 711-718.
- GATZ AJ Jr (1981) Morphologically inferred niche differentiation in stream fishes. The American Midland Naturalist 106 (1): 10-20.
- GRANADO-LORENCIO C & F GARCIA-NOVO (1986) Feeding habitats of the fish community in a eutrophic reservoir in Spain. Ekologia Polska 34 (1): 95-110.
- GUZJUR J (1976) The feeding of two years old carp (*Cyprinus carpio* L.) in a vendaces Lake Klanj. Ekologia Polska 24 (2): 211-235.
- HENDERSON F (1974) Programa de evaluación de recursos para apoyar el desarrollo pesquero en las aguas continentales de México. Programa de Investigación y Fomento Pesquero México/PNUD/FAO. México.
- HLOHOWSKY I & AM WHITE (1983) Food resources partitioning and selectivity by the greenside, rainbow, and fantail darters (Pisces: Percidae). Ohio Journal of Sciences 83 (4): 201-208.
- HORN HS (1966) Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. American Natura 100 (914): 419-424.
- HUTCHINSON GE (1957) A treatise on Limnology. Volume 1, Wiley, New York.
- HUTCHINSON GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many different kinds of animals? American Naturalist 93: 145-159.
- HUTCHINSON GE (1965) The niche: an abstractly inhabited hypervolumen, pp. 26-78. In: The Ecological Theater and the Evolutionary Play. Yale University Press, New Haven.
- KEAST A & D WEBBS (1966) Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. Journal Fisheries Resources Board Canada 23 (12): 1845-1877.
- KOHLER CC & JJ NEY (1982) A comparison of methods for quantitative analysis of feeding selection of fishes. Environmental Biology of Fishes 7 (4): 363-368.
- LAMOTTE M (1976) Estadística biológica. Principios fundamentales. Torray-Masson, Barcelona.
- LIEM KF (1980) Adaptive significance of intra and interspecific differences in the feeding repertoires of Cichlid fishes. American Zoologist 20: 295-314.
- MARGALEF R (1983) Limnología. Omega, Barcelona.
- MATTHES H (1963) A comparative study of the feeding mechanisms of some african cyprinidae (Pisces, Cypriniformes). Bijdr. Dierk. 33: 1-36.
- McARTHUR RH (1972) Geographical ecology. Harper & Row, New York.
- McARTHUR RH & R LEWINS (1964) Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. Proc. N.A.S. 51: 1207-1210.
- MORISITA M (1959) Measuring of interspecific association and similarity between communities. Memorial Faculty Sciences Kynshu University Serie E (Biology) 3: 65-80.
- RODRIGUEZ-RUIZ A & C GRANADO-LORENCIO (1987) Estudio morfológico del aparato mandibular en cinco especies del género *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae). Revista de Biología Tropical 35 (1): 97-106.
- RODRIGUEZ-RUIZ A & C GRANADO-LORENCIO (prensa b). Características morfofuncionales de *Chirostoma consocium*, *Ch. chapalae* y *Ch. ocotlanae* del Lago de Chapala, México (Pisces: Atherinidae): Nota científica. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.
- SCHMITT RJ & SJ HOLBROOK (1984a) Ontogeny of prey selection by black surfperch *Embiotoca jacksoni* (Pisces: Embiotocidae): the roles of fish morphology, foraging behaviour, and patch selection. Marine Ecology-Progress Series 18: 225-239.
- SCHMITT RJ & SJ HOLBROOK (1984b) Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. Oecologia (Berlin) 63: 6-12.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1979) Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Blume, Madrid.
- TAKAMURA K (1983) Interspecific relationship between two aufwuchs eaters *Petrochromis polyodon* and *Tropheus moorei* (Pisces: Cichlidae) of Lake Tanganyika, with a discussion on the evolution and functions of a symbiotic relationship. Physiological Ecology of Japan 20: 59-69.
- TAMAYO JL (1962) Geografía General de México. Instituto Mexicano de Investigación y Economía, Volumen 1-4, México.
- UNGER PA & WM JR LEWIS (1983) Selective predation with respect to body size in a population of the fish *Xenomelaniris venezuelae* (Atherinidae). Ecology 64 (5): 1136-1144.
- VAN HASSELT MJFM (1979) Relationship between movement and structure in the jaw apparatus of some Labrinae (Pisces, Perciformes). University Leiden.
- VAN OIJEN MJP (1982) Ecological differentiation among the piscivorous Haplochromine Cichlids of Lake Victoria (East Africa). Netherland Journal of Zoology 32 (3): 336-363.
- WERNER EE (1977) Species packing and niche complementary in three sunfishes (Centrarchidae). Ecology 58: 869-876.
- WILLIAMS EE (1972) The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island faune: a trial analysis. pp. 47-89. In Evolutionary Biology 6. Appleton-Century-Crofts, New York.
- WOLDA H (1981) Similarity indices, sample size and diversity. Oecologia 50: 296-302.
- ZIESLER R & GD ARDIZZONE (1979) Las aguas continentales de América Latina. COPESCAL/FAO. Roma.