

## Feeding habits of the snapper *Lutjanus peru* in the central Gulf of California

### Hábitos alimentarios del pargo *Lutjanus peru* en la porción central del golfo de California

María del Pilar Pérez-Rojo<sup>1</sup>, Xchel Gabriel Moreno-Sánchez<sup>1\*</sup>, Emigdio Marín-Enríquez<sup>2</sup>,  
Marina Soledad Irigoyen-Arredondo<sup>3</sup>, Leonardo Andrés Abitia-Cárdenas<sup>1</sup>,  
María del Mar Quiroga-Samaniego<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Pesquerías y Biología Marina, Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur, Mexico.

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias del Mar, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán, Sinaloa, Mexico.

<sup>3</sup> Departamento de Ciencias Marinas y Costeras, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, Mexico.

\* Corresponding author. E-mail: [xchel.moreno@gmail.com](mailto:xchel.moreno@gmail.com)

**ABSTRACT.** A biological basis for survival and development, the diet of fish represents a baseline for research on ecological aspects related to the structure and function of marine communities. This study focused on the feeding habits of the Pacific red snapper, *Lutjanus peru*, in Santa Rosalía, Baja California Sur (Mexico), during August 2016 through October 2017. A total of 403 specimens were analyzed and categorized by sex, sexual maturity, and season. The size interval ranged from 21 to 60 cm total length, and the weight ranged from 195 to 1,920 g. A total of 29 prey items were identified, including fish (13 items), crustaceans (11 items), mollusks (4 items), and tunicates (1 item). According to the index of relative importance, the main prey were *Sardinops sagax* (47.65%), *Nyctiphanes simplex* (38.50%), *Harengula thrissina* (11.21%), Myctophidae (0.68%), and *Benthosema panamense* (0.52%). Prey were consumed in different proportions according to sex ( $F = 2.01$ ,  $P < 0.049$ ), sexual maturity ( $F = 4.99$ ,  $P < 0.001$ ), and season ( $F = 45.52$ ,  $P < 0.001$ ). The trophic width was narrow ( $B_i = 0.16$ ); this was consistent with the Costello graph, which showed the consumption of mainly pelagic-coastal and mesopelagic gregarious prey. The Pacific red snapper in Santa Rosalía functioned as a tertiary consumer. Its opportunistic diet included few highly abundant prey items, and the diet composition differed from that of *L. peru* in other areas of the Gulf of California and the Pacific coast of Mexico.

**Key words:** Lutjanidae, feeding habits, trophic composition, demersal carnivore, opportunist.

**RESUMEN.** Como base de supervivencia y desarrollo, el alimento de los peces representa una línea base para investigaciones sobre aspectos ecológicos relacionados con la estructura y la función de comunidades marinas. El presente estudio se orientó hacia los hábitos alimentarios del huachinango del Pacífico, *Lutjanus peru*, en Santa Rosalía, Baja California sur (México), durante agosto de 2016 hasta octubre de 2017. Un total de 403 especímenes fueron analizados y categorizados de acuerdo con el sexo, la madurez sexual y la estación climática. El intervalo de tallas fue de 21 a 60 cm de longitud total, y el peso varió de 195 a 1,920 g. En total, se identificaron 29 especies presa, incluidos peces (13 ítems), crustáceos (11 ítems), moluscos (4 ítems) y tunicados (1 ítem). De acuerdo con el índice porcentual de importancia relativa, las principales presas fueron *Sardinops sagax* (47.65%), *Nyctiphanes simplex* (38.50%), *Harengula thrissina* (11.21%), Myctophidae (0.68%) y *Benthosema panamense* (0.52%). Las presas fueron consumidas en diferentes proporciones de acuerdo con el sexo ( $F = 2.01$ ,  $P < 0.049$ ), la madurez sexual ( $F = 4.99$ ,  $P < 0.001$ ) y la estación climática ( $F = 45.52$ ,  $P < 0.001$ ). La amplitud trófica fue estrecha ( $B_i = 0.16$ ); esta fue consistente con la gráfica de Costello, la cual mostró un consumo principal sobre presas gregarias de origen pelágico-costero y mesopelágico. El huachinango del Pacífico en Santa Rosalía fue un consumidor terciario. Su alimentación oportunista incluyó pocos, pero abundantes ítems presa, y la composición trófica fue distinta a la de *L. peru* en otras áreas del golfo de California y la costa mexicana del Pacífico.

**Palabras clave:** Lutjanidae, hábitos alimentarios, composición trófica, carnívoro demersal, oportunista.



## INTRODUCTION

Lutjanids are demersal teleost fish found in tropical, subtropical, and temperate waters (Allen 1985). There are 10 lutjanid species on the Pacific coast of Mexico (Zárate-Becerra et al. 2014), of which the Pacific red snapper, *Lutjanus peru* Nichols and Murphy, 1922, is distributed from Mexico to Peru. As juveniles, they usually form small groups that inhabit estuaries, river mouths, and shallow waters. They later undertake a short migration to rocky substrates or reefs, where they grow into the adult stage and then live in aggregations or as solitary individuals (Allen 1985, Fischer et al. 1995, Gallardo-Cabello et al. 2010). Their bathymetric distribution ranges from shallow areas to 80-m depths (Saucedo-Lozano et al. 1999, Espino-Barr et al. 2006, Gallardo-Cabello et al. 2010, Zárate-Becerra et al. 2014).

In Mexico fishing pressure on juvenile and subadult *Lutjanus* spp. is high (Díaz-Uribe 1994, Santamaría and Chavez 1999, Díaz-Uribe et al. 2004, Gallardo-Cabello et al. 2010). Fishery catches fluctuate according to species abundance in the environment; however, *L. peru* is usually fished year-round and is socioeconomically important within the scaly fish category given the high quality and nutritional value of its meat (Díaz-Uribe et al. 2004). Between 1968 and 2010 the states of Baja California Sur, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, and Oaxaca accounted for 90% of the fisheries production for this species (Cruz-Romero et al. 2000, Zárate-Becerra et al. 2014).

From an ecological viewpoint, the Pacific red snapper and its congeners partake in the community bioenergetic dynamics as important carnivores that regulate the density of a wide spectrum of fishes and crustaceans in the demersal environment (Allen 1985, Parrish 1987, Zárate-Becerra et al. 2014). They therefore represent the link between the low and high levels of the food chain (Acero and Garzon 1985, Arreguín-Sánchez and Manickchand-Heileman 1998, Pérez-España 2003). Identifying prey with high taxonomic resolution helps define trophic relationships, trophic levels, feeding strategies, and ontogenetic trophic changes in diet composition (Musseau et al. 2015, Morales and García-Alzate 2016).

It has been observed that the feeding habits of *L. peru* in the mouth of the Gulf of California and southern areas of the Pacific coast of Mexico change according to ontogeny, reproduction, and seasonality (Díaz-Uribe 1994, Santamaría-Miranda et al. 2003, Rojas-Herrera et al. 2004, Moreno Sánchez et al. 2016). These changes have been linked to different energy requirements (Hobson 1968, Abitia-Cárdenas et al. 1997), hunting ability (Hobson 1968), and prey availability (Rojas-Herrera et al. 2004). It seems that this predator does not select specific prey and that its diet is based on prey availability and abundance (Díaz-Uribe 1994, Saucedo-Lozano 1999, Rojas-Herrera et al. 2004). This fact is highly important considering the type of prey constituting

## INTRODUCCIÓN

Los lutjanidos son peces teleósteos demersales que habitan en aguas tropicales, subtropicales y templadas (Allen 1985). Hay 10 especies de lutjanidos en la costa mexicana del Pacífico (Zárate-Becerra et al. 2014), de las cuales el huachinango del Pacífico, *Lutjanus peru* Nichols y Murphy, 1922, se distribuye desde México hasta Perú. Como juveniles, suelen formar pequeños grupos que habitan estuarios, desembocaduras de ríos y aguas someras. Posteriormente, realizan una corta migración a sustratos rocosos o arrecifes, donde alcanzan la etapa adulta y viven en agregaciones o como individuos solitarios (Allen 1985, Fischer et al. 1995, Gallardo-Cabello et al. 2010). Su distribución batimétrica varía desde áreas someras hasta profundidades de 80 m (Saucedo-Lozano et al. 1999, Espino-Barr et al. 2006, Gallardo-Cabello et al. 2010, Zárate-Becerra et al. 2014).

En México, la presión pesquera sobre juveniles y subadultos de *Lutjanus* spp. es alta (Díaz-Uribe 1994, Santamaría y Chavez 1999, Díaz-Uribe et al. 2004, Gallardo-Cabello et al. 2010). Las capturas pesqueras fluctúan según la abundancia de especies en el medio ambiente; sin embargo, *L. peru* generalmente se pesca durante todo el año y es socioeconómicamente importante dentro de la categoría de peces escamosos dada la alta calidad y el valor nutricional de su carne (Díaz-Uribe et al. 2004). Entre 1968 y 2010, los estados de Baja California Sur, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca concentraron el 90% de la producción pesquera de esta especie (Cruz-Romero et al. 2000, Zárate-Becerra et al. 2014).

Desde un punto de vista ecológico, el huachinango del Pacífico y sus congéneres participan en la dinámica bioenergética de la comunidad como importantes carnívoros que regulan la densidad de un amplio espectro de peces y crustáceos en el ambiente demersal (Allen 1985, Parrish 1987, Zárate-Becerra et al. 2014). Por tanto, representan el eslabón entre los niveles bajos y altos de la cadena trófica (Acero y Garzón 1985, Arreguín-Sánchez y Manickchand-Heileman 1998, Pérez-España 2003). Identificar presas con alta resolución taxonómica ayuda a definir relaciones tróficas, niveles tróficos, estrategias alimentarias y cambios tróficos ontogenéticos en la composición de la dieta (Musseau et al. 2015, Morales y García-Alzate 2016).

Se ha observado que los hábitos alimentarios de *L. peru* en la desembocadura del golfo de California y las zonas del sur de la costa mexicana del Pacífico cambian según la ontogenia, la reproducción y la estacionalidad (Díaz-Uribe 1994, Santamaría-Miranda et al. 2003, Rojas-Herrera et al. 2004, Moreno Sánchez et al. 2016). Estos cambios se han relacionado con diferentes requerimientos energéticos (Hobson 1968, Abitia-Cárdenas et al. 1997), la capacidad de caza (Hobson 1968) y la disponibilidad de presas (Rojas-Herrera et al. 2004). Se considera que este depredador no selecciona presas específicas y que su dieta se basa en la disponibilidad y abundancia de presas (Díaz-Uribe 1994, Saucedo-Lozano

its trophic spectrum in the Gulf of California and the Pacific coast of Mexico.

Using the index of relative importance (IRI, %), Moreno-Sánchez et al. (2016) reported that the diet of *L. peru* comprised almost exclusively benthic crustaceans on the continental coast of Sinaloa and pelagic crustaceans in La Paz Bay, Baja California Sur, on the coast of the Baja California Peninsula; both regions are located within the Gulf of California. On the other hand, Díaz-Urbe (1994) also used the IRI and described a diet comprising mainly urochordate colonies and benthic crustaceans around nearby islands in La Paz Bay. In Guerrero, outside the Gulf of California, in the Pacific off southern Mexico, Santamaría-Miranda et al. (2003) and Rojas-Herrera et al. (2004) found high percentages of pelagic coastal fish and benthic crustaceans.

Given the reported variations in the main prey items consumed by *L. peru*, the objective of the present study was to determine the feeding habits of the Pacific red snapper in the central portion of the Gulf of California, Santa Rosalía, Baja California Sur, and compare our results with what has been previously reported for the species. We also corroborated changes in the diet linked to sex, ontogeny, and seasonality.

## MATERIALS AND METHODS

Owing to bathymetry, meridional latitude, and the upwelling system, the Gulf of California exhibits high biodiversity and primary productivity (Wilkinson et al. 2009). The bathymetry of the area consists of a wide platform and coastal lagoons to the east, contrasting the narrow platform and islands on the western side of the Baja California Peninsula (Cartron et al. 2005). Seasonal upwelling events predominate on the continental coast in the winter (December–May) and off the peninsula in the summer (July–October); June and November are transitional months (Roden 1964, Badan-Dagon et al. 1985). These events favor the entrance of nutrient-rich subsurface waters, leading to phytoplankton proliferation and thus large amounts of available food to support the trophic web (Roden 1964, Álvarez-Borrego 2008). This process regulates the abundance, composition, and distribution of coastal mesopelagic and pelagic fish, among others (Avendaño-Ibarra et al. 2013).

Between 20 and 40 Pacific red snapper specimens were obtained monthly from August 2016 through October 2017 (Table S1) near the Port of Santa Rosalía (27°19'45.14" N, 112°15'13.40" W) (Fig. 1). Specimens were caught by the artisanal fishing fleet 5 to 13 nautical miles from shore at 10- to 30-m depths, using outboard motor boats and a net of 15 cm mesh size set for 10–12 h at night. Specimens were frozen and transported to the fish ecology laboratory at the Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, where they were measured (total length) with a fish measuring board ( $\pm 0.5$  cm precision) and weighed (total weight) with a digital scale ( $\pm 0.01$  g precision).

1999, Rojas-Herrera et al. 2004). Este hecho es de suma importancia considerando el tipo de presas que constituyen su espectro trófico en el golfo de California y la costa mexicana del Pacífico.

