

Repartición del recurso trófico entre *Mullus barbatus* y *M. surmuletus* en el Mar Catalán (Mediterráneo Noroccidental)

Feeding resource partitioning between *Mullus barbatus* and *M. surmuletus* in the Catalan Sea (northwestern Mediterranean)

Hugo Aguirre^{1*}

Pilar Sánchez²

¹ Instituto Nacional de la Pesca
Centro Regional de Investigación Pesquera, Mazatlán
Calzada Sábalo-Cerritos s/n
Apartado postal 1177
Mazatlán, CP 82010, Sinaloa, México
* E-mail: haguirre@ola.icmyl.unam.mx

² Institut de Ciències del Mar
Centre Mediterrani d'Investigacions Marines i Ambientals (CSIC)
Passeig Marítim de la Barceloneta 37-49
08003 Barcelona, Spain

Recibido en marzo de 2004; aceptado en noviembre de 2004

Resumen

Se examinó la composición trófica de *Mullus barbatus* y *M. surmuletus* con el fin de evaluar la repartición del recurso entre estas dos especies simpátricas. Para cada especie, los peces se agruparon en intervalos de clase de 1 cm (longitud total = L_T). Se realizó el análisis de agrupamiento utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis y el método de agrupación de UPGMA. Previamente, para cada intervalo de clase se estandarizó y transformó a doble raíz cuadrada la abundancia de las presas. Con base en la similitud trófica, se definieron seis nuevos grupos: (I) adultos mayores de *M. surmuletus* (21–31 cm L_T), (II) organismos recién asentados de ambas especies (6–8 cm L_T), (III) adultos mayores de *M. barbatus* (19–21 cm L_T), (IV) adultos de *M. barbatus* (12–18 cm L_T), (V) juveniles de ambas especies y (VI) adultos de *M. surmuletus* (12–20, 22 cm L_T). El análisis de similitud (ANOSIM) muestra que existen diferencias significativas entre la composición trófica de los grupos sucesivos ($P \leq 0.05$). Si bien estas especies simpátricas consumen una amplia gama de presas en común, la proporción relativa de sus componentes muestra diferencias claras entre especies e incluso dentro de cada especie a lo largo de su desarrollo; estas diferencias se tornan más evidentes en los organismos mayores. Los resultados del presente trabajo resaltan la importancia de la repartición trófica como un mecanismo que facilita la coexistencia intra e inter específica de estas dos especies simpátricas.

Palabras clave: especies simpátricas, ontogenia, similitud trófica.

Abstract

The diet composition of *Mullus barbatus* and *M. surmuletus* in relation to ontogeny was compared to evaluate resource partitioning between these sympatric species. For each species, the fish were grouped by total length (L_T) into 1-cm length classes. Cluster analyses were performed using the Bray-Curtis similarity index and the group average link method (UPGMA). The results defined six new length groups based on diet similarities: (I) oldest adults of *M. surmuletus* (21–31 cm L_T), (II) newly settled individuals of both species (6–8 cm L_T), (III) oldest adults of *M. barbatus* (19–21 cm L_T), (IV) adults of *M. barbatus* (12–18 cm L_T), (V) juveniles of both species, and (VI) adults of *M. surmuletus* (12–20, 22 cm L_T). The analysis of similarities (ANOSIM) showed that there were significant differences in trophic composition between successive length groups ($P \leq 0.05$). Although these sympatric species feed on a similarly wide range of prey, the relative proportion of their items showed clear differences between species and also throughout their ontogeny; these differences were more evident as the fish aged. The feeding patterns described in the present paper reveal the importance of the food partitioning strategy to allow the intra- and interspecific occurrence of these sympatric species.

Key words: sympatric species, ontogeny, dietary similarities.

Introducción

Mullus barbatus Linneo, 1758, y *M. surmuletus* Linneo, 1758, son especies comunes a lo largo de la costa del Mar Mediterráneo. *Mullus barbatus* es una especie que prefiere fondos fangosos y aguas turbias, se caracteriza por presentar barbillones con una gran complejidad estructural y mayor densidad de papilas gustativas que *M. surmuletus*, una especie simpátrica del mismo género, que prefiere aguas transparentes y más tranquilas (Lombarte y Aguirre, 1997), aun cuando el nicho ecológico de ambas especies se superpone.

La ecología trófica de *M. barbatus* y *M. surmuletus* ha sido estudiada en el Mar Mediterráneo y el Océano Atlántico Norte (Wirszubski, 1953; Frogli, 1988; Mazzola *et al.*, 1999). Sin embargo, los estudios de ecología trófica de estas especies en simpatria son escasos (Gharbi y Ktari, 1979; Badalamenti *et al.*, 1992; Golani, 1994). En ambas especies de *Mullus* se han observado cambios de hábitos alimenticios a lo largo de su ontogenia (Gharbi y Ktari, 1979; N'Da, 1992), lo cual está relacionado con los cambios de habitat y las interacciones resultantes de estos cambios (Machias y Labropoulou, 2002), las limitaciones morfológicas (Labropoulou y Eleftheriou, 1997), requerimientos energéticos mayores (Lilly y Fleming, 1981) y la capacidad de asimilar cierto tipo de presas (Molinero y Flos, 1991). Los peces reparten el recurso trófico alimentándose de diferentes presas, o utilizando el mismo recurso en diferente estadio del ciclo de vida. Esta segregación trófica está directamente relacionada con la capacidad de cada especie de utilizar cierto tipo específico de presa, y con el grado de especialización de sus hábitos alimenticios (Charnov *et al.*, 1976; Ross, 1977; Hughes y Seed, 1995; Castillo-Rivera *et al.*, 1996).

El objetivo de este estudio fue determinar de qué forma *M. barbatus* y *M. surmuletus* se reparten el recurso trófico que consumen en la costa catalana. Es de especial interés determinar si existen diferencias en la composición de la dieta a lo largo de la ontogenia de cada especie, y de ser así, ¿cuál es la característica principal de estos cambios? Además, dentro de la misma especie se analiza el traslape trófico entre diferentes grupos de tallas y dentro del mismo grupo de tallas entre las dos especies.

Materiales y métodos

El área de estudio se localiza en la costa catalana, en el Mar Mediterráneo NW entre 41°00' y 41°20' de latitud N y entre 1°30' y 2°10' de longitud E (fig. 1). A partir de muestras procedentes de la pesquería comercial del puerto de Vilanova i La Geltrú, de octubre de 1993 a septiembre de 1994, se analizaron 272 contenidos estomacales de *M. barbatus* (6–21 cm longitud total (L_T)) y 282 de *M. surmuletus* (6–31 cm L_T). Los estómagos se extrajeron, se fijaron con formaldehído al 10% neutralizado con borato de sodio (pH 7) y se preservaron en alcohol al 70%. Los contenidos se determinaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible. De 6762 presas analizadas se

Introduction

Mullus barbatus Linneo, 1758, and *M. surmuletus* Linneo, 1758, are very common species along the coasts of the Mediterranean Sea. *Mullus barbatus*, a species that prefers muddy and turbid waters, is characterized by having barbels with greater structural complexity and higher density of taste buds than *M. surmuletus*, a sympatric species of the same genus that prefers more transparent and shallower waters (Lombarte and Aguirre, 1997); still, the ecological niches of both species overlap.

