



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA MORFOLÓGICA Y TRÓFICA EN  
PECES DE DOS BAHÍAS DEL PACÍFICO COLOMBIANO.

T E S I S

Que para obtener el grado de

**Doctor en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación en Biología Marina)

P r e s e n t a

**Esteban Galindo Arana**

La Paz, Baja California Sur, junio de 2025.

## ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 11:00 horas del día 09 del Mes de junio del 2025, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**"VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA MORFOLÓGICA Y TRÓFICA EN PECES DE DOS BAHÍAS DEL PACÍFICO COLOMBIANO"**

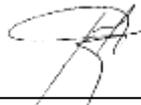
Presentada por el alumno:

**ESTEBAN GALINDO ARANA**

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **BIOLOGÍA MARINA**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

### LA COMISIÓN REVISORA



Dr. César Augusto Salinas Zavala  
Co-Director de Tesis



Dr. Andrés Felipe Navia  
Co-Director de Tesis



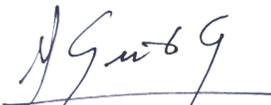
Dra. María Verónica Morales  
Co-Tutora de Tesis



Dr. Victor Hugo Cruz Escalona  
Co-Tutor de Tesis



Dr. Jose Julián Tavera Vargas  
Co-Tutor de Tesis



Dra. Alejandra Nieto Garibay,  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos



La Paz, Baja California Sur, a 11 de junio de 2025.

Los miembros del comité de tesis del (la) estudiante ESTEBAN GALINDO ARANA del Programa de Doctorado en Ciencias en el Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo.Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio:

iThenticate

- Filtros utilizados:

Bibliografía

- Porcentajes de similitud:

9%

Se muestra captura de pantalla



Director-Co/Directores

Dr. César Augusto Salinas Zavala

Dr. Andrés Felipe Navia

Estudiante

Esteban Galindo Arana

Personal técnico de asesoría en el análisis

Lic. Ana María Talamantes Cota

## **Conformación de Comités**

### **Comité Tutorial**

Dr. César Augusto Salinas Zavala  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Director de Tesis

Dr. Andrés Felipe Navia  
Fundación colombiana para la investigación y conservación de tiburones y rayas,  
SQUALUS  
Co-Director de Tesis

Dra. María Verónica Morales Zárate  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Tutora de Tesis

Dr. José Julián Tavera Vargas  
Universidad del Valle, Colombia.  
Co-Tutor de Tesis

Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona  
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, CICIMAR-IPN.  
Co-Tutor de Tesis

### **Comité Revisor de Tesis**

Dr. César Augusto Salinas Zavala  
Dr. Andrés Felipe Navia  
Dra. María Verónica Morales Zárate  
Dr. José Julián Tavera Vargas  
Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona

### **Jurado de Examen**

Dr. César Augusto Salinas Zavala  
Dr. Andrés Felipe Navia  
Dra. María Verónica Morales Zárate  
Dr. José Julián Tavera Vargas  
Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona

### **Suplentes**

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón  
Dr. Daniel Bernardo Lluch Cota