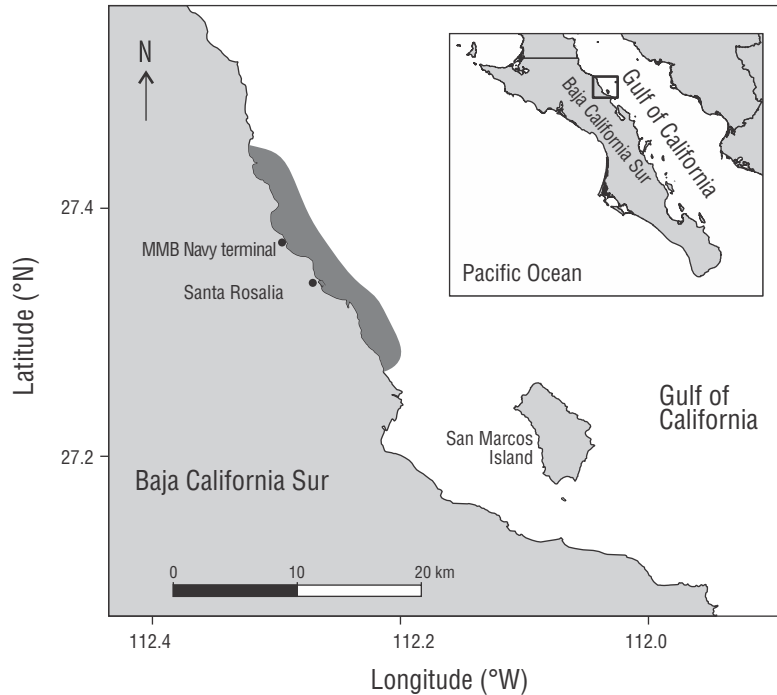
Utilizando el índice de importancia relativa (IIR, %), Moreno-Sánchez et al. (2016) reportaron que la dieta de *L. peru* estuvo compuesta casi exclusivamente por crustáceos bentónicos en la costa continental de Sinaloa y por crustáceos pelágicos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, en la costa de la península de Baja California; ambas regiones están ubicadas dentro del golfo de California. Por otro lado, Díaz-Urbe (1994) también utilizó el IIR y describió una dieta compuesta principalmente por colonias de urocordados y crustáceos bentónicos alrededor de las islas aledañas en la bahía de La Paz. En Guerrero, fuera del golfo de California, en aguas del Pacífico frente al sur de México, Santamaría-Miranda et al. (2003) y Rojas-Herrera et al. (2004) encontraron altos porcentajes de peces costeros pelágicos y crustáceos bentónicos.

Dadas las variaciones reportadas en los principales ítems presa consumidos por *L. peru*, el objetivo del presente estudio fue determinar los hábitos alimentarios del huachinango del Pacífico en la porción central del golfo de California, Santa Rosalía, Baja California Sur, y comparar nuestros resultados con lo que se ha reportado previamente para la especie. También corroboramos cambios en la dieta relacionados con el sexo, la ontogenia y la estacionalidad.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Debido a la batimetría, la latitud meridional y el sistema de surgencia, el golfo de California exhibe una alta biodiversidad y productividad primaria (Wilkinson et al. 2009). La batimetría del área consiste en una plataforma amplia y lagunas costeras al este, lo cual contrasta con la estrecha plataforma y las islas en el lado occidental de la península de Baja California (Cartron et al. 2005). Los eventos de surgencia estacionales predominan en la costa continental en el invierno (diciembre–mayo) y frente a la península en el verano (julio–octubre); junio y noviembre son meses de transición (Roden 1964, Badan-Dagon et al. 1985). Estos eventos favorecen la entrada de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes, lo que conduce a la proliferación de fitoplancton y, por lo tanto, a grandes cantidades de alimento disponible para sustentar la cadena trófica (Roden 1964, Álvarez-Borrego 2008). Este proceso regula la abundancia, composición y distribución de peces pelágicos y mesopelágicos costeros, entre otros (Avendaño-Ibarra et al. 2013).

Se obtuvieron entre 20 y 40 especímenes de huachinango del Pacífico mensualmente desde agosto de 2016 hasta octubre de 2017 (Tabla S1) cerca del puerto de Santa Rosalía (27°19'45.14" N, 112°15'13.40" W) (Fig. 1). Los especímenes fueron capturados por la flota pesquera artesanal a 5–13 millas náuticas de la costa a profundidades de 10 a 30 m, mediante botes con motor fuera de borda y una red con



**Figure 1.** Geographic location of the study area (Santa Rosalía, Baja California Sur, Mexico). The shaded area shows where Pacific red snappers, *Lutjanus peru*, were captured.

**Figura 1.** Ubicación geográfica del área de estudio (Santa Rosalía, Baja California Sur, México). El área sombreada muestra dónde se capturaron los huachinangos del Pacífico, *Lutjanus peru*.

Pacific red snapper specimens were categorized according to sex, sexual maturity, and season. Sex was assigned using Nikolsky's morphochromatic scale (Nikolsky 1963). Trophic categorization based on sexual maturity was explored with a cluster analysis to detect variations in the biomass of prey consumed by each size class. The data were not normal due to an excess of zeroes; the median was used as a measure of distance, and a correlation was used for grouping variables. This analysis was undertaken using the *pvclust* library v.2.2-0 (Suzuki et al. 2019) in the R environment (R Core Team 2020). Because no clear trophic pattern could be detected between size classes and prey biomass (Fig. S1), we decided to discriminate between mature and immature fishes, as per Díaz-Uribe et al. (2004): organisms  $\geq 33$  cm total length were classified as mature and smaller organisms were classified as immature.

To define the seasons sea surface temperature (SST) was obtained from MODIS-AQUA satellite images with 1.1 km resolution, taking into account the quadrant with influence from the artisanal fishing fleet operating in the study area from May 2016 to December 2017, which was delimited by 112.0° W to 112.4° W and 27.2° N to 27.4° N. SST data were obtained from the ERDDAP server of the US National Oceanic and Atmospheric Administration (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/index.html>).

Monthly temperature data were taken and average SST (25.8 °C) was calculated; months above and below the

luz de malla de 15 cm colocada por 10 a 12 h por la noche. Los especímenes fueron congelados y transportados al laboratorio de ecología de peces del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, donde fueron medidos (longitud total) con una tabla para medir peces (precisión de  $\pm 0.5$  cm) y pesados (peso total) con una balanza digital (precisión de  $\pm 0.01$  g).

Los especímenes de huachinango del Pacífico se clasificaron de acuerdo con el sexo, la madurez sexual y la estación climática. El sexo se asignó de acuerdo con la escala morfocromática de Nikolsky (Nikolsky 1963). La categorización trófica basada en la madurez sexual se exploró con un análisis de conglomerados para detectar variaciones en la biomasa de las presas consumidas por cada clase de talla. Los datos no eran normales por el exceso de ceros; se utilizó la mediana como medida de distancia, y se usó una correlación para agrupar las variables. Este análisis se realizó con la biblioteca *pvclust* v.2.2-0 (Suzuki et al. 2019) en el entorno R (R Core Team 2020). Debido a que no se pudo detectar un patrón trófico claro entre las clases de talla y la biomasa de las presas (Fig. S1), decidimos discriminar entre peces maduros e inmaduros, según Díaz-Uribe et al. (2004): los organismos  $\geq 33$  cm de longitud total se clasificaron como maduros y los organismos más pequeños se clasificaron como inmaduros.

Para definir las estaciones climáticas, la temperatura superficial del mar (TSM) se obtuvo de imágenes satelitales MODIS-AQUA con resolución de 1.1 km, y se consideró el cuadrante de influencia de la flota pesquera artesanal que



average value were considered warm and cold, respectively. Two seasons were evident: a cold season (December 2016 and January, February, March, April, May, and December 2017) and a warm season (July, August, September, and October 2016 and July, August, September, and October 2017).

Prey identification was undertaken using a Zeiss Stemi 2000-C stereoscopic microscope, and specialized literature was used to determine each taxonomic group. For fish, the guides by Miller and Jorgensen (1973), Fischer et al. (1995), Díaz-Murillo (2006), and Lowry (2011) were used. For crustaceans and mollusks, the works by Brusca (1980), Morris et al. (1980), and Salgado-Barragan and Hendrickx (2010) were used.

Once prey were identified, minimum sample size was estimated to ensure that the number of analyzed stomachs was sufficient to characterize general diet, diet by sex, sexual maturity, and season. The program EstimateS (Colwell 2009) was used to graph the cumulative prey diversity curves, which are an estimate of prey variability by stomach using the Shannon–Wiener diversity index ( $H'$ ), considering 100 permutations without replacement. The curves gradually reached an asymptote at a specific cumulative number of stomachs, given that prey variability in stomachs was low; this coincided with the point where the coefficient of variation (CV) was 0.05 (Jiménez-Valverde and Hortal 2003, Moreno-Sánchez et al. 2016).

The quantitative importance of each prey species, considering all sampled stomachs, was evaluated using the numerical (%N), gravimetric (%W), and frequency of occurrence (%FO) indices (Hyslop 1980). The same indices were calculated for each category under study (sex, sexual maturity, and season). To avoid bias in the estimates, the indices were integrated into the IRI,  $IRI = (\%N + \%W) \times \%FO$ , proposed by Pinkas et al. (1971) and expressed as a percentage (Cortés 1997) to facilitate comparisons with previous *L. peru* diet studies undertaken in the Gulf of California and the Pacific coast of Mexico:  $\%IRI_i = (100 IRI_i / \sum_{i=1}^n IRI_i)$ .

To test for differences based on the number of prey consumed by Pacific red snappers according to sex (Nikolsky's 1963), sexual maturity (Díaz-Urbe et al. 2004), and season (SST satellite images), and to test for possible trophic differences due to interactions between these categories, a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) with 100 permutations was undertaken, based on the Bray–Curtis dissimilarity metric, applying the adonis function from the *Vegan* 2.2-1 library (Oksanen et al. 2016) in the R 3.0.1 environment. PERMANOVA is a useful technique for evaluating differences in data obtained from different experimental designs, including datasets having excess zeros (Anderson 2017), as is expected in stomach content analyses because different prey types are not always present in all stomachs. It also allows the use of untransformed data, and it is also quite robust when data are nonparametric, like our data (Anderson 2017). The  $R$  statistic ( $-1 > R < 1$ ) resulting from this analysis

operó en el área de estudio de mayo de 2016 a diciembre de 2017, el cual se delimitó por 112.0° W a 112.4° W y 27.2° N a 27.4° N. Los datos de TSM se obtuvieron del servidor ERDDAP de la Oficina Nacional de Administración Oceánica y Atmosférica de los Estados Unidos de América (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/index.html>).

Se tomaron datos mensuales de temperatura y se calculó la TSM promedio (25.8 °C); los meses por encima y por debajo del valor medio se consideraron cálidos y fríos, respectivamente. Se evidenciaron 2 estaciones climáticas: una estación fría (diciembre de 2016 y enero, febrero, marzo, abril, mayo y diciembre de 2017) y una estación cálida (julio, agosto, septiembre y octubre de 2016 y julio, agosto, septiembre y octubre de 2017).

La identificación de presas se realizó con un microscopio estereoscópico Zeiss Stemi 2000-C, y se utilizó literatura especializada para determinar cada grupo taxonómico. Para peces, se usaron las guías de Miller y Jorgensen (1973), Fischer et al. (1995), Díaz-Murillo (2006) y Lowry (2011). Para crustáceos y moluscos, se usaron los trabajos de Brusca (1980), Morris et al. (1980) y Salgado-Barragán y Hendrickx (2010).

Una vez identificadas las presas, se estimó un tamaño mínimo de muestra para asegurar que el número de estómagos analizados fuera suficiente para caracterizar la dieta general y la dieta por sexo, la madurez sexual y la estación climática. Se utilizó el programa EstimateS (Colwell 2009) para graficar las curvas de acumulación de la diversidad de presas, las cuales son una estimación de la variabilidad de presas por estómago con el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ), con 100 permutaciones sin reemplazo. Las curvas alcanzaron gradualmente una asíntota en un número acumulado específico de estómagos, dado que la variabilidad de presas en los estómagos fue baja; esto coincidió con el punto donde el coeficiente de variación (CV) fue de 0.05 (Jiménez-Valverde y Hortal 2003, Moreno-Sánchez et al. 2016).

Considerando todos los estómagos muestreados, la importancia cuantitativa de cada especie presa se evaluó con el índice numérico (%N), el gravimétrico (%W) y el de frecuencia de ocurrencia (%FO) (Hyslop 1980). Se calcularon los mismos índices para cada categoría en estudio (sexo, madurez sexual y estación climática). Para evitar sesgos en las estimaciones, los índices se integraron en el IIR,  $IIR = (\%N + \%W) \times \%FO$ , propuesto por Pinkas et al. (1971) y expresado como porcentaje (Cortés 1997) para facilitar las comparaciones con estudios previos sobre la dieta de *L. peru* realizados en el golfo de California y la costa mexicana del Pacífico:  $\%IRI_i = (100 IRI_i / \sum_{i=1}^n IRI_i)$ .