The feeding ecology of *M. barbatus* and *M. surmuletus* has been studied in the Mediterranean Sea and North Atlantic Ocean (Wirszubski, 1953; Frogli, 1988; Mazzola *et al.*, 1999); however, studies on the trophic ecology of these two species in areas of sympatry are scarce (Gharbi and Ktari, 1979; Badalamenti *et al.*, 1992; Golani, 1994). In both species of *Mullus*, the change in feeding habits throughout ontogeny (Gharbi and Ktari, 1979; N'Da, 1992) is related to the change of habitat and the interactions resulting from this change (Machias and Labropoulou, 2002), to morphological limitations (Labropoulou and Eleftheriou, 1997), to higher energetic requirements (Lilly and Fleming, 1981), and to the capability of assimilating certain type of prey (Molinero and Flos, 1991). Fish may partition their environment by feeding on different prey, or by using the same resources at different stages in their life cycles. This trophic segregation is directly related to the capability of each species to use a specific kind of prey and to the degree of specialization of their feeding habits (Charnov *et al.*, 1976; Ross, 1977; Hughes and Seed, 1995; Castillo-Rivera *et al.*, 1996).

The aim of this study was to determine whether *M. barbatus* and *M. surmuletus* are partitioned by the type of food they consume on the Catalan coast. Emphasis was placed on determining whether there are any differences between the dietary composition of each species related to ontogenetic changes and, if so, what the main features of those changes are. An analysis of whether there is an overlap between the dietary composition of different size fish of the same species and of the same size fish of different species was also carried out.

Materials and methods

The study area is located on the Catalan coast, in the NW Mediterranean Sea (41°00'–41°20' N, 1°30'–2°10' E) (fig. 1). From the commercial trawl catches of the fishing port of Vilanova i La Geltrú, 272 stomachs of *M. barbatus* (6–21 cm total length (L_T)) and 282 of *M. surmuletus* (6–31 cm L_T) were obtained during the period from October 1993 to September 1994. The stomachs were extracted and fixed in 10% formaldehyde, neutralized with sodium borate (pH 7), and preserved in 70% alcohol. The contents were identified to the lowest possible taxon and counted. For 6762 prey analyzed, 161 items were registered. Around 50% of the food items present in the diet could be identified to species level.

registraron 161 componentes tróficos, de los cuales 50% fue determinado a nivel de especie.

Para estudiar la variación de la dieta con respecto a la talla del depredador, los datos de abundancia numérica de las presas se agruparon en clases de tallas de 1 cm, a partir de la L_T de los individuos de cada especie. Para cada clase de talla, previa transformación de las abundancias numéricas a doble raíz cuadrada, se calculó el índice de similitud de Bray-Curtis (1957). El análisis de agrupamiento se realizó utilizando el método de agrupación por promedios (CLUSTER, PRIMER, 2001). Con base en la similitud de la dieta, los resultados de este análisis se utilizaron para redefinir nuevos grupos de tallas.

Con el análisis de similitud se evaluaron las diferencias entre los nuevos grupos de tallas, utilizando el método de permutación/aleatoria en la matriz de similitud (ANOSIM, PRIMER, 2001). El rango de similitud global R es una medida comparativa del grado de separación entre grupos ($0 \leq R \leq 1$), cuando R se aproxima a cero no se rechaza H_0 , es decir no existe separación entre grupos (Clarke y Warwick, 1994).

Para establecer la contribución de cada componente trófico al promedio de disimilitud de Bray-Curtis dentro de cada grupo de talla y entre grupos de talla, se utilizó el análisis de similitud porcentual (SIMPER, PRIMER, 2001). Para las comparaciones entre grupos, para detectar los componentes tróficos que discriminan mejor, se utilizó la razón:

$$\bar{\delta}_i / SD(\delta_i)$$

donde: $\bar{\delta}_i$ es el promedio de contribución de cada i -ésimo componente trófico a la disimilitud total δ , y $SD(\delta_i)$ es la desviación estandar de los valores $d_{jk}(i)$ (Clarke y Warwick, 1994).

La homogeneidad de la dieta dentro de cada grupo (promedio de similitud) se estimó con la rutina SIMPER (PRIMER, 2001). La dominancia porcentual acumulada se graficó contra el logaritmo del rango de los componentes tróficos.

Resultados

El análisis de agrupamiento para *M. barbatus* y *M. surmuletus* separa seis grupos de talla (tabla 1, fig. 2). En primera instancia se observan tres grupos al nivel de similitud de 17.96%, separando las longitudes de clase más grandes de *M. surmuletus* (grupo I: 21, 23, 25, 26, 29, 31 cm L_T), las longitudes de clase más pequeñas de ambas especies (grupo II: 6–8 cm L_T) y las longitudes de clase restantes (grupos III, IV, V y VI). Los otros cuatro grupos se forman alrededor del 42.78% de similitud, separándose longitudes de clase más grandes de *M. barbatus* (grupo III: 19–21 cm L_T), del grupo VI (longitudes de clase media de *M. surmuletus*: 12–20, 22 cm L_T) y las longitudes de clase restantes (grupos IV y V). Los dos grupos restantes se forman alrededor del 49.33% de similitud, separando las longitudes de clase 12–18 cm (tallas medias) de *M. barbatus* (grupo IV), de las longitudes de clase de 9–11 cm de ambas especies (grupo V). Para el total de la muestra, la similitud de rango global $R = 0.722$ fue significativa a $P = 0.001$

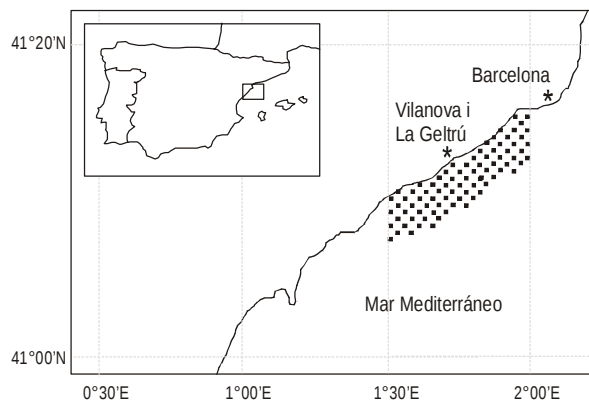


Figura 1. Localización del área de estudio. El área punteada señala la zona comercial de pesca.

Figure 1. Location of the study area. The dotted area indicates the commercial fishing zone.

The relative importance of a prey item in the diet was expressed by numerical abundance data. To study the diet variation according to fish size, the data for each species were grouped into 1-cm length classes. A cluster analysis, based on double square root transformed and standardized numerical abundance for each length class, was performed using the Bray and Curtis (1957) similarity index and the group average link method (CLUSTER, PRIMER, 2001). The results were used to define new length groups based on diet similarities.

Analyses of similarities were carried out to evaluate the differences between the new length groups, using permutation/randomization methods in the similarity matrix (ANOSIM, PRIMER, 2001). The global rank similarity R ($0 \leq R \leq 1$) is a useful comparative measure of the degree of separation of length groups; when R is approximately zero H_0 is true, meaning that there is no separation between groups (Clarke and Warwick, 1994).

To establish the contribution of each food item to the mean Bray-Curtis dissimilarity within a group and between groups of samples, the SIMPER (similarity percentage analysis) routine was used (PRIMER, 2001). For comparisons between groups, the following ratio was used to detect good discriminating items:

$$\bar{\delta}_i / SD(\delta_i)$$

where $\bar{\delta}_i$ is the mean contribution from the i th item to the overall dissimilarity δ , and $SD(\delta_i)$ is the standard deviation of the $d_{jk}(i)$ values (Clarke and Warwick, 1994).