## Resumen

La variación intraespecífica del nicho moldea la estructura y función de las redes tróficas, pero aún sabemos poco sobre la magnitud y los factores que impulsan la variación trófica dentro de las especies en comunidades con alta riqueza de especies. En este trabajo examinamos cómo los factores intrínsecos (sexo y estadio de vida) y extrínsecos (localidad y temporada) afectan a la composición de la dieta y a la amplitud del nicho trófico de las especies de peces tropicales. Específicamente, estudiamos especies simpátricas de hábitos alimentarios bentopelágicos (*Stellifer ericymba*, *S. melanocheir*, *S. zestocarus*, y *Larimus argenteus*) y bentónicos (*S. strabo*, *Cathorops manglarensis*, *Notarius troschelii*, y *Urotrygon rogersi*) en la costa central del Pacífico colombiano. En general, observamos fuertes efectos espaciales y temporales que impulsan la variación en el consumo de (i) anfípodos, copépodos y decápodos para las especies bentopelágicas y (ii) moluscos y poliquetos para las especies bentónicas. Observamos poca variación trófica de acuerdo con el sexo; sin embargo, sorprendentemente, la mayoría de las especies mostraron poca variación ontogenética en la dieta. El efecto espacial sobre la amplitud del nicho trófico fue congruente entre especies, lo que podría estar relacionado con diferencias en la diversidad de recursos disponibles entre las bahías. Posteriormente, examinamos cómo las relaciones de parentesco entre las especies afectan la dinámica temporal de la variación intraespecífica de dos atributos del nicho trófico: la amplitud de nicho y la especialización individual. Encontramos que especies cercanamente emparentadas presentaron dinámicas temporales de la amplitud de nicho trófico más similares entre ellas que entre especies lejanamente emparentadas, lo cual podría estar relacionado a la tendencia de especies cercanas de exhibir morfologías y usos de hábitat similares. Sin embargo, la especialización individual no se vio afectada por las relaciones de parentesco, siendo congruente con un amplio cuerpo teórico que sugiere que este atributo varía de manera especie-específica. Además, esta independencia de las relaciones de parentesco posiciona a la especialización individual como un plausible mecanismo de partición de nicho entre especies con altas similitudes tróficas. Finalmente, usamos un análisis de morfometría geométrica sobre modelos tridimensionales de alta resolución de las estructuras tróficas y simulaciones biomecánicas para determinar si los patrones de variación intraespecífica trófica se correlacionaban con los patrones de variación morfológica y funcional (desempeño biomecánico) de dichas estructuras, así como la interacción forma-función. Con algunas excepciones, observamos poca congruencia tanto entre la variación trófica y la variación morfológica y funcional, así como entre la variación morfológica y funcional (fenómeno “many-to-one mapping”). Dichos hallazgos indican que la conducta trófica es probablemente un rasgo fenotípico más relevante que la variación morfológica y funcional para el desempeño trófico. Nuestros resultados revelan la compleja interacción entre los factores intrínsecos y extrínsecos que moldean la explotación de los recursos por parte de los peces costeros de ambientes altamente dinámicos como estuarios y manglares. Este alto nivel de plasticidad trófica en escalas espaciotemporales finas es un componente crítico tanto para la persistencia de las poblaciones marinas como para la estabilidad de las redes tróficas locales.

**Palabras clave:** variación de nicho, ecología trófica, morfología trófica, biomecánica, peces costeros

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9267-9425>

Vo. Bo. Co-Directores de Tesis



Dr. César Augusto Salinas Zavala



Dr. Andrés Felipe Navia

## Summary

Intraspecific niche variation shapes the structure and function of food webs, but we still know little about the magnitude and drivers of within-species trophic variation in species-rich communities. In this paper we examine how intrinsic (sex and life stage) and extrinsic (locality and season) factors affect diet composition and trophic niche width of tropical fish species. Specifically, we studied sympatric species of benthopelagic (*Stellifer ericymba*, *S. melanocheir*, *S. zestocarus*, and *Larimus argenteus*) and benthic (*S. strabo*, *Cathorops manglarensis*, *Notarius troschellii*, and *Urotrygon rogersi*) feeding habits on the central Pacific coast of Colombia. Overall, we observed strong spatial and temporal effects driving variation in the consumption of (i) amphipods, copepods, and decapods for benthopelagic species and (ii) mollusks and polychaetes for benthic species. We observed little sexual diet variation; however, surprisingly, most species showed little ontogenetic diet variation. The spatial effect on trophic niche width was congruent among species, which might be related to differences in the diversity of available resources between bays. Then, we examined how phylogenetic relationships among species affect the temporal dynamics of intraspecific variation in two trophic niche traits: niche width and individual specialization. We found that closely related species exhibited more similar temporal dynamics of trophic niche width between them than between distantly related species, which could be related to the tendency of closely related species to exhibit similar morphologies and habitat uses. However, individual specialization was not affected by phylogenetic relationships, consistent with a large body of theory suggesting that this attribute varies in a species-specific manner. Furthermore, this independence of phylogenetic relationships positions individual specialization as a plausible mechanism of niche partitioning among species with high trophic similarities. Finally, we used geometric morphometric analysis on high-resolution three-dimensional models of trophic structures and biomechanical simulations to determine whether patterns of intraspecific trophic variation correlated with patterns of morphological and functional variation of those structures, as well as form-function interaction. With some exceptions, we observed little congruence both between trophic variation and morphological and functional variation (biomechanical performance), as well as between morphological and functional variation (“many-to-one mapping” phenomenon). These findings indicate that trophic behavior is probably a more relevant phenotypic trait than morphological and functional variation for trophic performance. Our results reveal the complex interplay between intrinsic and extrinsic factors that shape resource exploitation by coastal fishes in highly dynamic environments such as estuaries and mangroves. This high level of trophic plasticity at fine spatiotemporal scales is a critical component of both the persistence of marine populations and the stability of local food webs.