Para probar diferencias basadas en el número de presas consumidas por huachinangos del Pacífico según el sexo (Nikolsky's 1963), la madurez sexual (Díaz-Urbe et al. 2004) y la estación climática (imágenes de satélite de la TSM), y para probar posibles diferencias tróficas debido a las interacciones entre estas categorías, se realizó un análisis de la

describes the similarity between categories. Values close to 0 indicate no differences and values close to 1 or to -1 indicate differences between the analyzed categories. The probability values created by the *R* statistic were considered significant when  $P \leq 0.05$ .

Levin's index (Krebs 1999) was used to evaluate the trophic width of the Pacific red snapper:

$$B_i = \frac{1}{n-1} \left( \frac{1}{\sum_j p_{ij}^2} - 1 \right) ,$$

where  $B_i$  is the trophic width of predator  $i$ ,  $p_{ij}$  is the proportion of prey  $j$  in the diet of predator  $i$ , and  $n$  is the total number of prey. Because of standardization, this index takes on values from 0 to 1 (Hurlbert 1978). Values below 0.60 are associated with specialist predators (i.e., preference for a few prey), whereas values equal to or above 0.60 indicate that the predator is a generalist and consumes a great number of prey species (Krebs 1999).

The feeding strategy was evaluated using the Costello graphs (1990) modified by Amundsen et al. (1996). These graphs detail the importance and contribution of each prey item to the trophic width on a bidimensional plane. The horizontal axis represents the frequency of occurrence of prey and the vertical axis represents the abundance by number. We deduced whether the predator consumed prey in a homogeneous manner (generalist), whether it showed preference for one or several prey (specialist), or if consumption was mixed, that is, it was characterized by individuals that consumed prey in a generalist manner and individuals that showed trophic specialization (Amundsen et al. 1996).

The equation by Christensen and Pauly (1992) was used to calculate the trophic level (TL) for the Pacific red snapper, considering the different prey found in stomach contents:

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

where  $DC_{ij}$  is the proportion of prey  $j$  in the diet of predator  $i$ ,  $TL_j$  is the TL of prey  $j$ , and  $n$  is the number of groups in the system. The TL for each prey was obtained from Morales-Zárate et al. (2004) and Froese and Pauly (2019).

## RESULTS

A total of 478 Pacific red snappers were captured, 75 (15.7%) of which had empty stomachs (specimens with empty stomachs were not taken into account for any of the analyses). The remaining 403 specimens (84.3%) contained at least 1 prey item; they measured between 21 and 60 cm total length and weighed between 195 and 1,920 g.

A total of 93% of prey comprising the trophic spectrum were identified to the level of genus and species. The diet comprised 29 prey items, including 13 fish, 11 crustaceans,

varianza multivariado basado en permutaciones (PERMANDEVA) con 100 permutaciones, con base en la métrica de disimilitud de Bray-Curtis, aplicando la función adonis de la biblioteca *Vegan* 2.2-1 (Oksanen et al. 2016) en el entorno R 3.0.1. PERMANDEVA es una técnica útil para evaluar las diferencias en los datos obtenidos de diferentes diseños experimentales, incluidos los conjuntos de datos con exceso de ceros (Anderson 2017), como es de esperarse en los análisis de contenido estomacal porque los diferentes tipos de presas no siempre están presentes en todos los estómagos. También permite el uso de datos no transformados, y también es bastante robusto cuando los datos no son paramétricos, como nuestros datos (Anderson 2017). El estadístico  $R$  ( $-1 > R < 1$ ) que resulta de este análisis describe la similitud entre categorías. Valores cercanos a 0 indican que no hay diferencias y valores cercanos a 1 o -1 indican diferencias entre las categorías analizadas. Los valores de probabilidad creados por el estadístico  $R$  se consideraron significativos cuando  $P \leq 0.05$ .

Se utilizó el índice de Levin (Krebs 1999) para evaluar la amplitud trófica del huachinango del Pacífico:

$$B_i = \frac{1}{n-1} \left( \frac{1}{\sum_j p_{ij}^2} - 1 \right) ,$$

donde  $B_i$  es la amplitud trófica del depredador  $i$ ,  $p_{ij}$  es la proporción de la presa  $j$  en la dieta del depredador  $i$ , y  $n$  es el número total de presas. Debido a la estandarización, este índice toma valores de 0 a 1 (Hurlbert 1978). Los valores por debajo de 0.60 están asociados con los depredadores especialistas (i.e., preferencia por pocas presas), mientras que los valores iguales o superiores a 0.60 indican que el depredador es generalista y consume una gran cantidad de especies presa (Krebs 1999).

La estrategia de alimentación se evaluó mediante las gráficas de Costello (1990) modificadas por Amundsen et al. (1996). Estos gráficos detallan la importancia y la contribución de cada ítem presa a la amplitud trófica en un plano bidimensional. El eje horizontal representa la frecuencia de ocurrencia de presas y el eje vertical representa la abundancia por número. Deducimos si el depredador consumía presas de forma homogénea (generalista), si mostraba preferencia por una o varias presas (especialista) o si el consumo era mixto, es decir, si se caracterizaba por individuos que consumían presas de forma generalista e individuos que mostraron especialización trófica (Amundsen et al. 1996).

Se utilizó la ecuación de Christensen y Pauly (1992) para calcular el nivel trófico (NT) del huachinango del Pacífico considerando las diferentes presas encontradas en el contenido estomacal:

$$NT = 1 + \left( \sum_{j=1}^n DC_{ij} \right) (NT_j) ,$$

donde  $DC_{ij}$  es la proporción de la presa  $j$  en la dieta del depredador  $i$ ,  $NT_j$  es el NT de la presa  $j$ , y  $n$  es el número

4 mollusks, and 1 tunicate. The cumulative prey diversity curve, in which all identified taxa were included, showed that the asymptote was reached at 63 stomachs; this showed that the number of analyzed samples was statistically sufficient to characterize the diet of the Pacific red snapper ( $CV \leq 0.05$ ). The minimum sample size to characterize the trophic spectrum by sex (male = 56, female = 54), sexual maturity (immature = 53, mature = 55), and season (cold = 60, warm = 43) was also met (Fig. 2).

Overall, the most important prey by weight were the herrings *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) (%W = 53.32) and *Harengula thrissina* (Valenciennes, 1847) (%W = 18.59), whereas the most important prey by number were the decapod *Nyctiphanes simplex* (Hansen, 1911) (%N = 86.39) and *S. sagax* (%N = 3.68) (Table 1). The most important prey by frequency of occurrence were the herrings *S. sagax* (%FO = 41.68) and *H. thrissina* (%FO = 26.79), and the crustacean *N. simplex* (%FO = 21.09) (Table 1).

Regarding the %IRI, the prey that contributed over 95% to the diet were *S. sagax* (47.65%), *N. simplex* (38.50%), *H. thrissina* (11.21%), fish from the Myctophidae family (0.68%), and *Benthoosema panamense* (Tåning, 1932) (0.52%). The remaining items (24) contributed <5.00% to the diet (Fig. 3).

A total of 174 stomachs from males and 229 stomachs from females were analyzed. The trophic spectrum comprised 22 items, which had different proportional importance in the stomachs of the 2 sexes. In males the most important prey, according to the %IRI, were *S. sagax* (57.27%), *N. simplex* (34.26%), and *H. thrissina* (6.61%), and the secondarily important prey included Myctophidae (0.61%) and *Munida tenella* (Benedict, 1902) (0.35%). In females the most important prey were *N. simplex* (41.63%), *S. sagax* (38.59%), and *H. thrissina* (16.24%), followed by *B. panamense* (0.92%) and Myctophidae (Gill, 1893) (2.62%) (Fig. 3). According to the PERMANOVA, there were significant differences in the diet between males and females (PERMANOVA  $F = 2.01$ ,  $P < 0.049$ ) (Table 2).

Of all analyzed stomachs, 195 belonged to mature specimens. According to the %IRI, the trophic spectrum comprised 17 prey items; the most important prey species were *S. sagax* (74.16%), *H. thrissina* (12.85%), *N. simplex* (7.14%), Myctophidae (2.71%), and *B. panamense* (1.34%). A total of 208 immature organisms were analyzed and 22 prey items were identified. The most important prey according to the %IRI were *N. simplex* (56.36%), *S. sagax* (31.44%), *H. thrissina* (9.97%), *Portunus xantusii* (Stimpson, 1860) (0.53%), and *Triphoturus* spp. (Paxton 1972) (0.37%) (Fig. 3). The PERMANOVA showed that there were significant differences in the trophic spectrum between mature and immature organisms ( $F = 4.99$ ,  $P < 0.001$ ) (Table 2).

A total of 230 stomachs were obtained during the warm season and 22 prey items were identified. The most important items according to the %IRI were *S. sagax* (72.91%),

de grupos en el sistema. El NT para cada presa se obtuvo de Morales-Zárate et al. (2004) y Froese y Pauly (2019).

## RESULTADOS

Se capturaron un total de 478 huachinangos del Pacífico, 75 (15.7%) de los cuales tenían el estómago vacío (los especímenes con el estómago vacío no se tomaron en cuenta para ninguno de los análisis). Los 403 especímenes restantes (84.3%) contenían al menos 1 ítem presa; estos midieron entre 21 y 60 cm de longitud total y pesaban entre 195 y 1,920 g.

Un total del 93% de las presas que compusieron el espectro trófico fueron identificadas a nivel de género y especie. La dieta comprendió 29 ítems presa, incluidos 13 peces, 11 crustáceos, 4 moluscos y 1 tunicado. La curva de acumulación de diversidad de presas, en la que se incluyeron todos los taxones identificados, mostró que la asíntota se alcanzó en 63 estómagos; esto demostró que el número de muestras analizadas fue estadísticamente suficiente para caracterizar la dieta del huachinango del Pacífico ( $CV \leq 0.05$ ). También se cumplió con el tamaño mínimo de muestra para caracterizar el espectro trófico por sexo (macho = 56, hembra = 54), madurez sexual (inmaduro = 53, maduro = 55) y estación climática (fría = 60, cálida = 43) (Fig. 2).

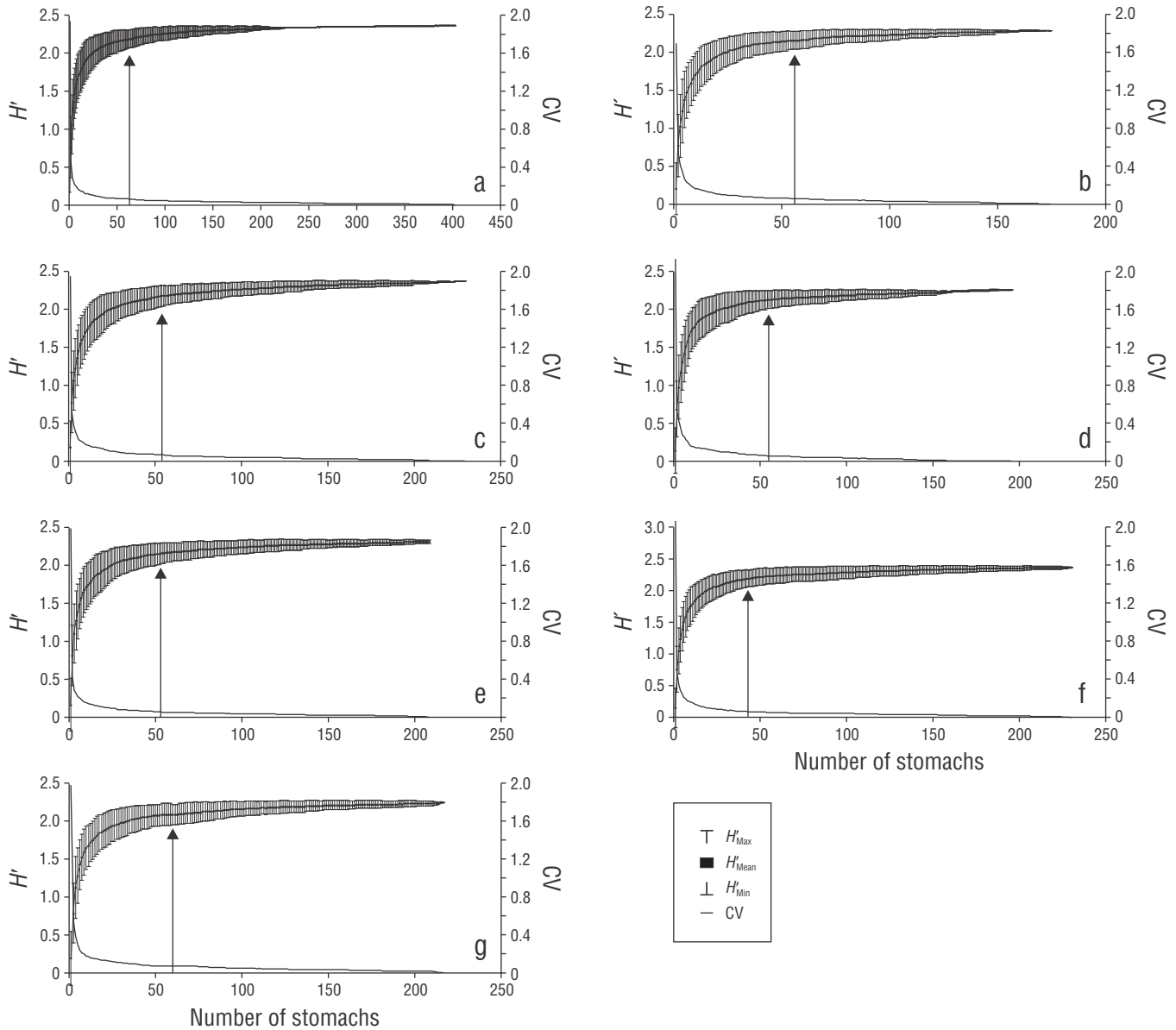
En general, las presas más importantes en peso fueron los arenques *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) (%W = 53.32) y *Harengula thrissina* (Valenciennes, 1847) (%W = 18.59), mientras que las presas más importantes en número fueron el decápodo *Nyctiphanes simplex* (Hansen, 1911) (%N = 86.39) y *S. sagax* (%N = 3.68) (Tabla 1). Las presas más importantes por frecuencia de ocurrencia fueron los arenques *S. sagax* (%FO = 41.68) y *H. thrissina* (%FO = 26.79), y el crustáceo *N. simplex* (%FO = 21.09) (Tabla 1).