The homogeneity of the diet within a group (mean similarity) was estimated by the SIMPER routine (PRIMER, 2001). The percentage of cumulative dominance was estimated and plotted vs the logarithm of the item's rank.

Results

The cluster analysis for *M. barbatus* and *M. surmuletus* defined six broad length groups (table 1, fig. 2). Three groups

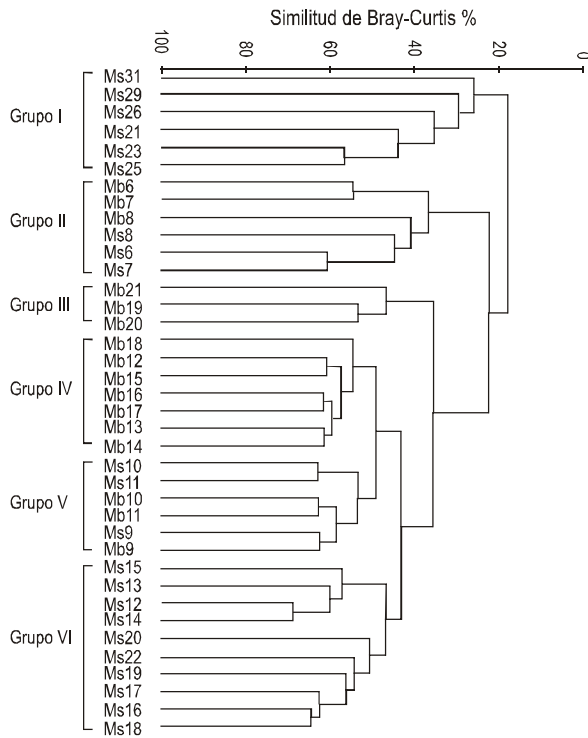


Figura 2. Dendrograma de 38 longitudes de clase para *Mullus barbatus* y *M. surmuletus*, utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis y el método de agrupamiento por promedio, previa transformación a doble raíz cuadrada y estandarización de la abundancia.

Figure 2. Dendrogram of 38 length classes for both *Mullus barbatus* and *M. surmuletus*, using group average clustering from Bray-Curtis similarities calculated based on the double square root transformation of the standardized abundance.

(ANOSIM, PRIMER, 2001). Los seis grupos del análisis cluster están bien definidos, la separación entre ellos es alta ($P \leq 0.05$), es decir, existen diferencias significativas en la composición trófica entre los distintos grupos de tallas (tabla 2).

Los grupos II y V están compuestos por organismos de ambas especies, el valor de disimilitud entre estos dos grupos fue de 68.70. El grupo II consumió menos componentes tróficos (35) que el grupo V (93), de los cuales 29 componentes fueron comunes en ambos grupos (tabla 3). Los componentes que contribuyeron más con esta disimilitud (razón ≥ 2) fueron: *Liocarcinus depurator* (4.81) y *Eugerdia* sp. (3.09) que estuvieron ausentes en el grupo II, *Polychaeta* (2.35), *Paraphoxus oculatus* (2.26) y *Gastrosaccus normani* (2.06) que fueron escasos en el grupo II, y *Oncaea* spp. que se encuentra en ambos grupos (tabla 4a).

En *M. barbatus* el promedio de disimilitud entre los grupos IV y V fue 50.67. Se registraron 101 componentes para el grupo IV y 93 para el grupo V, de los cuales 74 componentes fueron comunes (tabla 3). Los componentes que contribuyen más con esta disimilitud fueron: *Eugerdia* sp. (3.6) que estuvo ausente en el grupo IV, *Processa macrodactyla* (2.23) y *Atelecyclus rotundatus* (2.08) que fueron escasos en el grupo V (tabla 4b). El grupo III (49 componentes) y el grupo IV (101

Tabla 1. Grupos de longitud (L_T en cm) determinados a partir del análisis cluster. *Mullus barbatus* y *M. surmuletus* se encuentran mezclados en el grupo II y el grupo V.

Table 1. Length groups (total length in centimeters) defined by cluster analysis. *Mullus barbatus* and *M. surmuletus* were mixed in group II and group V.

Grupo	Especie	Intervalo de clase (1 cm)
I	<i>M. surmuletus</i>	21, 23, 25, 26, 29, 31
II	<i>M. barbatus</i> <i>M. surmuletus</i>	6–8
III	<i>M. barbatus</i>	19–21
IV	<i>M. barbatus</i>	12–18
V	<i>M. barbatus</i> <i>M. surmuletus</i>	9–11
VI	<i>M. surmuletus</i>	12–20, 22

were formed at around a 17.96% similarity level, separating the largest *M. surmuletus* length classes (group I: 21, 23, 25, 26, 29, 31 cm L_T), the smallest length classes of both species (group II: 6–8 cm L_T), and the remaining length classes (groups III, IV, V and VI). The other four groups were formed at around a 42.78% similarity level, separating the largest *M. barbatus* length classes (group III: 19–21 cm L_T), from the medium length classes of *M. surmuletus* (group VI: 12–20, 22 cm L_T), and the remaining length classes (groups IV and V). The remaining two groups were formed at around a 49.33% similarity level, separating the 12–18 cm length classes (medium size) of *M. barbatus* (group IV), from the 9–11 cm length classes of both species (group V). The analysis of similarities (ANOSIM, PRIMER, 2001) showed that the global rank similarity was significantly different ($R = 0.722$, $P = 0.001$). The six groups found in the cluster analysis were well defined since the separation between them was high ($P \leq 0.05$), showing that there were significant differences in the trophic composition between length groups (table 2).

Organisms from both species composed groups II and V, and the mean dissimilarity value between these groups was

Tabla 2. Análisis de similitud (ANOSIM). Prueba de pares entre grupos de longitud. El rango global de similitud fue $R = 0.722$. Nivel de significancia estadística: $P = 0.05$ (*).

Table 2. Analysis of similarities (ANOSIM). Pairwise tests between length groups. The global rank similarity was $R = 0.722$. Statistical significance level: $P = 0.05$ (*).

	Grupos	R	P	Significancia
Ambas especies	II vs V	0.726	0.002	*
<i>Mullus barbatus</i>	IV vs V	0.698	0.002	*
	III vs IV	0.917	0.008	*
<i>Mullus surmuletus</i>	V vs VI	0.799	0.001	*
	I vs VI	0.824	0.001	*
Interespecífico	IV vs VI	0.600	0.001	*
	I vs III	0.735	0.012	*

componentes) presentaron 39 componentes en común (tabla 3). El promedio de disimilitud entre estos grupos fue de 60.28, los componentes que contribuyeron más con esta disimilitud fueron: Nereididae (3.22) que fue escaso en el grupo IV, y *Processa elegantula* (2.94) que no se presentó en el grupo IV, Spionidae (2.94), *Arabella* spp. (2.24), *Phtisica marina* (2.14) y *Atylus* sp. (2.1) no se presentaron en el grupo III, y *Westwoodilla rectirostris* (2.24) que fue escaso en el grupo III (tabla 4c).