**Keywords:** niche variation, trophic ecology, trophic morphology, biomechanics, shore fish

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9267-9425>

Vo. Bo. Co-Directores de Tesis

  
Dr. César Augusto Salinas Zavala

  
Dr. Andrés Felipe Navia

## Dedicatoria

“La vida sigue su camino y es obstinada e inquieta ¿Cómo encantar de nuevo el mundo y confiar en que este estremecimiento puede mostrar otros caminos?”

María Isabel Galindo

Cuando mi perro decidió que era momento de trascender, mi hermana me regaló unas palabras, quizás también preparándome para su partida:

“...Te abrazo con todo mi corazón y te mando mucha fuerza para aceptar la manera en que la vida corre. Se acompañaron como puede hacerse con lo más amado. A pesar del dolor, sólo puede agradecerse su presencia, la aparición de su alma cómplice que se cruzó en este mundo con la tuya. Honrar su tránsito y su transformación en otras formas. Caminará luminoso hacia otros lugares que se nos escapan ahora, pero que podemos sentir en el color del cielo, en el impulso del viento, en la corteza de los árboles”, “...Te mando mi amor y la confianza para saber que somos parte de este movimiento constante que es muerte y potencia vital, siempre.”

Este trabajo solo pudo ser finalizado gracias al empuje que de alguna forma mi hermana me hizo llegar desde otros planos. Por ello, este trabajo doctoral está dedicado a la memoria de ella, a esa alma bella, sabia y poderosa que, aunque ahora se despojó de su cuerpo y se transformó, nos sigue guiando por el camino del amor y el buen accionar. Gracias por siempre ser tú, por mostrarnos la pureza de tu corazón, por ser mi maestra. Te amo infinitamente.

## **Agradecimientos**

Agradezco a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca otorgada (No. 787193) y al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR) y a la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos por todo el apoyo integral que permitió la finalización de este manuscrito.

También tengo infinitos agradecimientos hacia mi comité tutorial por todo el apoyo y la paciencia que me brindaron durante el doctorado, en especial en los momentos más difíciles. Agradezco enormemente a los miembros de la fundación Squalus, del Laboratorio de Cefalópodos del CIBNOR, del Laboratorio de Ictiología de la Universidad del Valle, y de las comunidades de Juanchaco y La Bocana, quienes desde lo profesional y personal cumplieron un rol relevante para el desarrollo y finalización de este proyecto. Gracias también a los investigadores Raul Costa Pereira, Diego Aguirre, Adam Summers y Matthew Kolmann por toda la ayuda en diferentes aspectos del desarrollo de este proyecto.

A mi madre Aida, y a Fercha y Juanca, gracias por todo. También a mis hermanas y hermano, a Margarita, y a mis bellos sobrinos que con su presencia durante los momentos más difíciles han sido la energía necesaria para superar cualquier obstáculo. Los momentos compartidos en La Marea jamás los olvidaré.