En cuanto al %IIR, las presas que aportaron más del 95% a la dieta fueron *S. sagax* (47.65%), *N. simplex* (38.50%), *H. thrissina* (11.21%), peces de la familia Myctophidae (0.68%) y *Benthoosema panamense* (Tåning, 1932) (0.52%). El resto de los ítems (24) contribuyeron <5.00% a la dieta (Fig. 3).

Se analizaron un total de 174 estómagos de machos y 229 estómagos de hembras. El espectro trófico comprendió 22 ítems, los cuales tuvieron diferente importancia proporcional en los estómagos de los 2 sexos. Para los machos, las presas más importantes, según el %IIR, fueron *S. sagax* (57.27%), *N. simplex* (34.26%) y *H. thrissina* (6.61%), y las presas de importancia secundaria incluyeron Myctophidae (0.61%) y *Munida tenella* (Benedict, 1902) (0.35%). En hembras las presas más importantes fueron *N. simplex* (41.63%), *S. sagax* (38.59%) y *H. thrissina* (16.24%), seguidas de *B. panamense* (0.92%) y Myctophidae (Gill, 1893) (2.62%) (Fig. 3). Según el PERMANDEVA, hubo diferencias significativas en la dieta entre machos y hembras (PERMANDEVA  $F = 2.01$ ,  $P < 0.049$ ) (Tabla 2).

*N. simplex* (22.29%), Myctophidae (1.50%), *B. panamense* (1.17%), and *M. tenella* (0.84%). A total of 173 stomachs were obtained during the cold season and 16 items were identified. According to the %IRI, the most important prey items were *H. thrissina* (45.95%), *N. simplex* (45.24%), *S. sagax* (7.74%), *Penaeus* spp. (1) (Burukovsky, 1997) (0.40%), and *Triphoturus* spp. (0.26%) (Fig. 3). The Pacific red snapper fed on significantly different prey in both seasons ( $F = 45.52$ ,  $P < 0.001$ ). There were no significant differences in the diet

De todos los estómagos analizados, 195 pertenecieron a especímenes maduros. Según el %IIR, el espectro trófico comprendió 17 ítems presa; las especies presa más importantes fueron *S. sagax* (74.16%), *H. thrissina* (12.85%), *N. simplex* (7.14%), Myctophidae (2.71%) y *B. panamense* (1.34%). Se analizaron un total de 208 organismos inmaduros y se identificaron 22 ítems presa. Las presas más importantes según el %IIR fueron *N. simplex* (56.36%), *S. sagax* (31.44%), *H. thrissina* (9.97%), *Portunus xantusii*



**Figure 2.** Number of stomachs used to characterize the feeding habits of *Lutjanus peru* in general (a) and by males (b), females (c), mature individuals (d), immature individuals (e), cold season (f), and warm season (g).  $H'$ , Shannon–Wiener diversity; CV, coefficient of variation. The arrow indicates the minimum number of stomachs where the curve reached the asymptote, coinciding with  $CV = 0.05$ .

**Figura 2.** Número de estómagos utilizados para caracterizar los hábitos alimentarios de *Lutjanus peru* en general (a) y por machos (b), hembras (c), individuos maduros (d), individuos inmaduros (e), estación fría (f) y estación cálida (g).  $H'$ , diversidad de Shannon-Wiener; CV, coeficiente de variación. La flecha indica el número mínimo de estómagos donde la curva alcanzó la asíntota, que coincide con  $CV = 0.05$ .



**Table 1.** *Lutjanus peru* prey in Santa Rosalía, Mexico. The values contributed by each prey by number (N), weight (W), and frequency of occurrence (FO) are expressed as absolute values and as percentages. The results of these methods were integrated into the absolute index of relative importance (IRI) and percent index of relative importance (%IRI). The trophic level of the prey (TL) is shown at the end.

**Tabla 1.** Presas de *Lutjanus peru* en Santa Rosalía, México. Los valores aportados por cada presa en número (N), peso (W) y frecuencia de ocurrencia (FO) se expresan en valores absolutos y en porcentajes. Los resultados de estos métodos se integraron en el índice absoluto de importancia relativa (IRI, por sus siglas en inglés) y el índice porcentual de importancia relativa (%IRI). El nivel trófico de la presa (TL) se muestra al final.

Species	N	W	FO	%N	%W	%FO	IRI	%IRI	TL
Mollusca									
Cephalopoda									
Loliginidae									
<i>Loligo</i> spp.	12	39.0	9	0.23	2.08	2.23	5.16	0.10	2.9
Octopodidae									
<i>Octopus</i> spp.	1	1.0	1	0.02	0.05	0.25	0.02	0.00	3.8
Bivalvia									
Veneridae									
<i>Chione</i> spp.	1	0.5	1	0.02	0.03	0.25	0.01	0.00	2.4
Gastropoda									
Columbellidae									
<i>Parvanachis</i> spp.	1	0.5	1	0.02	0.03	0.25	0.01	0.00	2.0
Crustacea									
Malacostraca									
Euphausiidae									
<i>Nyctiphanes simplex</i>	4,463	87.0	85	86.39	4.64	21.09	1,919.92	38.50	2.2
Munidae									
<i>Munida tenella</i>	37	67.5	24	0.72	3.60	5.96	25.68	0.52	2.5
Portunidae									
<i>Portunus xantusii</i>	45	38.0	29	0.87	2.02	7.20	20.84	0.42	2.6
Penaeidae									
<i>Penaeus</i> spp. (1)	117	14.5	10	2.26	0.77	2.48	7.54	0.15	2.6
<i>Penaeus</i> spp. (2)	2	5.5	2	0.04	0.29	0.50	0.16	0.00	2.4
Squillidae									
<i>Squilla bigelowi</i>	2	6.0	2	0.04	0.32	0.50	0.18	0.00	3.3
<i>Squilla tiburonensis</i>	1	2.0	1	0.02	0.11	0.25	0.03	0.00	3.3
Sicyoniidae									
<i>Sicyonia disedwardsi</i>	2	5.0	2	0.04	0.27	0.50	0.15	0.00	2.5
Munidae									
<i>Pleuroncodes planipes</i>	1	0.5	1	0.02	0.03	0.25	0.01	0.00	2.6
Cymothoidae									
<i>Cymothoa exigua</i>	1	0.5	1	0.02	0.03	0.25	0.01	0.00	
Amphipoda	13	14.0	3	0.25	0.75	0.74	0.74	0.01	2.4
Urochordata									
Thaliacea									
Salpidae									
<i>Salpa</i> spp.	10	1.5	2	0.19	0.08	0.50	0.14	0.00	2.0
Vertebrata									

Actinopterygii									
Clupeidae									
<i>Sardinops sagax</i>	190	1,001.0	168	3.68	53.33	41.69	2,376.50	47.66	2.4
<i>Harengula thrissina</i>	117	349.0	108	2.26	18.59	26.80	558.98	11.21	2.9
<i>Opisthonema libertate</i>	5	6.0	1	0.10	0.32	0.25	0.10	0.00	2.9
Myctophidae									
<i>Benthoosema panamense</i>	46	82.0	20	0.89	4.37	4.96	26.10	0.52	3.0
<i>Triphoturus</i> spp.	24	31.0	13	0.46	1.65	3.23	6.83	0.14	3.3
<i>Diaphus</i> spp.	1	0.5	1	0.02	0.03	0.25	0.01	0.00	3.0
Engraulidae									
<i>Engraulis mordax</i>	3	15.0	3	0.06	0.80	0.74	0.64	0.01	2.7
Mugilidae									
<i>Mugil</i> spp.	2	19.5	2	0.04	1.04	0.50	0.53	0.01	2.0
Cirrhitidae									
<i>Cirrhitichthys</i> spp.	2	2.5	2	0.04	0.13	0.50	0.09	0.00	4.0
Triglidae									
<i>Prionotus</i> spp.	2	1.0	2	0.04	0.05	0.50	0.05	0.00	3.5
Scombridae									
<i>Scomber japonicus</i>	1	0.5	1	0.02	0.03	0.25	0.01	0.00	3.0
Pomacentridae									
<i>Chromis atrilobata</i>	1	0.5	1	0.02	0.03	0.25	0.01	0.00	3.4
Crustacean remains	0	10.5	11	0.00	0.56	2.73	1.53	0.03	2.5
Fish remains	0	1.5	3	0.00	0.08	0.74	0.06	0.00	3.0
Total	5,166	1,877.0	403	100.00	100.00		4,986.44	100.00	3.4

resulting from the interaction sex–season ( $F = 1.03$ ,  $P > 0.399$ ), sex–maturity ( $F = 0.79$ ,  $P > 0.596$ ), season–maturity ( $F = 1.65$ ,  $P > 0.099$ ), or sex–season–maturity ( $F = 0.59$ ,  $P > 0.800$ ) (Table 2).

According to Levin's index, the Pacific red snapper had a narrow trophic niche width ( $B_i = 0.16$ ). This behavior was seen in males ( $B_i = 0.14$ ), females ( $B_i = 0.17$ ), mature organisms ( $B_i = 0.12$ ), and immature organisms ( $B_i = 0.17$ ), and in the cold season ( $B_i = 0.08$ ) and the warm season ( $B_i = 0.11$ ). These results were consistent with the feeding strategy represented on a bidimensional plane, which showed that there was alternate consumption of reduced number of prey in general (Fig. 4a) and by category (Fig. 4b–g), mainly pelagic-coastal prey such as *S. sagax*, *H. thrissina*, and *N. simplex*, and mesopelagic prey such as Myctophidae and *B. panamense*.

The graphs also showed the important contribution of other prey to the diet, such as the myctophid fishes *Triphoturus* spp. and the crustaceans *M. tenella*, *Penaeus* spp. (1), and *P. xantusii*. There was little variation in the TL estimated for the Pacific red snapper (3.4); this value was consistent by sex (males = 3.5, females = 3.4), sexual maturity (immature = 3.4, mature = 3.5), and season (cold = 3.4, warm = 3.5).

(Stimpson, 1860) (0.53%) y *Triphoturus* spp. (Paxton 1972) (0.37%) (Fig. 3). El PERMANDEVA mostró que hubo diferencias significativas en el espectro trófico entre organismos maduros e inmaduros ( $F = 4.99$ ,  $P < 0.001$ ) (Tabla 2).

Se obtuvieron un total de 230 estómagos durante la estación cálida y se identificaron 22 ítems presa. Los ítems más importantes según el %IIR fueron *S. sagax* (72.91%), *N. simplex* (22.29%), Myctophidae (1.50%), *B. panamense* (1.17%) y *M. tenella* (0.84%). Se obtuvieron un total de 173 estómagos durante la estación fría y se identificaron 16 ítems. Según el %IIR, las presas más importantes fueron *H. thrissina* (45.95%), *N. simplex* (45.24%), *S. sagax* (7.74%), *Penaeus* spp. (1) (Burukovsky, 1997) (0.40%) y *Triphoturus* spp. (0.26%) (Fig. 3). El huachinango del Pacífico se alimentó de presas significativamente diferentes en ambas estaciones climáticas ( $F = 45.52$ ,  $P < 0.001$ ). No hubo diferencias significativas en la dieta resultantes de la interacción sexo-estación climática ( $F = 1.03$ ,  $P > 0.399$ ), sexo-madurez ( $F = 0.79$ ,  $P > 0.596$ ), estación climática-madurez ( $F = 1.65$ ,  $P > 0.099$ ) o sexo-estación climática-madurez ( $F = 0.59$ ,  $P > 0.800$ ) (Tabla 2).

De acuerdo con el índice de Levin, el huachinango del Pacífico presentó una amplitud de nicho trófico estrecha

## DISCUSSION

The level of detail obtained here on Pacific red snapper (*L. peru*) prey in Santa Rosalía constitutes a necessary baseline for detecting changes in trophic composition. It also provides supporting information regarding dietary changes linked to ontogeny, sex, or seasonality (Musseau et al. 2015, Morales and García-Alzate 2016).