En *M. surmuletus* el valor promedio de disimilitud entre el grupo V y el grupo VI fue 59.83. Se registraron 93 componentes tróficos en el grupo V y 107 en el grupo VI, de los cuales, 68 fueron comunes (tabla 3). Los componentes que más contribuyeron con esta disimilitud fueron: *Eugerda* sp. (3.59) y *Diastylis richardi* (2.03) que estuvieron ausentes en el grupo VI, *Iphinoe serrata* (3.44) y *Oncaea* spp. (2.96) que fueron escasos en el grupo VI, y *Atelecyclus rotundatus* (2.42) que fue escaso en el grupo V (tabla 5a). Entre el grupo VI (107 componentes) y el grupo I (38 componentes) existen 31 componentes comunes (tabla 3). El promedio de disimilitud entre grupos fue de 77.49. Los componentes que contribuyen más con esta disimilitud fueron: *Nyctiphanes couchii* (3.24) que fue escaso en el grupo VI, y *Westwoodilla rectirostris* (2.34) que no se presentó en el grupo I, *Gastrosaccus normani* (2.42) que fue escaso en el grupo I (tabla 5b).

En cuanto a las diferencias interespecíficas, el promedio de disimilitud de Bray-Curtis entre los grupos IV y VI fue de 54.98. En el grupo IV se registraron 101 componentes tróficos y en el grupo VI, 107, de los cuales, 70 se presentaron en ambos grupos (tabla 3). Los componentes que más contribuyen con esta disimilitud fueron: *Apseudes* sp. (6.18), Spionidae (2.34) y *Diastylis richardi* (2.24) que no se registraron en el grupo IV (tabla 6a). Entre el grupo I (38 componentes tróficos) y el grupo III (49 componentes tróficos) existen 17 componentes en común (tabla 3). El promedio de disimilitud fue 82.96. Los componentes que más contribuyen con esta disimilitud fueron: Nereidae (4.85), *Pectinaria* spp. (2.88), *Apseudes* sp. (2.37), *Sternaspis scutata* (2.25) y *Processa elegantula* (2.20), que no se presentaron en el grupo I, y *Nyctiphanes couchii* (3.04) que no se registró en el grupo III (tabla 6b).

El promedio de similitud muestra que la composición trófica menos homogénea se encontró en los grupos I (33.55), II (41.28) y III (48.68), mientras que, la composición trófica más homogénea se registró en los grupos IV (57.14), V (56.10) y VI (50.68). Esto es una consecuencia de la dominancia de los componentes en cada uno de los grupos (fig. 3). El 50% de la dominancia acumulada fue alcanzado por: un componente en el grupo I, un componente en el grupo II, ocho componentes en el grupo III, cinco componentes en el grupo IV, cuatro componentes en el grupo V y siete componentes en el grupo VI.

Discusión

A partir de la composición trófica, se puede separar a las clases de talla de *M. barbatus* y *M. surmuletus* en seis grandes grupos con hábitos alimenticios relativamente homogéneos.

Tabla 3. Número de componentes tróficos compartidos entre grupos. El número total de componentes tróficos se localiza en la diagonal principal.

Table 3. Number of food items shared between groups. The total number of items is located in the main diagonal.

Grupos	I	II	III	IV	V	VI
I	38	11	17	26	26	31
II		35	20	28	29	24
III			49	39	33	36
IV				101	74	70
V					93	68
VI						107

68.70. There were 35 items for group II and 93 for group V, of which 29 were common items to both groups (table 3). The items that most contributed to this dissimilarity (ratio value ≥ 2) were *Liocarcinus depurator* (4.81) and *Eugerda* sp. (3.09), which were absent in group II; Polychaeta (2.35); *Paraphoxus oculatus* (2.26) and *Gastrosaccus normani* (2.06), which were scarce in group II; and *Oncaea* spp., which was present in both groups (table 4a).

For *M. barbatus*, the mean dissimilarity value between group IV and group V was 50.67. There were 101 items registered for group IV and 93 items for group V, of which 74 were common to both groups (table 3). The items that most contributed to this dissimilarity were *Eugerda* sp. (3.6), which was absent in group IV, and *Processa macrodactyla* (2.23) and *Atelecyclus rotundatus* (2.08), which were scarce in group V (table 4b). Between group III (49 items) and group IV (101 items) there were 39 common items (table 3). Their mean dissimilarity value was 60.28, the following items contributing most to this dissimilarity: Nereididae (3.22), which was scarce in group IV; *Processa elegantula* (2.94), which was absent in group IV; Spionidae (2.94); *Arabella* spp. (2.24); *Phtisica marina* (2.14) and *Atylus* sp. (2.1), which were absent in group III; and *Westwoodilla rectirostris* (2.24), which was scarce in group III (table 4c).

For *M. surmuletus*, the mean dissimilarity value between group V and group VI was 59.83. There were 93 items registered for group V and 107 items for group VI, of which 68 were common items to both groups (table 3). The items that contributed most to this dissimilarity were *Eugerda* sp. (3.59) and *Diastylis richardi* (2.03), which were absent in group VI; *Iphinoe serrata* (3.44) and *Oncaea* spp. (2.96), which were scarce in group VI; and *Atelecyclus rotundatus* (2.42), which was scarce in group V (table 5a). Between group VI (107 items) and group I (38 items) there were 31 common items (table 3). Their mean dissimilarity value was 77.49, the following items contributing most to this dissimilarity: *Nyctiphanes couchii* (3.24), which was scarce in group VI; *Westwoodilla rectirostris* (2.34), which was absent in group I; and *Gastrosaccus normani* (2.42), which was scarce in group I (table 5b).

Tabla 4. Disimilitud entre los grupos de *Mullus barbatus*: (a) grupo II vs. V, (b) grupo IV vs. V, y (c) grupo III vs. IV. Sólo se presentan los componentes tróficos con razón ≥ 2 . Los componentes se arreglaron descendientemente de acuerdo con el valor de su razón: $\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$. Para cada componente trófico se presenta el promedio de abundancia por grupo y el promedio de disimilitud.

Table 4. Dissimilarities between the groups of *Mullus barbatus*: (a) group II vs V, (b) group IV vs V, and (c) group III vs IV. Only the items with ratio value ≥ 2 are listed. The items are ranked (in descending order) according to their ratio value: $\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$. Mean abundance per group and mean dissimilarity are given for each food item.

(a) Promedio de disimilitud de Bray-Curtis = 68.70.

Especies	Abundancia media Grupo II	Abundancia media Grupo V	Disimilitud media	Razón
<i>Liocarcinus depurator</i>	0	4.33	1.90	4.81
<i>Eugerdia</i> sp.	0	2.17	1.66	3.09
<i>Oncaea</i> spp.	71.67	60.50	1.14	2.39
Polychaeta	0.17	1.67	1.36	2.35
<i>Paraphoxus oculatus</i>	0.17	9.83	2.09	2.26
<i>Gastrosaccus normani</i>	0.67	9.17	1.95	2.06

(b) Promedio de disimilitud de Bray-Curtis = 50.67.

Especies	Abundancia media Grupo IV	Abundancia media Grupo V	Disimilitud media	Razón
<i>Eugerdia</i> sp.	0	2.17	1.05	3.60
<i>Processa macrodactyla</i>	1.86	0	0.87	2.23
<i>Atelecyclus rotundatus</i>	8.00	0.33	1.08	2.08

(c) Promedio de disimilitud de Bray-Curtis = 60.28.