## Contenido

Resumen .....	i
Summary .....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Contenido.....	vi
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas.....	xii
Abreviaturas.....	xiii
<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>2. ANTECEDENTES .....</b>	<b>8</b>
<b>3. JUSTIFICACIÓN .....</b>	<b>12</b>
<b>4. HIPÓTESIS .....</b>	<b>14</b>
<b>5. OBJETIVOS .....</b>	<b>15</b>
5.1 Objetivo general .....	15
5.2 Objetivos particulares .....	15
<b>6. MATERIAL Y MÉTODOS .....</b>	<b>16</b>
6.1 Área de estudio .....	16
6.2 Recolecta y procesamiento de muestras .....	18
6.3 Fotogrametría para la obtención de modelos 3D .....	20
6.4 Marcaje anatómico y superposición Procrustes local.....	21
6.5 Análisis de datos.....	22
6.5.1 Variación intraespecífica trófica .....	22
6.5.2 Efecto de la inercia filogenética en la variación intraespecífica trófica .....	25
6.5.3 Variación intraespecífica morfológica y funcional.....	27
<b>7. RESULTADOS.....</b>	<b>32</b>
7.1 Composición trófica.....	32
7.2 Predictores de la composición trófica.....	33
7.3 Efecto de la inercia filogenética en la variación intraespecífica trófica.....	38
7.4 Variación intraespecífica morfológica y funcional .....	40
<b>8. DISCUSIÓN .....</b>	<b>51</b>
8.1 Limitaciones metodológicas.....	51
8.2 Inercia filogenética .....	52
8.3 Variación intraespecífica trófica y su relación con la variación morfofuncional .....	54
<b>9. CONCLUSIONES.....</b>	<b>65</b>
<b>10. LITERATURA CITADA .....</b>	<b>67</b>
<b>11. ANEXOS .....</b>	<b>81</b>
Anexo A. Escenario fotográfico empleado para la toma de fotografías de las estructuras morfológicas (a). Ejemplo de las dos perspectivas usadas para la creación de los modelos 3D (b). .....	81
Anexo B. Configuración de marcas anatómicas usado en las especies de <i>Stellifer</i> y <i>Urotrygon rogersi</i> .....	81

Anexo C. Marcas anatómicas usadas para el análisis de variación morfológica y funcional en cráneos de <i>Stellifer</i> spp. en vista dorsal (a) y lateral (b), y mandíbulas de <i>Urotrygon rogersi</i> (b). .....	82
Anexo D. Tamaños de muestra por sexo, estadio de vida y época para cada especie en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM). La completitud del muestreo de cada subgrupo se muestra en paréntesis. ND = sexo no determinado. Lt = Longitud total.....	83
Anexo E. Análisis de componentes principales mostrando los ejes de mayor variación morfológica de 10 individuos de <i>S. zestocarus</i> y sus respectivas réplicas. Nótese el agrupamiento de las réplicas por cada individuo sin sobreposición con réplicas de otro individuo dentro del morfoespacio, indicando una precisión adecuada en la ubicación de las marcas anatómicas.....	84
Anexo F. Análisis de varianza Procrustes (ANOVAp) mostrando el efecto de la asimetría direccional (factor lado), asimetría fluctuante (lado X individuo) y error de medición (lado X individuo X réplica) en la morfología de 10 individuos de <i>S. zestocarus</i> . Se muestran los grados de libertad (GL), suma de cuadrados (SC), media de suma de cuadrados (MS), coeficiente de determinación (R <sup>2</sup> ), estadístico F y Z, y el valor de probabilidad. ....	84
Anexo G. Ejemplo de simulación biomecánica del sistema de 4 barras utilizado en <i>Stellifer</i> spp. .....	85
Anexo H. Valores del índice de importancia relativa específico de la presa (%PSIRI) de los ítems de presa y las categorías de presa (en negrita) encontrados en los contenidos estomacales de cada especie en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM). ....	86
Anexo I. Categorías de presa que contribuyeron significativamente al efecto del predictor dentro de cada bahía, así como la devianza proporcional de cada presa. Negrita indica valores estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ). Dev: devianza. ....	91
Anexo J. Variación de la amplitud del nicho trófico (distancia de los miembros individuales al centroide del grupo; distancia al centroide) según el estadio de vida (juveniles = recuadros marrones; adultos = recuadros morados) y el sexo (hembras = recuadros grises; machos = recuadros verdes) de las especies consumidoras en BB (paneles azules) y MB (paneles rojos). En cada panel se muestra el estadístico y el valor p (valores significativos en negrita) de las pruebas univariadas (t = prueba t-student, MW = prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney) utilizadas para comparar los grupos. ....	93
Anexo K. Variación en la amplitud del nicho trófico (distancia de los miembros individuales al centroide del grupo; distancia al centroide) de las especies consumidoras en la Bahía de Buenaventura (BB; paneles azules) y la Bahía de Málaga (MB; paneles rojos) durante las épocas seca (puntos amarillos) y lluviosa (puntos verdes). En cada panel se muestra el estadístico y el valor p (valores significativos en negrita) de las pruebas univariadas (t = prueba t-student, MW = prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney, W-F = prueba F de Welch) utilizadas para comparar los grupos.....	94
Anexo L. Resultados del MLG multivariado para evaluar el efecto de la Bahía en la dieta de las especies. Para cada especie se muestran las categorías de presa que contribuyeron significativamente al efecto del predictor, así como la devianza proporcional de cada presa. Negrita indica valores estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ). Dev: devianza. ....	95
Anexo M. Variación de la amplitud del nicho trófico (distancia de los miembros individuales al centroide del grupo; distancia al centroide) para las especies consumidoras entre BB (recuadros azules) y MB (recuadros rojos). En cada panel se muestra el estadístico y el valor p (valores	