The main prey items identified in the trophic spectrum (90% IRI) were pelagic coastal fish such as the pilchard *S. sagax*, the herring *H. thrissina*, the euphausiid *N. simplex*, and mesopelagic fish of the family Myctophidae, particularly *B. panamense*. In Santa Rosalía, some of these prey have comprised an important part of the stomach contents of the leopard grouper *Mycteroperca rosacea* (Moreno-Sánchez et al. 2019a). The distribution and abundance of these prey is affected throughout the year by seawater temperature and mesoscale oceanographic processes in the Gulf of California (Gómez-Gutiérrez et al. 2010, Avendaño-Ibarra et al. 2013, Inda-Díaz et al. 2014, Contreras-Catala et al. 2015). These parameters can thus affect the trophic spectrum composition of the Pacific red snapper and other demersal predators in Santa Rosalía (Moreno-Sánchez et al. 2019a).

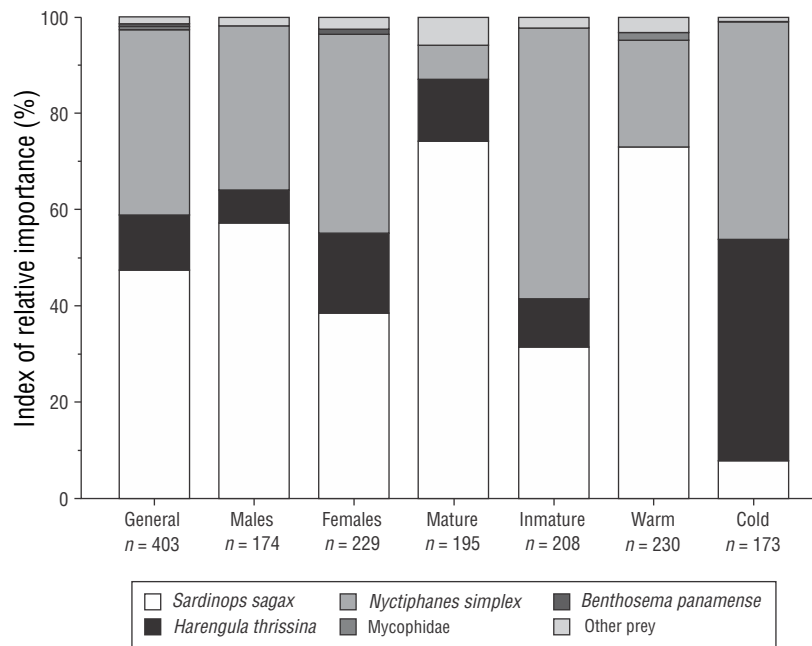
The stomach contents of the Pacific red snapper could provide information on the abundance and/or presence of prey in a given habitat (Santamaría-Miranda et al. 2003). Previous studies have shown that *L. peru* selects the most

( $B_i = 0.16$ ). Este comportamiento se observó en machos ( $B_i = 0.14$ ), hembras ( $B_i = 0.17$ ), organismos maduros ( $B_i = 0.12$ ) y organismos inmaduros ( $B_i = 0.17$ ), y en la estación fría ( $B_i = 0.08$ ) y la estación cálida ( $B_i = 0.11$ ). Estos resultados fueron consistentes con la estrategia de alimentación representada en un plano bidimensional, que mostró que hubo un consumo alternado de un número reducido de presas en general (Fig. 4a) y por categoría (Fig. 4b–g), principalmente presas pelágico-costeras como como *S. sagax*, *H. thrissina* y *N. simplex*, y presas mesopelágicas como Myctophidae y *B. panamense*.

Los gráficos también mostraron la importante contribución de otras presas a la dieta, como los peces mictófidios *Triphoturus* spp. y los crustáceos *M. tenella*, *Penaeus* spp. (1) y *P. xantusii*. Hubo poca variación en el NT estimado para el huachinango del Pacífico (3.4); este valor fue consistente por sexo (machos = 3.5, hembras = 3.4), madurez sexual (inmaduros = 3.4, maduros = 3.5) y estación (fría = 3.4, cálida = 3.5).

## DISCUSIÓN

El nivel de detalle obtenido aquí sobre las presas del huachinango del Pacífico (*L. peru*) en Santa Rosalía constituye una línea de base necesaria para detectar cambios en la composición trófica. También proporciona información de apoyo sobre los cambios en la dieta relacionados con la



**Figure 3.** Index of relative importance of the main prey consumed by *Lutjanus peru* in general and as a function of sex (male or female), sexual maturity (mature or immature), and season (warm or cold) in Santa Rosalía, Mexico.

**Figura 3.** Índice de importancia relativa de las principales presas consumidas por *Lutjanus peru* en general y en función del sexo (macho o hembra), madurez sexual (maduro o inmaduro) y estación climática (cálida o fría) en Santa Rosalía, México.

**Table 2.** Results of the permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) obtained from permutations carried out according to categories and their interactions, to test for significant differences in the diet of the Pacific red snapper, *Lutjanus peru*, in Santa Rosalía (Baja California Sur, Mexico).  $F$  = PERMANOVA test,  $r$  = similarity between groups,  $P$  = probability values.

**Tabla 2.** Resultados del análisis de la varianza multivariado basado en permutaciones (PERMANDEVA) obtenidos de las permutaciones llevadas a cabo según las categorías y sus interacciones para probar si existían diferencias significativas en la dieta del huachinango del Pacífico, *Lutjanus peru*, en Santa Rosalía (Baja California Sur, México).  $F$  = prueba PERMANDEVA,  $r$  = similitud entre grupos,  $P$  = valores de probabilidad.

Categories	$F$	$r$	$P$	Significance at 95% confidence
Sex	2.01	0.004	0.049	yes
Season	45.52	0.100	0.001	yes
Maturity	4.99	0.011	0.001	yes
Sex:season	1.03	0.002	0.399	no
Sex:maturity	0.79	0.001	0.596	no
Season:maturity	1.65	0.003	0.099	no
sex:season:maturity	0.59	0.001	0.800	no

abundant prey (Díaz-Uribe 1994, Saucedo-Lozano 1999, Rojas-Herrera et al. 2004). This type of behavior means that opportunistic fish (Gerking 1994) are different from predators that select prey based on energy optimization, regardless of abundance (Spitz et al. 2010). In the case of the Pacific red snapper, consumption of abundant prey that are mostly gregarious, such as *S. sagax*, *H. thrissina*, *B. panamense*, and *N. simplex* (Ladrón-de-Guevara et al. 2015, Moreno-Sánchez et al. 2019a), would provide important amounts of trophic resources with minimum energy expense for capture and consumption (Stephens and Krebs 1986, Moreno-Sánchez et al. 2016).

According to several reports, fish and crustaceans are the main food source for the red snapper in the Gulf of California and other areas on the Pacific coast of Mexico. The prey species that dominate the red snapper diet vary according to geographic location. The western Pacific coast of Mexico is characterized by a wide platform and rocky reefs (Santamaría and Chavez 1999). Santamaría-Miranda et al. (2003) and Rojas Herrera et al. (2004) showed that off the coast of Guerrero, this predator fed on prey that were particularly abundant, such as the pelagic anchovy *Anchoa ischana* and *Anchoa lucida*, and amphipods of the genus *Lembas* spp. These coastal pelagic prey are different from those found near the peninsula in the present study, possibly due to differences in microhabitats (Moreno et al. 1979, Saucedo-Lozano et al. 1999, Acevedo-Cervantes et al. 2009) and to the biogeographic affinity of the species (Avendaño-Ibarra et al. 2013).

Within the Gulf of California, especially around the islands near Baja California Sur and in the coastal area adjacent to La Paz Bay, Díaz-Uribe (1994) reported that the Pacific red snapper fed on large amounts of urochordates (*Doliolum* spp. and *Salpa* spp.) and crustaceans (*Squilla* spp., *Penaeus* spp.,

ontogenia, el sexo o la estacionalidad (Musseau et al. 2015, Morales y García-Alzate 2016).

Las principales presas identificadas en el espectro trófico (90% IIR) fueron peces costeros pelágicos como la sardina *S. sagax*, el arenque *H. thrissina*, el eufáusido *N. simplex* y peces mesopelágicos de la familia Myctophidae, en particular *B. panamense*. En Santa Rosalía, algunas de estas presas han constituido una parte importante del contenido estomacal de la cabrilla sardinera *Mycteroperca rosacea* (Moreno-Sánchez et al. 2019a). La distribución y abundancia de estas presas se ve afectada a lo largo del año por la temperatura del agua de mar y los procesos oceanográficos de mesoescala en el golfo de California (Gómez-Gutiérrez et al. 2010, Avendaño-Ibarra et al. 2013, Inda-Díaz et al. 2014, Contreras-Catala et al. 2015). Estos parámetros pueden afectar la composición del espectro trófico del huachinango del Pacífico y otros depredadores demersales en Santa Rosalía (Moreno-Sánchez et al. 2019a).

El contenido estomacal del huachinango del Pacífico podría brindar información sobre la abundancia y/o la presencia de presas en un hábitat determinado (Santamaría-Miranda et al. 2003). Estudios previos han demostrado que *L. peru* selecciona las presas más abundantes (Díaz-Uribe 1994, Saucedo-Lozano 1999, Rojas-Herrera et al. 2004). Este tipo de comportamiento significa que los peces oportunistas (Gerking 1994) son diferentes de los depredadores que seleccionan presas en función de la optimización energética, independientemente de la abundancia (Spitz et al. 2010). En el caso del huachinango del Pacífico, el consumo de presas abundantes y en su mayoría gregarias, como *S. sagax*, *H. thrissina*, *B. panamense* y *N. simplex* (Ladrón-de-Guevara et al. 2015, Moreno-Sánchez et al. 2019a), proporcionaría cantidades importantes de recursos tróficos con un gasto

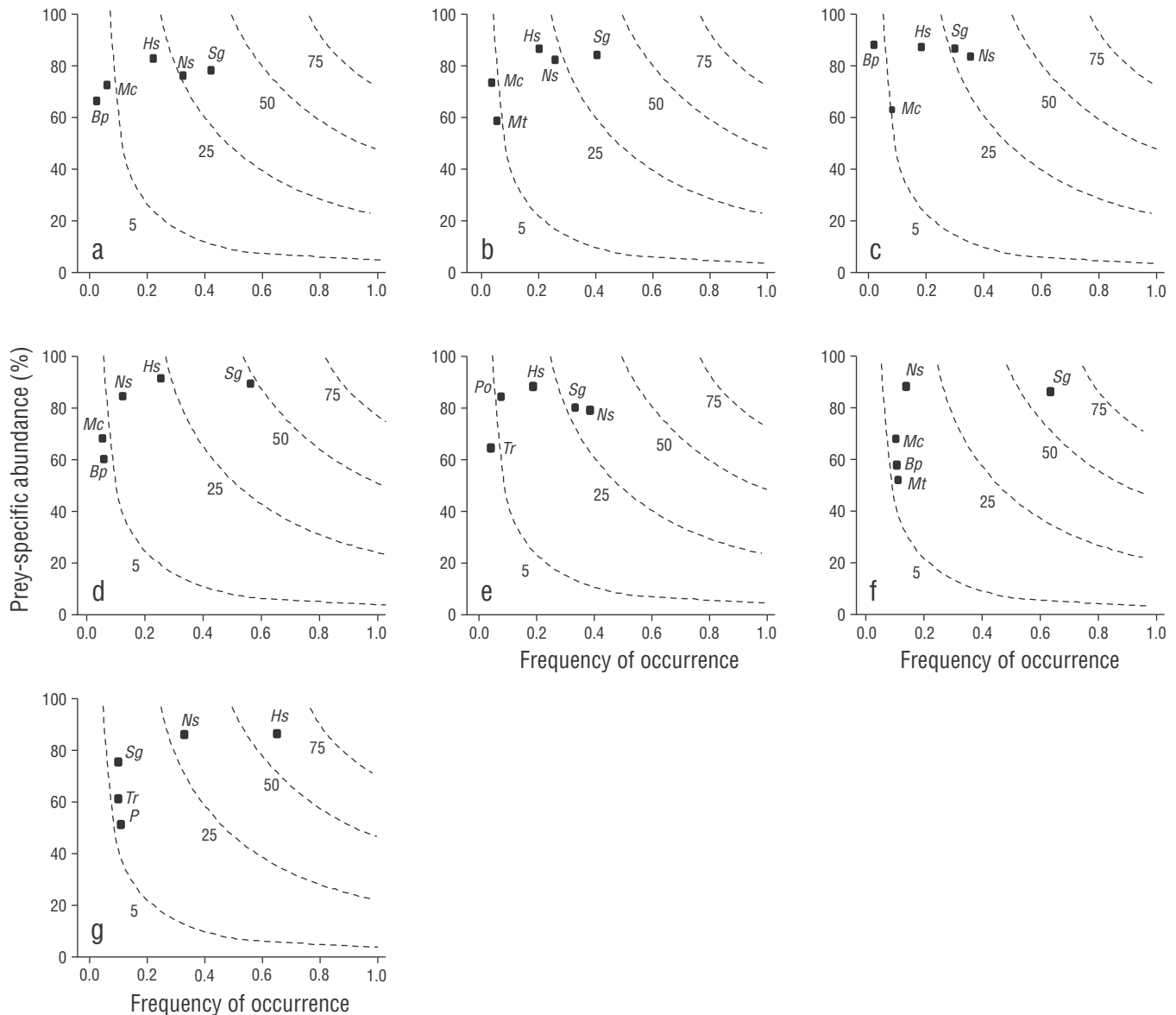


and *Callinectes* spp.). In general, rocky substrate and coral reefs increase abundance and diversity around the islands of the Gulf of California (Alvarez-Filip et al. 2006, Barjau et al. 2012). Urochordates seem to be important prey for several predators at these sites (Díaz-Urbe 1994, Aguilar-Mora 2009).