Especies	Abundancia media Grupo III	Abundancia media Grupo IV	Disimilitud media	Razón
Nereididae	6.67	0.43	1.62	3.22
<i>Processa elegantula</i>	4.33	0	1.92	2.94
Spionidae	0	1.43	0.91	2.25
<i>Westwoodilla rectirostris</i>	0.33	48.14	1.89	2.24
<i>Arabella</i> spp.	0	1.29	0.89	2.24
<i>Phtisica marina</i>	0	1.86	0.95	2.14
<i>Atylus</i> sp.	0	2.29	1.03	2.10

En los organismos recién asentados (grupo II: 6–8 cm L_T) y los juveniles (grupo V: 9–11 cm L_T), grupos bien definidos en el dendograma, dentro de cada grupo la separación entre especies no es muy evidente, observándose una sobreposición alimenticia en cada grupos. Lo anterior puede estar asociado con un comportamiento de alimentación en grupo. Charnov *et al.* (1976) mencionan que la formación de grupos intra e interespecíficos mejora la probabilidad del encuentro del depredador con las presas. La dieta de los organismos recién asentados (grupo II) está compuesta básicamente por *Oncaea* spp. (abundancia media: 71.67); aun cuando los juveniles (grupo V) consumen grandes cantidades de esta presa

With respect to interspecific differences, the mean Bray-Curtis dissimilarity between groups IV and VI was 54.98. There were 101 items registered for group IV and 107 items for group VI, of which 70 were common items to both groups (table 3). The items that contributed most to this dissimilarity were *Apseudes* sp. (6.18), Spionidae (2.34) and *Diastylis richardi* (2.24), which were absent in group IV (table 6a). Between group I (38 items) and group III (49 items) there were 17 common items (table 3). Their mean dissimilarity value was 82.96, the following items contributing more to this dissimilarity: Nereidae (4.85), *Pectinaria* spp. (2.88), *Apseudes* sp. (2.37), *Sternaspis scutata* (2.25) and *Processa elegantula*

Tabla 5. Disimilitud entre los grupos de *Mullus surmuletus*: (a) grupo V vs VI y (b) grupo VI vs I. Sólo se presentan los componentes tróficos con razón >2. Los componentes se arreglaron descendientemente de acuerdo con el valor de su razón: $\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$. Para cada componente trófico se presenta el promedio de abundancia por grupo y el promedio de disimilitud.

Table 5. Dissimilarities between the groups of *Mullus surmuletus*: (a) group V vs VI and (b) group VI vs I. Only the items with ratio value >2 are listed. The items are ranked (in descending order) according to their ratio value: $\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$. Mean abundance per group and mean dissimilarity are given for each food item.

(a) Promedio de disimilitud de Bray-Curtis = 59.83.

Especies	Abundancia media Grupo V	Abundancia media Grupo VI	Disimilitud media	Razón
<i>Eugerdia</i> sp.	2.17	0	1.10	3.59
<i>Iphinoe serrata</i>	40.00	0.40	2.11	3.44
<i>Oncaea</i> spp.	60.50	1.30	2.14	2.96
<i>Atelecyclus rotundatus</i>	0.33	12.00	1.53	2.42
<i>Diastylis richardi</i>	4.83	0	1.12	2.03

(b) Promedio de disimilitud de Bray-Curtis = 77.49.

Especies	Abundancia media Grupo VI	Abundancia media Grupo I	Disimilitud media	Razón
<i>Nyctiphanes couchii</i>	0.80	58.17	4.54	3.24
<i>Gastrosaccus normani</i>	6.60	0.17	2.01	2.42
<i>Westwoodilla rectirostris</i>	7.40	0	2.25	2.34

(abundancia media: 60.50), el valor de la razón (2.39) indica que esta especie juega un papel importante en la separación de estos grupos, ya que *Oncaea* spp. está presente en casi todos los contenidos estomacales del grupo II, mientras que en el grupo V fue abundante sólo en unos pocos contenidos estomacales (tabla 4a). N'Da (1992) reporta que la dieta de los organismos recién asentados de *M. surmuletus* está compuesta básicamente por presas pelágicas, y Mazzola *et al.* (1999) reportan en juveniles de *M. surmuletus* que Copepoda, Polychaeta y Tanaidacea fueron las presas preferidas de este grupo. En *M. barbatus*, *Oncaea* spp. no juega un papel importante en la separación de juveniles y adultos (grupo IV), mientras que en *M. surmuletus* sí juega un papel importante en la separación de los grupos V y VI (tabla 5a). Así, una de las estrategias para la repartición trófica, es el variar la proporción relativa de sus componentes tróficos.

Entre los grupos de adultos ($L_T \geq 12$ cm) la repartición intra e interespecífica del recurso fue más evidente (promedio de disimilitud de Bray-Curtis >50%). Esto indica que la separación entre especies se debe a la variación en el aprovechamiento del recurso. En *M. barbatus*, los crustáceos de tallas grandes (*Processa macrodactyla* y *Atelecyclus rotundatus*) comienzan a aparecer en la dieta de los juveniles (grupo V), mientras que en los adultos (grupo IV) constituyen una parte importante de su dieta (tabla 4b). Finalmente, en el grupo de los adultos más grandes (grupo III), los poliquetos se vuelven más comunes (tabla 4c). En las costas de Creta, Machias y Labropoulou (2002) encontraron que los crustáceos de tallas

(2.20), which were absent in group I; and *Nyctiphanes couchii* (3.04), which was absent in group III (table 6b).

The average similarity showed that the less homogeneous trophic compositions were found in group I (33.55), group II (41.28) and group III (48.68), whereas the most homogeneous trophic compositions were found in group IV (57.14), group V (56.10) and group VI (50.68). The former pattern was a direct consequence of the item dominance per group (fig. 3); 50% of cumulative dominance was reached by one item in group I, one

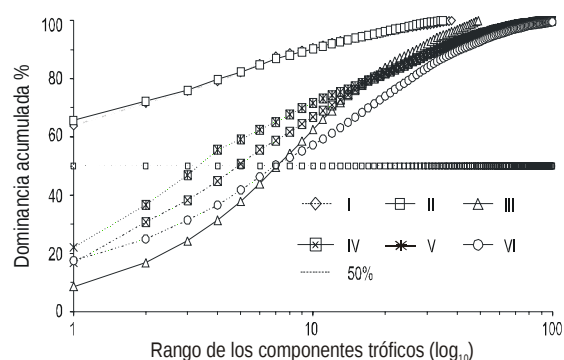


Figura 3. Dominancia porcentual acumulada por grupos. El rango de cada componente trófico está dado en escala logarítmica ($\log_{10}$). La línea horizontal punteada indica el 50% de dominancia.

Figure 3. Percentage of cumulative dominance per group. The rank of each food item is given in logarithmic scale ($\log_{10}$). The dotted horizontal line indicates 50% dominance.

pequeñas y megalopas de cangrejo fueron componentes abundantes en la dieta de los juveniles de *M. barbatus* (48–167 mm L_T), mientras que los crustáceos de tallas mayores (*Alpheus glaber* y *Solenocera membranacea*) presentaron proporciones altas en la dieta de los peces adultos (168–237 mm L_T). Entre los ejemplares adultos de *M. surmuletus* (grupos VI y I), *Nyctiphanes couchii* fue el componente más importante en la disimilitud de estos grupos (tabla 5b). En el grupo I de *M. surmuletus*, *N. couchii* presentó una dominancia alta (63.80%) asociada a los organismos muestreados en marzo de 1994. Más que ser un componente habitual de la dieta de *M. surmuletus*, la abundancia registrada en un periodo corto de tiempo, indica la capacidad de esta especie para aprovechar la explosión demográfica de las poblaciones locales de *N. couchii*, por lo que la importancia de esta presa puede ser sobrestimada. La importancia de *N. couchii* al principio de la primavera puede estar relacionada con la gran disponibilidad de esta presa durante los periodos de alta productividad del Mar Catalán. Cabral y Murta (2002) sugieren que la repartición del recurso trófico en peces es un fenómeno de corto plazo, el cual puede ser modificado repentinamente en relación a los cambios medioambientales. Casadevall *et al.* (1994) consideran que la inclusión de cierto tipo de presas está relacionada con la selección oportunista, orientada hacia el recurso más abundante. Es decir, entre más abundante sea el recurso habrá una mayor probabilidad de ser depredado. Las fuertes respuestas al olor,

item in group II, eight items in group III, five items in group IV, four items in group V and seven items in group VI.