significativos en negrita) de las pruebas univariadas (MW = prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney, W-F = prueba F de Welch) utilizadas para comparar los grupos. ....	96
Anexo N. Valores mensuales del índice de especialización medio Vobs y el valor nulo medio Vexp para cada especie en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM). Valores en negrita indican un Vobs significativamente diferente de la distribución nula. También se muestra el tamaño de muestra (N) de los individuos y de las presas (en paréntesis) usado para estimar el Vobs. ....	97
Anexo O.- Artículo publicado: Spatiotemporal patterns of trophic niche variation within and among species of tropical coastal fishes.....	98
Anexo P.- Artículo sometido: Decoupled intraspecific variation in diet and functional morphology in a benthic marine predator.....	112

## Lista de figuras

- Figura 1.** Área de estudio mostrando las localidades de muestreo en la zona externa de la Bahía de Buenaventura (BB) y de Bahía Málaga (BM). La flecha muestra la ubicación del Puerto de Buenaventura (PB). .....17
- Figura 2.** Gráficos de barras anidados mostrando la composición trófica de las especies en la Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM) basada en el índice de importancia específica de la presa (%PSIRI). .....32
- Figura 3.** Biplot de ordenación de variables latentes que muestra las categorías de presas implicadas en las diferencias tróficas entre juveniles (elipse amarilla con línea discontinua) y adultos (elipse morada con línea continua) de dos especies bentónicas (a-f) y las diferencias tróficas entre hembras (elipse verde con línea discontinua) y machos (elipse violeta sin línea) de una especie bentopelágica (g-h) en BB (paneles azules) y MB (paneles rojos). Las presas que contribuyen fuertemente al efecto predictor identificado por los modelos lineales generalizados multivariantes (MGLM) se muestran como vectores gráficos (abreviaturas en negrita) dentro de cada gráfico. (Los símbolos de las presas son cortesía de la Red de Integración y Aplicación del Centro de Ciencias Medioambientales de la Universidad de Maryland-ian.umces.edu/symbols/). .....35
- Figura 4.** Biplot de ordenación de variables latentes que muestra las categorías de presas implicadas en las diferencias intraespecíficas de especies consumidoras bentopelágicas (a-d, g-h) y especies bentónicas (e-f, i-k) en BB (paneles azules) y MB (paneles rojos) entre las estaciones seca (elipse amarilla con línea discontinua) y lluviosa (elipse verde con línea continua). Las presas que contribuyen fuertemente al efecto predictor identificado por los modelos lineales generalizados multivariantes (MGLM) se muestran como vectores gráficos (abreviaturas en negrita) dentro de cada gráfico. ....36
- Figura 5.** Biplot de ordenación de variables latentes que muestra las categorías de presas implicadas en las diferencias tróficas de las especies consumidoras entre BB (elipse azul con línea discontinua) y MB (elipse roja con línea continua). Las presas que contribuyen fuertemente al efecto predictor identificado por los modelos lineales generalizados multivariantes (MGLM) se muestran como vectores gráficos (abreviaturas en negrita) dentro de cada gráfico. ....37
- Figura 6.** Variación temporal del grado de especialización individual (A) y amplitud de nicho trófico (B) de las especies en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM). Los círculos y cuadrados representan los valores individuales y el promedio mensual, respectivamente. ....39
- Figura 7.** Diagrama de cajas mostrando la variación en la fuerza de correlación interespecífica de la dinámica temporal del índice de especialización individual y amplitud de nicho trófico en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM) a lo largo de tres niveles de inercia filogenética. ....40
- Figura 8.** Trayectorias alométricas de la morfología trófica de *S. ericymba* a lo largo de los valores ajustados del componente principal 1(CP1) (a). Gráficos de deformación de los modelos 3D junto al gráfico de vectores mostrando los principales aspectos de la forma (elipses negras) que cambiaron a lo largo de la ontogenia, en donde puntos naranjas y grises indican la configuración de marcas anatómicas deformados hacia la talla mínima y máxima, respectivamente (b). ....41
- Figura 9.** Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) de *S. ericymba*, mostrando los ejes de mayor variación morfológica dentro del morfoespacio de acuerdo con la localidad (BB: elipses y puntos azules; BM: Elipses y puntos rojos) (a). Diagrama de cajas mostrando la variación morfológica entre las localidades (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) (b). ....42