Moreno-Sánchez et al. (2016) reported that there was a large proportion of pelagic crustaceans (*Penaeus californiensis*,

energético mínimo para su captura y consumo (Stephens y Krebs 1986, Moreno-Sánchez et al. 2016).

De acuerdo con varios reportes, los peces y los crustáceos son la principal fuente de alimento del huachinango en el golfo de California y otras zonas de la costa mexicana del Pacífico. Las especies presa que dominan la dieta del huachinango varían según la ubicación geográfica. La costa mexicana del Pacífico occidental se caracteriza por una amplia



**Figure 4.** Costello graphs, which are 2-dimensional representations of food resources, in general (a) and by males (b), females (c), mature individuals (d), immature individuals (e), cold season (f), and warm season (g). Abbreviations denote the first 5 and most important food items: (Sg) *Sardinops sagax*, (Ns) *Nyctiphanes simplex*, (Hs) *Harengula thrissina*, (Mc) Myctophidae, (Bp) *Benthoesema panamense*, (Mt) *Munida tenella*, (Po) *Portunus xantusii*, (P) *Penaeus* spp. (1), and (Tr) *Triphoturus* spp.

**Figura 4.** Gráficas de Costello, las cuales son representaciones bidimensionales de los recursos alimentarios, en general (a) y por machos (b), hembras (c), individuos maduros (d), individuos inmaduros (e), estación fría (f) y estación cálida (g). Las abreviaturas indican los primeros 5 ítems alimentarios y los más importantes: (Sg) *Sardinops sagax*, (Ns) *Nyctiphanes simplex*, (Hs) *Harengula thrissina*, (Mc) Myctophidae, (Bp) *Benthoesema panamense*, (Mt) *Munida tenella*, (Po) *Portunus xantusii*, (P) *Penaeus* spp. (1) y (Tr) *Triphoturus* spp.

*Pleuroncodes planipes*, Myodocopida gen spp.) and a smaller proportion of cephalopods (*Loligo* spp.) in the diet of *L. peru* in a coastal area of La Paz Bay. These authors also observed that the diet of this predator differed by habitat between La Paz (peninsula) and Sinaloa (continental coast), because in Sinaloa there is a wide platform, sandy substrate, mangroves, and coastal lagoons, which are crucial for the presence of benthic prey, whereas in the area near the peninsula the platform is narrow, the substrate is rocky, and there is seasonal upwelling, which favors pelagic prey. This coincides with the results of the present study, as the most important prey in the trophic spectrum were pelagic.

Significant variations were also detected when taking into account sex, ontogeny, and seasonality in Santa Rosalía. Considering only the main prey, females consumed different percentages (%IRI) of crustaceans (41.63%) and fish (56.57%) compared to males (crustaceans = 34.62%, fish = 64.49%). The caloric content per unit of wet weight is lower in crustaceans than in fish; however, the energetic cost due to capture and ingestion of crustaceans is lower. If crustaceans were consumed in large amounts, this would compensate for their low caloric content (Díaz-Uribe 1994). In general, the stomachs of Pacific red snapper females (6,089 kg, 95 g) were heavier and contained greater crustacean biomass than those of males (4,806 kg, 74 g). The higher energy demand of snapper females is apparently linked to reproduction (Schwartzkopf and Cowan 2017).

There was an important change in diet with sexual maturity (Table 2). These differences were not evident in the cluster analysis (Fig. S1), but were observed with the PERMANOVA. This is because the PERMANOVA was more efficient and robust in detecting differences between data matrices with many zeroes (Anderson 2017) and in detecting small differences in the proportion of prey biomass between Pacific red snapper size classes. Although we should have observed a pattern of greater prey biomass at larger snapper sizes, it was not the case in this study (Fig. S1), possibly because the degree of prey digestion (moderate to high) was similar in all size categories. This has also been reported for other carnivorous predators (Lagler et al. 1984, Moreno-Sánchez et al. 2019b).

Trophic differences between maturity stages have been previously reported for the Pacific red snapper. This predator has shown higher consumption of small and abundant crustaceans in its earlier life stages, and of fish as it increases in size (Saucedo-Lozano et al. 1999, Rojas-Herrera and Chiappa-Carrara 2002, Santamaría et al. 2003, Moreno-Sánchez et al. 2016). This difference in the diet has been observed for the 2 maturity stages, and for other predatory fish during these life stages. They direct their efforts to catching specific prey depending on their mandibular morphology, hunting abilities, energetic requirements, and/or habitat changes (Hobson 1968, Gerking 1994, Abitia-Cárdenas et al. 1997, Musseau et al. 2015).

plataforma y arrecifes rocosos (Santamaría y Chávez 1999). Santamaría-Miranda et al. (2003) y Rojas Herrera et al. (2004) mostraron que, frente a las costas de Guerrero, este depredador se alimentaba de presas particularmente abundantes, como la anchoa pelágica *Anchoa ischana* y *Anchoa lucida*, y anfípodos del género *Lembas* spp. Estas presas pelágicas costeras son diferentes a las encontradas cerca de la península en el presente estudio, posiblemente debido a diferencias en los microhábitats (Moreno et al. 1979, Saucedo-Lozano et al. 1999, Acevedo-Cervantes et al. 2009) y a la afinidad biogeográfica de las especies (Avendaño-Ibarra et al. 2013).

Dentro del golfo de California, especialmente alrededor de las islas cercanas a Baja California Sur y en la zona costera adyacente a la bahía de La Paz, Díaz-Uribe (1994) reportó que el huachinango del Pacífico se alimentaba de grandes cantidades de urocordados (*Doliolum* spp. y *Salpa* spp.) y crustáceos (*Squilla* spp., *Penaeus* spp. y *Callinectes* spp.). En general, el sustrato rocoso y los arrecifes de coral aumentan la abundancia y la diversidad alrededor de las islas del golfo de California (Álvarez-Filip et al. 2006, Barjau et al. 2012). Los urocordados parecen ser presas importantes para varios depredadores en estos sitios (Díaz-Uribe 1994, Aguilar-Mora 2009).

Moreno-Sánchez et al. (2016) reportaron que había una gran proporción de crustáceos pelágicos (*Penaeus californiensis*, *Pleuroncodes planipes*, Myodocopida gen spp.) y una menor proporción de cefalópodos (*Loligo* spp.) en la dieta de *L. peru* en una zona costera de la bahía de La Paz. Estos autores también observaron que la dieta de este depredador difería entre los hábitats de La Paz (península) y Sinaloa (costa continental), debido a que en Sinaloa existe una plataforma amplia, sustrato arenoso, manglares y lagunas costeras, que son cruciales para la presencia de presas bentónicas, mientras que en la zona próxima a la península, la plataforma es estrecha, el sustrato es rocoso y existe surgencia estacional, lo que favorece a las presas pelágicas. Esto coincide con los resultados del presente estudio, ya que las presas más importantes en el espectro trófico fueron pelágicas.

También se detectaron variaciones significativas al tomar en cuenta el sexo, la ontogenia y la estacionalidad en Santa Rosalía. Considerando solo las presas principales, las hembras consumieron diferentes porcentajes (%IIR) de crustáceos (41.63%) y peces (56.57%) en comparación con los machos (crustáceos = 34.62%, peces = 64.49%). El contenido calórico por unidad de peso húmedo es menor en los crustáceos que en el pescado; sin embargo, el gasto energético por captura e ingestión de crustáceos es menor. Si los crustáceos se consumieran en grandes cantidades, esto compensaría su bajo contenido calórico (Díaz-Uribe 1994). En general, los estómagos de las hembras de huachinango del Pacífico (6,089 kg, 95 g) eran más pesados y contenían mayor biomasa de crustáceos que los de los machos (4,806 kg, 74 g). La mayor demanda de energía de las

There were also significant differences in feeding between seasons. In particular, summer upwelling (Cotero-Altamirano et al. 2015) and the closeness of Santa Rosalía to important productivity and prey dispersion centers, such as the large islands in the Gulf of California (Martínez-Zavala et al. 2010), could influence the abundance of gregarious species such as *S. sagax* and *B. panamense* (Avendaño-Ibarra et al. 2013, Inda-Díaz et al. 2014, Cotero-Altamirano et al. 2015). The presence of these prey in the stomach contents of Pacific red snappers during the warm season coincides with the greatest commercial catches (259,791 t for *S. sagax*) (Lanz et al. 2008, Martínez-Zavala et al. 2010, López-Serrano 2018) and maximum abundances (20,954 individuals per 1,000 m<sup>3</sup> for *B. panamense*) of these species (Santana-Iturrios et al. 2013). In the present study, the weight in grams of Pacific red snapper prey was greater in the summer, coinciding with what was found by Díaz-Urbe (1994) for the same species in La Paz Bay.

During the cold season, primary productivity levels in the Gulf of California are high (Lavín and Marinone 2003, Álvarez-Borrego 2008), and there are vertical migratory movements of euphausiids to the surface of the water column, where they form dense aggregations (Gómez-Gutiérrez et al. 2010). In particular, *N. simplex* plays an important trophodynamic role. Its calculated abundance is >1,000 individuals per 1,000 m<sup>3</sup> in the productive areas of the Gulf of California (Martínez-Gómez 2009), with maximum values in winter (Mendoza-Portillo 2013). This could explain the high presence of this type of prey in Pacific red snapper stomachs in the cold season. During the same season, *H. thrissina* was also an important trophic resource, as was *Lutjanus argentiventris* and *M. rosacea* in the southern portion of the peninsula (Vázquez-Sánchez 2005, Moreno-Sánchez et al. 2019a).

Regarding trophic width, 29 prey items were identified in the stomach contents of the Pacific red snapper. Parrish (1987) described the Pacific red snapper as a generalist predator having a wider trophic spectrum than other demersal fish families (e.g., serranids). However, although numerous prey could be identified in the trophic spectrum of this predator, only a reduced number of prey were consumed in large amounts in the Gulf of California and the Pacific coast of Mexico (Díaz-Urbe 1994, Santamaría-Miranda et al. 2003, Moreno-Sánchez et al. 2016). This pattern was also observed in this study, with low values of Levin's index; it was also reflected in the bidimensional representation of the feeding strategy (Costello graph), where 5 prey species were the main items in the diet of the Pacific red snapper and provided over 90% (%IRI) to the diet in general, by sex, by sexual maturity, and by season. All this evidence suggests an opportunistic pattern in the diet of the Pacific red snapper, which changes to take advantage of the most abundant and available resources in a given time and habitat. This behavior has already been reported in other studies (Yáñez-Arancibia and Nugent 1977, Moreno-Sánchez et al. 2016).

hembras de huachinango parece asociarse con la reproducción (Schwartzkopf y Cowan 2017).

Hubo un cambio importante en la dieta con la madurez sexual (Tabla 2). Estas diferencias no fueron evidentes en el análisis de conglomerados (Fig. S1), pero se observaron con el PERMANDEVA. Esto se debe a que el PERMANDEVA fue más eficiente y robusto para detectar diferencias entre matrices de datos con muchos ceros (Anderson 2017) y para detectar pequeñas diferencias en la proporción de biomasa de presas entre las clases de talla del huachinango del Pacífico. Aunque deberíamos haber observado un patrón de mayor biomasa de presas en los huachinangos de mayor tamaño, no fue el caso en este estudio (Fig. S1), posiblemente porque el grado de digestión de la presa (moderado a alto) fue similar en todas las categorías de talla. Esto también se ha reportado para otros depredadores carnívoros (Lagler et al. 1984, Moreno-Sánchez et al. 2019b).

Anteriormente, se han reportado diferencias tróficas entre las etapas de madurez para el huachinango del Pacífico. Este depredador ha mostrado un mayor consumo de crustáceos pequeños y abundantes en sus etapas tempranas de vida y de peces conforme incrementa de tamaño (Saucedo-Lozano et al. 1999, Rojas-Herrera y Chiappa-Carrara 2002, Santamaría et al. 2003, Moreno-Sánchez et al. 2016). Esta diferencia en la dieta se ha observado para las 2 etapas de madurez y para otros peces depredadores durante estas etapas de vida. Estos dirigen su esfuerzo a capturar presas específicas dependiendo de la morfología de su mandíbula, sus habilidades de caza, sus requerimientos energéticos y/o los cambios de hábitat (Hobson 1968, Gerking 1994, Abitia-Cárdenas et al. 1997, Musseau et al. 2015).