Discussion

In terms of diet composition, *M. barbatus* and *M. surmuletus* can be separated into six broad length groups with relatively homogeneous feeding habits. For the newly settled individuals (group II: 6–8 cm L_T) and juveniles (group V: 9–11 cm L_T), the separation between species was not evident for well-defined length groups in the dendrogram; that is, there was a feeding overlap in each group. This pattern could be associated with a group foraging behaviour. Charnov *et al.* (1976) consider that this is possible because intra- and inter-specific foraging flocks enhance encounters with prey. The diet of the newly settled organisms (group II) was composed basically of *Oncaea* spp. (mean abundance: 71.67). Though juveniles (group V) also consumed a large amount of this prey (mean abundance: 60.50), the ratio value (2.39) indicates that *Oncaea* spp. plays an important role in the separation of these groups, because *Oncaea* spp. was present in almost all the gut contents of group II, but it was abundant in only a few gut contents of group V (table 4a). N'Da (1992) found that the diet of newly settled *M. surmuletus* was composed basically of pelagic prey, and Mazzola *et al.* (1999) reported that Copepoda, Polychaeta and Tanaidacea were the preferential prey of

Tabla 6. Disimilitud interespecífica entre grupos de longitudes similares: (a) grupo IV vs VI y (b) grupo I vs III. Sólo se presentan los componentes tróficos con razón >2. Los componentes se arreglaron descendientemente de acuerdo con el valor de su razón: $\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$. Para cada componente trófico se presenta el promedio de abundancia por grupo y el promedio de disimilitud.

Table 6. Interspecific dissimilarities between groups with similar lengths: (a) group IV vs VI and (b) group I vs III. Only the items with ratio value >2 are listed. The items were ranked (in descending order) according to their ratio value: $\bar{\delta}_i/SD(\delta_i)$. Mean abundance per group and mean dissimilarity are given for each food item.

(a) Promedio de disimilitud de Bray-Curtis = 54.98.

Especies	Abundancia media Grupo VI	Abundancia media Grupo IV	Disimilitud media	Razón
<i>Apseudes</i> sp.	2.14	0	1.02	6.18
Spionidae	1.43	0	0.82	2.34
<i>Diastylis richardi</i>	1.71	0	0.85	2.24

(b) Promedio de disimilitud de Bray-Curtis = 82.96.

Especies	Abundancia media Grupo I	Abundancia media Grupo III	Disimilitud media	Razón
Nereididae	0	6.67	3.20	4.85
<i>Nyctiphanes couchii</i>	58.17	0	5.76	3.04
<i>Pectinaria</i> spp.	0	3.67	3.13	2.88
<i>Apseudes</i> sp.	0	3.33	3.01	2.37
<i>Sternaspis scutata</i>	0	4.00	3.15	2.25
<i>Processa elegantula</i>	0	4.33	3.33	2.20

movimiento, tamaño, proximidad y otros estímulos básicos, junto con la adopción de tiempo de persistencia que se ajusta de acuerdo a experiencias recientes y estadios fisiológicos, puede resultar en la selección de los componentes más abundantes, los cuales pueden ser manejados con destreza en un tiempo relativamente corto (Hughes y Seed, 1995). Los patrones alimenticios descritos en este trabajo, son similares a los referidos para *M. barbatus* por Frogli (1988).

A medida que los peces se desarrollan, la tendencia es a reducir el número de presas por estómago, lo cual está relacionado con el costo de energía (Wahbeh y Ajiad, 1985). En consecuencia, la riqueza trófica y la disimilitud dentro de los grupos se incrementa con el desarrollo de los peces; el depredador comienza a consumir presas de tallas grandes, en consecuencia, el número de presas y componentes tróficos decaen. Lo anterior es más evidente entre los ejemplares de más edad de *Mullus surmuletus* (grupo I). Este patrón fue observado en *M. barbatus* y *M. surmuletus* por Frogli (1988), Machias y Labropoulou (2002) y Ross (1977) en trígidos.

La importancia de los poliquetos y los decápodos de tallas grandes en la dieta de *M. barbatus* se incrementa con la talla del pez. Un factor que puede explicar el cambio en la composición de la dieta es el cambio en la disponibilidad de las presas, que puede estar relacionado con la utilización de distintos hábitats a lo largo de la ontogenia del pez (Lombarte *et al.*, 2000; Machias y Labropoulou, 2002). Los hábitos alimenticios de ambas especies de *Mullus* se han especializado en invertebrados bentónicos, pero evolutivamente estas especies se han adaptado a distintos hábitats. Las diferencias morfológicas entre longitud del estómago, número de ciegos pilóricos, número de branquiespinas (Wirszubski, 1953; Labropoulou y Eleftheriou, 1997) y las papilas gustativas de los barbillones hioideos (Lombarte y Aguirre, 1997) son evidencias del papel que juegan estas diferenciaciones específicas en la segregación de los nichos tróficos entre *M. barbatus* y *M. surmuletus*. De esta forma, ambas especies maximizan la eficiencia en la búsqueda de las presas y reducen el traslape de su nicho trófico. Castillo-Rivera *et al.* (1996), en clupeidos, sugieren que las diferencias morfológicas entre especies están relacionadas con la capacidad específica de consumir cierto tipo de presas, mientras que el grado de especialización de sus hábitos alimenticios forma parte de las características que permiten la coexistencia de especies simpátricas.

La transición de la fase pelágica a la vida bentónica de juveniles y adultos, está acompañada por grandes cambios de las características físicas del ambiente de los peces. La talla de separación entre juveniles y adultos se encuentra alrededor de 11 cm L_T . De hecho, esta longitud del cuerpo coincide con la pérdida completa de los dientes del premaxilar. En los juveniles de ambas especies de salmonetes, la presencia de dientes cercanos a la región anterior de la mandíbula superior, sugiere que éstos son utilizados para la captura de presas activas, como lo indican las grandes proporciones de dichas presas en el estómago de ambas especies. La longitud correspondiente a la pérdida de dientes en la premaxila (10 cm) es menor a la

juvenile *M. surmuletus*. In *M. barbatus*, *Oncaea* spp. did not play an important role in the separation of juveniles and adults (group IV), whereas in *M. surmuletus* it played an important role in separating groups V and VI (tabla 5a). Hence, between sympatric species, one strategy for food partitioning is to vary the relative proportions of their items.