También hubo diferencias significativas en la alimentación entre estaciones climáticas. En particular, la surgencia estival (Cotero-Altamirano et al. 2015) y la cercanía de Santa Rosalía a importantes centros de productividad y de dispersión de presas, como las grandes islas del golfo de California (Martínez-Zavala et al. 2010), podrían influir en la abundancia de especies gregarias como *S. sagax* y *B. panamense* (Avendaño-Ibarra et al. 2013, Inda-Díaz et al. 2014, Cotero-Altamirano et al. 2015). La presencia de estas presas en el contenido estomacal de los huachinangos del Pacífico durante la estación cálida coincide con las mayores capturas comerciales (259,791 t para *S. sagax*) (Lanz et al. 2008, Martínez-Zavala et al. 2010, López-Serrano 2018) y abundancias máximas (20,954 individuos por 1,000 m<sup>3</sup> para *B. panamense*) de estas especies (Santana-Iturrios et al. 2013). En el presente estudio, el peso en gramos de las presas del huachinango del Pacífico fue mayor en el verano, lo cual coincide con lo encontrado por Díaz-Urbe (1994) para la misma especie en la bahía de La Paz.

Durante la estación fría, los niveles de productividad primaria en el golfo de California son altos (Lavín y Marinone 2003, Álvarez-Borrego 2008), y se producen movimientos migratorios verticales de euphausiidos hacia la superficie de la columna de agua, donde forman densas agregaciones

According to the TL obtained for the Pacific red snapper in Santa Rosalía (TL = 3.4), this species could be classified as a tertiary consumer, as has been reported for other snapper species in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea off Colombia (TL = 3.4–4.6). If the populations of these ecologically important predators were affected, there could be immediate impacts on the ecosystem, depending on the TL they occupy in different habitats (Acero and Garzon 1985, Arreguín-Sánchez and Manickchand-Heileman 1998, Pérez-España 2003, García and Contreras 2011).

In general, we conclude that the Pacific red snapper was an opportunist demersal carnivorous predator in Santa Rosalía, whose trophic spectrum comprised fish and crustaceans that were abundant in the area, particularly coastal pelagic species (*S. sagax*, *H. thrissina*, *N. simplex*) and mesopelagic species (*B. panamense* and other myctophids). This trophic spectrum was different in composition when compared to snappers in other areas of the Gulf of California and the Pacific coast of Mexico.

#### ACKNOWLEDGMENTS

All authors are grateful to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, Mexico), the Sistema Nacional de Investigadores, and the Secretaría de Investigación y Posgrado at the Instituto Politécnico Nacional (IPN), and for funding through the projects 20196721, 20201105, and 20200266. XGMS and LAAC are thankful for support received from IPN through the Comisión de Operación and Fomento de Actividades Académicas and Estímulos al Desempeño de los Investigadores. EME is grateful for support received from CONACYT and the Facultad de Ciencias Marinas at the Universidad Autónoma de Sinaloa through the Cátedras program (project No. 2137). MSIA thanks the Universidad Autónoma de Baja California Sur for a postdoctoral scholarship through the “Estancias Posdoctorales por México 2021” project. The corresponding author declares on behalf of all authors that there are no conflicts of interest.

#### REFERENCES

- Abitia-Cárdenas LA, Galván-Magaña F, Rodríguez-Romero J. 1997. Food habits and energy values of prey of striped marlin *Tetrapturus audax* (Philipi, 1887) off the coast of México. *Fish Bull.* 95:360–368.
- Acero AP, Garzón JF. 1985. Los pargos (Pisces: Perciformes: Lutjanidae) del Caribe colombiano. *Actual Biol.* 14(53):89–99.
- Acevedo-Cervantes A, López-Martínez J, Herrera-Valdivia E, Rodríguez-Romero J. 2009. Análisis de la abundancia, dominancia y diversidad de la comunidad de peces demersales de profundidad de 90 a 540 metros en el Golfo de California, México. *Interciencia.* 34(9):660–665.
- Aguiar-Mora F. 2009. Dieta natural de *Megathura crenulata* (Sowerby, 1825) en arrecifes rocosos de la costa Pacífica de Baja California Sur, México [BSc thesis]. [Morelia, Mexico]: Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 63 p.
- (Gómez-Gutiérrez et al. 2010). En particular, *N. simplex* juega un papel trófodinámico importante. Su abundancia calculada es >1,000 individuos por 1,000 m<sup>3</sup> en las zonas productivas del golfo de California (Martínez-Gómez 2009), con valores máximos en invierno (Mendoza-Portillo 2013). Esto podría explicar la alta presencia de este tipo de presas en los estómagos del huachinango del Pacífico en la época de frío. Durante la misma estación climática, *H. thrissina* también fue un recurso trófico importante, al igual que *Lutjanus argentiventris* y *M. rosacea* en la parte sur de la península (Vázquez-Sánchez 2005, Moreno-Sánchez et al. 2019a).
- En cuanto a la amplitud trófica, se identificaron 29 presas en el contenido estomacal del huachinango del Pacífico. Parrish (1987) describió al huachinango del Pacífico como un depredador generalista que tiene un espectro trófico más amplio que otras familias de peces demersales (e.g., serránidos). Sin embargo, aunque se pudieron identificar numerosas presas en el espectro trófico de este depredador, solo un reducido número de presas fueron consumidas en grandes cantidades en el golfo de California y la costa mexicana del Pacífico (Díaz-Urbe 1994, Santamaría-Miranda et al. 2003, Moreno-Sánchez et al. 2016). Este patrón también se observó en este estudio, con valores bajos del índice de Levin; también se reflejó en la representación bidimensional de la estrategia de alimentación (gráfica de Costello), donde 5 especies presa fueron los principales items en la dieta del huachinango del Pacífico y aportaron más del 90% (%IIR) a la dieta en general, por sexo, por madurez sexual y por estación climática. Toda esta evidencia sugiere un patrón oportunista en la dieta del huachinango del Pacífico, que cambia para aprovechar los recursos más abundantes y disponibles en un tiempo y hábitat dado. Este comportamiento ya ha sido reportado en otros estudios (Yáñez-Arancibia y Nugent 1977, Moreno-Sánchez et al. 2016).
- De acuerdo con el NT obtenido para el huachinango del Pacífico en Santa Rosalía (NT = 3.4), esta especie podría clasificarse como un consumidor terciario, tal como se ha reportado para otras especies de huachinango en el golfo de México y el mar Caribe frente a Colombia (NT = 3.4–4.6). Si las poblaciones de estos depredadores de importancia ecológica se vieran afectadas, podría haber impactos inmediatos sobre el ecosistema dependiendo del NT que ocupen en los diferentes hábitats (Acero y Garzón 1985, Arreguín-Sánchez y Manickchand-Heileman 1998, Pérez-España 2003, García y Contreras 2011).
- En general, concluimos que el huachinango del Pacífico en Santa Rosalía era un depredador carnívoro demersal oportunista, cuyo espectro trófico comprendió peces y crustáceos que eran abundantes en el área, particularmente especies pelágicas costeras (*S. sagax*, *H. thrissina*, *N. simplex*) y especies mesopelágicas (*B. panamense* y otros mictófidios). En comparación, la composición de este espectro trófico difiere del de los huachinangos en otras áreas del golfo de California y la costa mexicana del Pacífico.



- Allen G. 1985. Snappers of the world an annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date. FAO Fish. Synop. 125(6):1–208.
- Álvarez-Borrego S. 2008. Oceanografía de la región de las grandes islas. In: Danemann GD, Ezcurra E (eds.), Bahía de los Angeles: recursos naturales and comunidad. Línea base 2007. San Diego (CA): SEMARNAT, INE, Pronatura Noroeste A.C., San Diego Natural History Museum. p. 45–65.
- Alvarez-Filip L, Reyes-Bonilla H, Calderon-Aguilera LE. 2006. Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Mar Ecol.* 27(3):253–262. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00108.x>
- Amundsen PA, Gabler HM, Staldivik FJ. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *J Fish Biol.* 48(4):607–614. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01455.x>.
- Anderson MJ. 2017. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). Chichester (UK): John Wiley & Sons, Ltd. p.1–15. <http://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>
- Arreguín-Sánchez F, Manickchand-Heileman S. 1998. The trophic role of lutjanid fish and impacts of their fisheries in two ecosystems in the Gulf of Mexico. *J Fish Biol.* 53(Suppl. A):143–153. <https://dx.doi.org/10.1006/jfbi.1998.0802>
- Avendaño-Ibarra R, Godínez-Domínguez E, Aceves-Medina G, González-Rodríguez E, Trasviña A. 2013. Fish larvae response to biophysical changes in the Gulf of California, Mexico (winter-summer). *J Mar Biol.* 2013:1–17. <https://doi.org/10.1155/2013/176760>
- Badan-Dangon A, Koblinsky CJ, Baumgartner T. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: observations of surface thermal pattern. *Oceanol Acta.* 8(1):13–22.
- Barjau E, Rodríguez-Romero J, Galván F, Gutiérrez F, López J. 2012. Estructura temporal y espacial de la comunidad de peces arrecifales de la Isla San José, Golfo de California, México. *Rev Biol Trop.* 60(2):649–667. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.3957>
- Brusca RC. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. 2nd ed. Tucson (AZ): University of Arizona Press. 513 p.
- Cartron JL, Ceballos G, Felger RS. 2005. Biodiversity, ecosystems and conservation in northern México. Oxford (NY): Oxford University Press. p. 179–203.
- Christensen V, Pauly D. 1992. Ecopath II – a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol Model.* 61:169–185. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8)
- Colwell RK. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. V. 8.2. [place unknown]: [publisher unknown]; accessed 2019 Feb 01. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Contreras-Catala F, Sánchez-Velasco L, Beier E, Godínez VM. 2015. Efectos de un remolino de mesoescala sobre la distribución de larvas de peces mesopelágicas en el Golfo de California = Effects of a mesoscale eddy on the distribution of mesopelagic fish larvae in the Gulf of California. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 50(3):575–582. <https://doi.org/10.4067/s0718-19572015000400014>
- Cortés E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can J Fish Aquat Sci.* 54(3):726–738. <http://doi.org/10.1139/f96-316>
- Costello MJ. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *J Fish Biol.* 36(2):261–263. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05601.x>
- AGRADECIMIENTOS**
- Todos los autores agradecen al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México), al Sistema Nacional de Investigadores y a la Secretaría de Investigación y Posgrado del Instituto Politécnico Nacional (IPN), y el financiamiento a través de los proyectos 20196721, 20201105 y 20200266. XGMS y LAAC agradecen el apoyo recibido del IPN a través de la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas y Estímulos al Desempeño de los Investigadores. EME agradece el apoyo recibido de CONACYT y la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Sinaloa a través del programa Cátedras (proyecto No. 2137). MSIA agradece a la Universidad Autónoma de Baja California Sur la beca posdoctoral a través del proyecto “Estancias Posdoctorales por México 2021”. El autor de correspondencia declara en nombre de todos los autores que no existen conflictos de intereses.
- 
- Cotero-Altamirano CE, Valles-Ríos H, Venegas B. 2015. Biología reproductiva de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax* de la costa occidental de Baja California, México. *Cienc Pesq.* 23(2):25–43.
- Cruz-Romero M, Espino-Barr E, Del Monte-Luna P, García-Boa A, Ayala-Cortés A, González-Ruiz JJ, Sánchez-González S. 2000. Huachinango del Pacífico. In: Cisneros-Mata MÁ, Beléndez LM (eds.), Sustentabilidad y Pesca Responsable en México. Evaluación and Manejo 1999-2000. Mexico: INP-SEMARNAP. p. 297–326.
- Díaz-Murillo BP. 2006. Catálogo de otolitos de peces marinos de las costas adyacentes a Baja California Sur, México [BSc thesis]. [La Paz (BCS)]: Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). 166 p.
- Díaz-Urbe JG. 1994. Análisis trofodinámico del huachinango, *Lutjanus peru*, en las bahías de la Paz and la Ventana. BCS México. Ensenada (México): Centro de Investigación Científica and de Educación Superior. 57 p.
- Díaz-Urbe JG, Chávez EA, Elorduy-Garay JF. 2004. Assessment of the Pacific red snapper (*Lutjanus peru*) fishery in the southwestern Gulf of California = Evaluación de la pesquería del huachinango (*Lutjanus peru*) en el suroeste del Golfo de California. *Cienc Mar.* 30(4):561–574. <https://doi.org/10.7773/cm.v30i4.342>
- Espino-Barr E, Hernández-Montaña D, Cabrera-Mancilla E, Gutiérrez-Zavala RM, Gil-López HA, Cabral-Solis EG, García-Boa A, Meléndez C, Puente-Gómez M, Romero-Acosta C. 2006. Huachinango del Pacífico Sur. In: Arreguín-Sánchez F, Beléndez-Moreno L, Meléndez-Gómez I, Solana-Sansores R, Rancel-Dávalos C (eds.), Sustentabilidad y pesca responsable en México. Evaluación y manejo. Mexico: INPSAGARPA. p. 101–129.
- Fischer W, Krupp F, Schneider W, Sommer C, Carpenter KE, Niem VH. 1995. Guía FAO para la Identificación de Especies para los Fines de Pesca, Pacífico Centro-Oriental. Vol. 2, Vertebrados: Parte 1. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the United Nations. p. 647–1200.
- Froese R, Pauly D, editors. 2019. FishBase: World Wide Web electronic publication. [place unknown]: Fishbase; accessed 2020 March 10. <http://www.fishbase.org>.