Among adult groups ($L_T \geq 12$ cm), the intra- and inter-specific feeding resource partitioning was more evident (mean Bray-Curtis dissimilarity >50%). In *M. barbatus*, the larger crustaceans (*Processa macrodactyla* and *Atelecyclops rotundatus*) were absent or began to appear among juveniles (group V), but they were an important item among adults (group IV) (table 4b). Finally, among the larger adult group, polychaetes became more common (group III) (table 4c). On the Cretan shelf, Machias and Labropoulou (2002) found that small crustaceans and crab megalops occurred mostly in the younger specimens of *M. barbatus* (48–167 mm L_T), while larger crustaceans (*Alpheus glaber* and *Solenocera membranacea*) occurred in greater percentages in the diet of adult fish (168–237 mm L_T). Among *M. surmuletus* adults (groups VI and I), *Nyctiphanes couchii* was the most important item in the dissimilarity between these groups (table 5b). Group I in particular showed a very high dominance (63.80%) of *N. couchii*, associated with the individuals sampled in March 1994; therefore, the importance of this food item may be overestimated, reflecting the capability of this fish to profit from a local population explosion instead of a generalized feeding habit. The importance of *N. couchii* at the beginning of spring may be related to a high availability of that prey during the period of highest productivity on the Catalan coast. Cabral and Murta (2002) suggested that fish resource partitioning was a short-term phenomenon that could be modified suddenly according to environmental changes. Casadevall *et al.* (1994) consider that the inclusion of a certain kind of prey is related to opportunistic selection, oriented towards the most abundant resource. That is, the more abundant the resource the higher the probability that it will be depredated. Strong response to smell, movement, size, proximity and other basic stimuli, together with the adoption of persistence times that are adjusted according to recent experiences and physiological states, should result in the selection of the largest, most vulnerable items that can be handled successfully in a relatively short time (Hughes and Seed, 1995). The pattern described in the present paper appears to be similar to that described for *M. barbatus* by Frogli (1988).

As fish develop, the trend is to reduce the number of prey per stomach, which is related to energy costs (Wahbeh and Ajiad, 1985). In consequence, the specific trophic richness and dissimilarity within the length groups increase with fish development; when the fish begin to eat a big prey size, the number of prey and item richness decrease. This becomes more evident in the oldest organisms (group I) of *M. surmuletus*. This pattern was observed by Frogli (1988) and Machias and Labropoulou (2002) in *M. barbatus* and *M. surmuletus*, and by Ross (1977) in searobins.

longitud donde se da el cambio en la dieta de ambas especies (Aguirre, 1997). Este y otros factores como el desarrollo de la capacidad digestiva (Molinero y Flos, 1991), las limitaciones morfológicas (Lilly y Fleming, 1981), o las diferencias en la capacidad sensitiva (Lombarte y Aguirre, 1997), podrían ser en parte los responsables del cambio en la dieta.

En general, en la costa catalana el recurso trófico de *M. barbatus* y *M. surmuletus* está bien distribuido. Este mismo fenómeno se ha observado en Italia (Badalamenti, *et al.*, 1992), Túnez (Gharbi y Ktari, 1979), e Israel (Golani, 1994) para estas especies simpátricas. Entre los grupos de adultos *M. barbatus* consume más Polychaeta (Spionidae, Nereididae, Pectinaria spp., *Sternaspis scutata*) que *M. surmuletus*. La mayor cantidad de componentes tróficos que son consumidos sólo por *M. barbatus* son especies asociadas principalmente a fondos de detritos, fango y arena, y ocasionalmente a fondos rocosos; mientras que las presas consumidas sólo por *M. surmuletus* son especies asociadas principalmente a fondos arenosos y rocosos, y ocasionalmente al fango (Guille y Soyer, 1970; Desbruyères *et al.*, 1972–1973).

En general, la dieta de ambas especies está compuesta por tres grupos de componentes tróficos: (a) animales bentónicos fijos o con movilidad restringida, crípticos o miméticos, por ejemplo, poliquetos (*Pectinaria* spp., *Sternaspis scutata*), cumaceos (*Diastylis richardi*, *Iphinoe serrata*), y anfípodos (*Eugerdia* sp., *Westwoodilla rectirostris*); (b) animales nectónicos con migraciones diarias a lo largo de la columna de agua, por ejemplo, copépodos (*Oncaea* spp.), misidáceos (*Nyctiphanes couchii*, *Gastrosaccus normani*), y larvas de decápodos (*Atelecyclus rotundatus*, *Liocarcinus depurator*); y (c) animales bentónicos de tallas grandes que viven en galerías o enterrados (*Processa elegantula*, *Goneplax rhomboides*).

Una amplia variedad de presas bentónicas y nectónicas fueron consumidas por *M. barbatus* y *M. surmuletus*, estas especies simpátricas consumen un amplio intervalo de presas similares. En los organismos ≤ 11 cm L_T (recién asentados y juveniles) la separación trófica entre especies es muy poco nítida; sin embargo, en los organismos > 11 cm L_T las diferencias son muy claras. Mientras que dentro de una misma especie, los cambios en la composición trófica son evidentes a lo largo de la ontogenia, los cambios intra e interespecíficos se tornan más evidentes con el desarrollo del pez. Los patrones alimenticios descritos en este estudio enfatizan la importancia de la estrategia de partición trófica que facilita la ocurrencia intra e inter específica de estas especies simpátricas.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por los proyectos MED92/009 y 1541/PCP de la CEE. Queremos agradecer especialmente a Pere Abello, Anna Bozzano, Joan Cartes, (ICM, CSIC), Nuria Méndez, Germán Ramírez (ICMyL, UNAM) y Laura Sánchez (CICIMAR, IPN) por la ayuda en la determinación de los componentes tróficos. A Germán Ramírez por el dibujo de las figuras. A los revisores anónimos por sus comentarios y

The importance of polychaetes in the diet of *M. barbatus* and large-size decapods in the diet of *M. surmuletus* is known to increase with fish size. A possible factor behind this shift in feeding habits is a change in prey availability, which may be related to changes in habitat as fish grow (Lombarte *et al.*, 2000; Machias and Labropoulou, 2002). The feeding habits of both species of *Mullus* have specialized towards benthic invertebrates, but they have evolved to adapt to different habitats. The morphological differentiation between gut length, number of pillory caeca and number of gill rakers (Wirszubski, 1953; Labropoulou and Eleftheriou, 1997), and the taste buds of the hyoid barbel (Lombarte and Aguirre, 1997) are evidence of the role of those specific differentiations in the trophic niche segregation between *M. barbatus* and *M. surmuletus*. Thus, both species maximize the efficiency of foraging and reduce the trophic niche overlap. Castillo-Rivera *et al.* (1996) suggested that the morphological differences between clupeid species are related to the specific capability to consume a certain kind of item, and that the degree of specialization of their feeding habits are the features that allow the coexistence of sympatric species.

The transition from a pelagic phase to a benthic-oriented juvenile and adult phase involves a major change in the physical characteristics of the fish environment. Threshold size to separate juveniles from adults appears to be 11 cm L_T . In fact, the body length corresponding to this shift coincides with the loss of teeth from the premaxilla. In juvenile red mullet, the presence of teeth on the upper jaw near the tip of the snout suggests that these teeth are used for seizing active prey, as indicated by the high proportion of active animals in the stomachs of both species. The length corresponding to the loss of teeth from the premaxilla (10 cm) was lower than the diet shift in both species (Aguirre, 1997). This and other factors such as development of the digestion capability (Molinero and Flos, 1991), morphological limitations (Lilly and Fleming, 1981) or different sensory capabilities (Lombarte and Aguirre, 1997), are probably responsible for this diet shift.

In general, the food resource of *M. barbatus* and *M. surmuletus* on the Catalan coast was well distributed. The same phenomenon was observed in Italy (Badalamenti *et al.*, 1992), Tunisia (Gharbi and Ktari, 1979) and Israel (Golani, 1994) for these sympatric species. In adult groups, *M. barbatus* ate more polychaetes (Spionidae, Nereididae, *Pectinaria* spp., *Sternaspis scutata*) than *M. surmuletus*. The majority of items eaten only by *M. barbatus* were species associated mainly with detritus, muddy and sandy bottoms, and occasionally with rocky bottoms, whereas the prey consumed only by *M. surmuletus* were species primarily associated with sandy and rocky bottoms, and occasionally with muddy bottoms (Guille and Soyer, 1970; Desbruyères *et al.*, 1972–1973).

In general, the diet of both species was composed of three groups of common food items: (a) stationary benthic animals or with restricted mobility, cryptic or mimetic, for example, polychaetes (*Pectinaria* spp., *Sternaspis scutata*), cumaceans (*Diastylis richardi*, *Iphinoe serrata*) and amphipods (*Eugerdia*

sugerencias a este manuscrito. También queremos agradecer a Ana Roque (IRTA, Generalitat de Catalunya) por sus comentarios al manuscrito y las correcciones al inglés.

Referencias

- Aguirre, H. (1997). Presence of dentition in the premaxilla of juvenile *Mullus barbatus* and *M. surmuletus*. *J. Fish Biol.*, 51: 1186–1191.
- Badalamenti, F., D'Anna, G., Fazio, G., Gristina, M. and Lipari, R. (1992). Relazioni trofiche tra quattro specie ittiche catturate su differenti substrati nel Golfo di Castellammare (Sicilia N/O). *Biologia Marina*, suppl. al Notiziario SIBM, 1: 145–150.
- Bray, J.R. and Curtis, J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27: 325–349.
- Cabral, H.N. and Murta, A.G. (2002). The diet of blue whiting, hake, horse mackerel and mackerel off Portugal. *J. Appl. Ichthyol.*, 18(1): 14–23.
- Casadevall, M., Matallanas, J. and Bartolí, T. (1994). Feeding habits of *Ophichthus rufus* (Anguilliformes, Ophichthidae) in the western Mediterranean. *Cybiu*, 18: 431–440.
- Castillo-Rivera, M., Kobelkowsky, A. and Zamayoa, V. (1996). Food resource partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *J. Fish Biol.*, 49: 1102–1111.
- Charnov, E.L., Orinas, G.H. and Hyatt, K. (1976). Ecological implications of resource depression. *Am. Nat.*, 110: 247–259.
- Clarke, K.R. and Warwick, R.M. (1994). Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council, UK, 144 p.
- Desbroyères, D., Guille, A. and Ramos, J. (1972–1973). Bionomie benthique du Plateau Continental de la Côte Catalane Espagnole. *Vie Milieu*, 2: 335–363.
- Frogia, C. (1988). Food preferences of juvenile red mullet *Mullus barbatus* in a western Adriatic nursery ground (Osteichthyes: Mullidae). *Rapp. Comm. Int. Expl. Sci. Mer Médit.*, 31: 2: 263.
- Gharbi, H. and Ktari, M.H. (1979). Régime alimentaire des rougets (*Mullus barbatus* Linnaeus, 1758 et *Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758) du Golfe de Tunis. *Bull. Inst. Nat. Sci. Tech. Océanogr. Pêche, Salammbô*, 6: 41–52.
- Golani, D. (1994). Niche separation between colonizing and indigenous goatfish (Mullidae) along the Mediterranean coast of Israel. *J. Fish Biol.*, 45: 503–513.
- Guille, A. and Soyer, J. (1970). Bionomie benthique du Plateau Continental de la Côte Catalane Française. II. Les communautés de la macrofauna. *Vie Milieu*, 21(B): 149–280.
- Hughes, R.N. and Seed, R. (1995). Behavioural mechanisms of prey selection in crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 193: 225–238.
- Labropoulou, M. and Eleftheriou, A. (1997). The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: Importance of morphological characteristics in prey selection. *J. Fish Biol.*, 50: 324–340.
- Lilly, G.R. and Fleming, A.M. (1981). Size relationships in predation by Atlantic cod, *Gadus morhua*, on capelin, *Mallotus villosus*, and sand lance, *Ammodytes dubius*, in the Newfoundland area. *NAFO Scientific Council Studies*, 1: 41–45.
- Lombarte, A. and Aguirre, H. (1997). Quantitative differences in the chemoreceptor systems in the barbels of two species of Mullidae (*Mullus surmuletus* and *M. barbatus*) with different bottom habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 150: 57–64.
- Lombarte, A., Recasens, L., Gonzales, M. and Gil de Sola, L. (2000). Spatial segregation of two species of Mullidae (*Mullus surmuletus* and *Mullus barbatus*) in relation to habitat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 206: 239–249.
- Machias, A. and Labropoulou, M. (2002). Intra-specific variation in resource use by red mullet, *Mullus barbatus*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 55: 565–578.
- sp., *Westwoodilla rectirostris*); (b) nektonic animals with daily migrations through the water column, for example, copepods (*Oncaea* spp.), mysids (*Nyctiphanes couchii*, *Gastrosaccus normani*) and decapod larvae (*Ateleocyclus rotundatus*, *Liocarcinus depurator*); and (c) big benthic animals that live in galleries or burrows (*Processa elegantula*, *Goneplax rhomboides*).
- A wide variety of benthic and nektonic items were consumed by *M. barbatus* and *M. surmuletus*. These sympatric species feed on a similarly wide range of prey. Among newly settled and juvenile individuals ($L_T \leq 11$ cm), the trophic separation between species was not apparent, but among fish >11 cm L_T , this trophic segregation was very clear. Within the same species, however, trophic changes were evident throughout their ontogeny. Both the intra- and interspecific trophic differences were more evident as the fish aged. The feeding patterns described in the present study emphasize the importance of the food partitioning strategy to allow the intra- and interspecific occurrence of these sympatric species.

Acknowledgements

This work was supported by EC projects MED92/009 and 1541/PCP. Special thanks to Pere Abello, Anna Bozzano, Joan Cartes (ICM, CSIC), Nuria Méndez, Germán Ramírez (ICMyL, UNAM) and Laura Sánchez (CICIMAR, IPN) for their help with the identification of trophic components, and to Germán Ramírez for drawing the figures. We would like to thank the anonymous reviewers for their valuable comments and suggestions on the manuscript. We also thank Ana Roque (IRTA, Generalitat de Catalunya) for her comments on the manuscript and for help with English corrections.

English translation by the authors.

- Mazzola, A., Lopiano, L., La Rosa, T. and Sarà, G. (1999). Diel feeding habits of juveniles of *Mullus surmuletus* (Linnaeus, 1758) in the lagoon of the Stagnone di Marsala (western Sicily, Italy). *J. Appl. Ichthyol.*, 15(3): 143–148.
- Molinero, A. and Flos, R. (1991). Influence of sex and age on the feeding habitats of the common sole *Solea solea*. *Mar. Biol.*, 111: 493–501.
- N'Da, K. (1992). Régime alimentaire du rouget de roche *Mullus surmuletus* (Mullidae) dans le nord du Golfe de Gascogne. *Cybiu*, 16: 159–167.
- Ross, S.T. (1977). Patterns of resource partitioning in searobins (Pisces: Triglidae). *Copeia*, 3: 561–571.
- Wahbeh, M.I. and Ajiad, A. (1985). The food and the feeding habitats of the goatfish, *Parupeneus barberinus* (Lecepede), from Aquaba, Jordan. *J. Fish Biol.*, 27(2): 147–154.
- Wirzbuski, A. (1953). On the biology and the biotope of the red mullet *Mullus barbatus* L. *Sea Fish. Res. Station Bull.*, Haifa, 7: 1–20.