- Gallardo-Cabello M, Sarabia-Méndez M, Espino-Barr E, Anislado-Tolentino V. 2010. Biological aspect of *Lutjanus peru* in Bufadero Bay, Michoacan, Mexico: growth, reproduction and condition factors = Aspectos biológicos de *Lutjanus peru* en Bahía Bufadero, Michoacán, México: crecimiento, reproducción y factores de condición. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 45(2):205–215.  
<https://doi.org/10.4067/s0718-19572010000200002>
- García CB, Contreras CC. 2011. Trophic levels of fish species of commercial importance in the Colombian Caribbean. *Int J Trop Biol.* 59(3):1195–1203.  
<http://doi.org/10.15517/rbt.v0i0.3391>
- Gerking SD. 1994. Feeding ecology of fish. USA: Academic Press. 416 p.
- Gómez-Gutiérrez J, Tremblay N, Martínez-Gómez S, Robinson CJ, Del Ángel-Rodríguez J, Rodríguez-Jaramillo C, Zavala-Hernández C. 2010. Biology of the subtropical sac-spawning euphausiid *Nyctiphanes simplex* in the northwestern seas of Mexico: Vertical and horizontal distribution patterns and seasonal variability of brood size. *Deep-Sea Res Pt II.* 57(7–8):606–615.  
<http://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.10.010>
- Hobson ES. 1968. Predatory behavior of some shore fishes in the Gulf of California. *US Fish Wildl Serv Res Rep.* 73:1–92.
- Hurlbert SH. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology.* 59(1):67–77.  
<https://doi.org/10.2307/1936632>
- Hyslop EJ. 1980. Stomach contents analysis a review of methods and their application. *J Fish Biol.* 17(4):411–429.  
<http://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>
- Inda-Díaz EA, Sánchez-Velasco L, Lavín MF. 2014. The effects of a tidal-mixing front on the distribution of larval fish habitats in a semi-enclosed sea during Winter. *J Mar Biol Assoc UK.* 94(7):1517–1530.  
<https://doi.org/10.1017/s002531541400023x>
- Jiménez-Valverde A, Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies and la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Rev Iber Aracnol.* 8:151–161.
- Krebs C. 1999. Ecological methodology. Menlo Park (CA): Addison Wesley Longman. 620 p.
- Ladrón-de-Guevara P, Heckel G, Lavaniegos BE. 2015. Spatial and temporal occurrence of fin whales (*Balaenoptera physalus*) and euphausiids (*Nyctiphanes simplex*) in the Ballenas Channel, Gulf of California, Mexico = Variación espaciotemporal de la distribución de rorcales comunes (*Balaenoptera physalus*) y eufáusidos (*Nyctiphanes simplex*) en el canal de Ballenas, golfo de California, México. *Cienc Mar.* 41(2):125–142.  
<https://doi.org/10.7773/cm.v41i2.2497>
- Lanz E, Nevárez-Martínez MO, López-Martínez J, Dworak JA. 2008. Spatial distribution and species composition of small pelagic fishes in the Gulf of California. *Rev Biol Trop.* 56(2):575–590.  
<https://doi.org/10.15517/rbt.v56i2.5609>
- Lavín MF, Marinone SG. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In: Velasco-Fuentes OU, Sheinbaum J, Ochoa J (eds.), *Nonlinear processes in geophysical fluid dynamics.* Dordrecht (Netherlands): Springer-Science Business Media, BV. 376 p.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-010-0074-1\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-010-0074-1_11)
- López-Serrano A. 2018. Variación geográfica e interanual de la biomasa de *Sardinops Sagax* y *Engraulis mordax* en el Golfo de California: Un Enfoque Acústico [dissertation]. [La Paz (BC, Mexico)]: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN). 155 p.
- Lagler KF, Bardach JE, Miller RR, May-Passino DRM. 1984. *Ictiología.* Mexico City: AGT Editor. 1–489 p.
- Lowry MS. 2011. Photographic catalog of California marine fish otoliths: Prey of California sea lions (*Zalophus californianus*). NOAA Tech Memo NMFS-SWFSC 483: NOAA. 250 p.
- Martínez-Gómez S. 2009. Producción de biomasa de *Nyctiphanes simplex* (Crustacea: euphausiacea) en el Golfo de California, México [MSc thesis]. [La Paz (BC, Mexico)]: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional. 107 p.
- Martínez-Zavala MA, Nevárez-Martínez MO, Anguiano-Carrasco ML, Santos-Molina JP, Godínez-Cota AR. 2010. Captura de peces pelágicos menores en el Golfo de California, temporada de pesca 2007–2008. *Cienc Pesq.* 18(2):5–18.
- Mendoza-Portillo FJ. 2013. Estructura de la comunidad del holoplancton y meroplancton durante invierno y verano en el Golfo de California [MSc thesis]. [La Paz (BC, Mexico)]: Centro interdisciplinario de Ciencias Marina-Instituto Politécnico Nacional. 86 p.
- Miller GL, Jorgensen SC. 1973. Meristic characters of some marine fishes of the western Atlantic Ocean. *Calif Dep Fish Game Fish Bull.* 71:301–312.
- Morales J, García-Alzate C. 2016. Estructura trófica de los peces en arroyos del Corral de San Luis, cuenca del Bajo Magdalena, Caribe, Colombia. *Rev Biol Trop.* 64(2):715–732.
- Morales-Zárate MV, Arreguín-Sánchez F, López-Martínez J, Lluich-Cota SE. 2004. Ecosystem trophic structure and energy flux in the northern Gulf of California, Mexico. *Ecol Model.* 174(4):331–345.  
<https://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.028>
- Moreno CA, Duarte WE, Zamorano JH. 1979. Variación latitudinal del número de especies de peces en el sublitoral rocoso: una explicación ecológica. *Arch Biol Med Exper.* 12:169–178.
- Moreno-Sánchez XG, Abitia-Cardenas LA, Trujillo-Retana G, Navia-López AF, Ramírez-Pérez JS, Shirasago-German B. 2016. Variation of feeding habits of *Lutjanus peru* (Actinopterygii: Perciformes: Lutjanidae) caught in two regions of the Gulf of California, Mexico. *Acta Ichthyol Piscat.* 46(2):97–108.  
<http://doi.org/10.3750/AIP2016.46.2.05>
- Moreno-Sánchez XG, Pérez-Rojo MP, Irigoyen-Arredondo MS, Marin-Enríquez E, Abitia-Cárdenas LA. 2019a. Feeding habits of the leopard grouper, *Mycteroperca rosacea* (Actinopterygii: Perciformes: Epinephelidae), in the central Gulf of California, BCS, Mexico. *Acta Ichthyol Piscat.* 49(1):9–22.  
<http://doi.org/10.3750/AIEP/02321>
- Moreno-Sánchez XG, Palacios-Salgado DS, Granados-Amores J, Abitia-Cárdenas AB, Escobar-Sánchez O. 2019b. Feeding habits of the Mexican barracuda, *Sphyraena ensis* Jordan and Gilbert, 1882, in the southeastern end of the Gulf of California = Hábitos alimentarios de la barracuda Mexicana, *Sphyraena ensis* Jordan y Gilbert, 1882, en el extremo sureste del golfo de California. *Cienc Mar.* 45(3):137–150.  
<https://doi.org/10.7773/cm.v45i3.2969>
- Morris RH, Abbott DP, Haderlie EC. 1980. *Intertidal Invertebrates of California.* Stanford (CA): Stanford University Press. 690 p.
- Musseau C, Vincenzi S, Jesenšek D, Cantera I, Boulêtreau S, Santoul F, Crivelli AJ. 2015. Direct and indirect effects of environmental factors on dietary niches in size-structured populations of a wild salmonid. *Ecosphere.* 6(12):256.  
<http://doi.org/10.1890/ES15-00109.1>
- Nikolsky GV. 1963. *The ecology of fishes.* New York (NY, USA): Academic Press. 352 p.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, et al. 2016. *Vegan: Community Ecology Package.* v.2.4-1: R documentation. Vienna (Austria): [publisher unknown]; accessed 2019 Feb 14.  
<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

- Parrish JD. 1987. The trophic biology of snapper and grouper. In: Polovina JJ, Ralston S (eds.), *Tropical Snappers and Groupers: Biology and Fisheries Management*. Boulder (CO, USA): Westview Press. p. 405–463.
- Pérez-España H. 2003. Ecological importance of snappers in the stability of modeled coastal ecosystems. *Ecol Model*. 168(1–2):13–24.  
[http://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00201-1](http://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00201-1)
- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson ILK. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Calif Dep Fish Game Fish Bull*. 152:1–105.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Roden GI. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California In: González-Farías F, Rosa-Vélez J (eds.), *Temas de Oceanografía Biológica en México, Vol 2; Ensenada (BC, Mexico): Universidad Autónoma de Baja California Sur*. 288 p.
- Rojas-Herrera AA, Chiappa-Carrara X. 2002. Hábitos alimenticios del flamenco *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en la costa de Guerrero, México = Feeding habits of the spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) in the coast of Guerrero, Mexico. *Cienc Mar*. 28(2):133–147.  
<http://doi.org/10.7773/cm.v28i2.219>
- Rojas-Herrera AA, Mascaró M, Chiappa-Carrara X. 2004. Hábitos alimentarios de los peces *Lutjanus peru* y *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en Guerrero, México. *Rev Biol Trop*. 52(4):959–971.
- Salgado-Barragán J, Hendrickx ME. 2010. Clave ilustrada para la identificación de los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico oriental = An illustrated key to the identification of eastern Pacific stomatopods (Crustacea: Hoplocarida). *Rev Mex Biodiv*. 81:1–49.  
<http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2010.0.224>
- Santamaría A, Chávez EA. 1999. Evaluación de la pesquería de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) de Guerrero, México. *Rev Biol Trop*. 47(3):571–580.  
<https://doi.org/10.15517/rbt.v47i3.19208>
- Santamaría-Miranda A, Elorduly-Garay JF, Rojas-Herrera AA. 2003. Hábitos alimentarios de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) en las costas de Guerrero, México. *Rev Biol Trop*. 51(2):101–123.
- Santana-Iturrios MD, Palacios-Salgado DS, Salinas-Zavala CA. 2013. Abundance and distribution of lantern fishes (Myctophiformes: Myctophidae) around San Pedro Martir Island, Gulf of California, during 2008. *Latin Am J Aquat Res*. 41(3):387–394.  
<https://doi.org/10.3856/vol41-issue3-fulltext-2>
- Saucedo-Lozano M, González-Sansón G, Chiappa-Carrara X. 1999. Alimentación natural de juveniles de *Lutjanus peru* (Nichols and Murphy, 1922) (Lutjanidae: Perciformes) en las costas de Jalisco and Colima, México = Natural feeding of juveniles of *Lutjanus peru* (Nichols and Murphy, 1922) (Lutjanidae: Perciformes) off the coast of Jalisco and Colima, Mexico. *Cienc Mar*. 25(3):381–400.  
<https://doi.org/10.7773/cm.v25i3.716>
- Schwartzkopf BD, Cowan JH Jr. 2017. Seasonal and sex differences in energy reserves of red snapper *Lutjanus campechanus* on natural and artificial reefs in the northwestern Gulf of Mexico. *Fisheries Sci*. 83(1):13–22.  
<https://doi.org/10.1007/s12562-016-1037-1>
- Spitz J, Mourocq E, Leauté JP, Quérou JC, Ridoux V. 2010. Prey selection by the common dolphin: Fulfilling high energy requirements with high quality food. *J Exp Mar Biol Ecol*. 390(2):73–77.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.05.010>
- Stephens DW, Krebs JR. 1986. Foraging theory. Princeton (NJ): Princeton University Press. 247 p.  
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1988.1010086.x>
- Suzuki R, Terada Y, Shimodaira H. 2019. pvclust: Hierarchical Clustering with P-Values via Multiscale Bootstrap Resampling. R package version 2.2-0. Vienna (Austria): [publisher unknown]; accessed 2021 Jan 12.  
<https://CRAN.R-project.org/package=pvclust>
- Vázquez-Sánchez RI. 2005. Hábitos alimentarios del pargo amarillo *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869) en la bahía de la Paz, B.C.S [MSc thesis]. [Mexico]: Centro interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN). 114 p.
- Wilkinson TAC, Wiken E, Bezaury-Creel J, Hourigan T, Agardy T, Herrmann H, Janishevski L, Madden C, Morgan L, Padilla M. 2009. Ecorregiones marinas de América del Norte. Montreal (Canada): Commission for Environmental Cooperation. 200 p.
- Yáñez-Arancibia A, Nugent RS. 1977. El papel ecológico de los peces en estuarios y lagunas costeras. *Anales del Centro Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México*. 4(1):107–114.
- Zárate-Becerra ME, Espino-Barr E, Puente Gómez M, García-Boa A, Cabral-Solis EG, Hernández-Montaño D, Meléndez-Galicia C, Arellano-Torres A, Gutiérrez-Zavala RM, Cabrera-Mancilla E, et al. 2014. Huachinango del Pacífico Centro-Sur, costa de Nayarit a Chiapas. In: Beléndez-Moreno FJ, Espino-Barr E, Galindo-Cortés G, Gaspar-Dillanes MT, Huidobro-Campos L, Morales-Bojórquez E (eds.), *Sustentabilidad and Pesca Responsable en México. Evaluación and Manejo*. Mexico City: Instituto Nacional de Pesca. p. 141–175.  
<https://dx.doi.org/10.13140/rg.2.1.1184.8807>

Received 27 August 2020,  
accepted 20 May 2021.