- Figura 10.** Análisis de regresión mostrando la relación entre la talla (log (TC): logaritmo natural del tamaño del centroide) y el coeficiente de transmisión cinemática maxilar (TCM) en *S. ericymba* (a). Diagrama de cajas mostrando la variación funcional de acuerdo con la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) (b). Relación entre la variación morfológica y la variación funcional en cada localidad.....42
- Figura 11.** Trayectorias alométricas de la morfología trófica de *S. melanocheir* a lo largo de los valores ajustados del componente principal 1 (CP1) (a). Gráficos de deformación de los modelos 3D junto al gráfico de vectores mostrando los principales aspectos de la forma (elipses negras) que cambiaron a lo largo de la ontogenia, en donde puntos naranjas y grises indican la configuración de marcas anatómicas deformados hacia la talla mínima y máxima, respectivamente (b).....43
- Figura 12.** Análisis de componentes principales (ACP) de *S. melanocheir*, mostrando los ejes de mayor variación morfológica (CP1 y CP2) dentro del morfoespacio de acuerdo con la localidad (a) y la época (b). Los diagramas de cajas dentro de cada ACP muestran la variación morfológica de acuerdo con la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) y la época (Lluviosa: L; Seca: S). .....44
- Figura 13.** Análisis de regresión mostrando la relación entre la talla (log (TC): logaritmo natural del tamaño del centroide) y el coeficiente de transmisión cinemática maxilar (TCM) en *S. melanocheir* (a). Diagrama de cajas mostrando la variación funcional de acuerdo con la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) (b) y la época (Lluviosa: L; Seca: S) (c). Relación entre la variación morfológica y la variación funcional en cada localidad. ....44
- Figura 14.** Trayectorias alométricas de la morfología trófica de *S. zestocarus* a lo largo de los valores ajustados del componente principal 1 (CP1) (a). Análisis de componentes principales (ACP), mostrando los ejes de mayor variación morfológica (CP1 y CP2) dentro del morfoespacio de acuerdo con la localidad (b) y la interacción entre la localidad y el sexo (b). Los diagramas de cajas dentro de cada ACP muestran la variación morfológica de acuerdo con la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) y la interacción entre la localidad y el sexo (Hembra: H; Macho: M).....46
- Figura 15.** Gráficos de deformación de los modelos 3D junto al gráfico de vectores mostrando los principales aspectos de la forma (elipses negras) que cambiaron a lo largo del componente principal 1 (CP1) en *S. zestocarus*, en donde puntos naranjas y grises indican la configuración de marcas anatómicas deformados hacia el valor mínimo y máximo del CP1, respectivamente. ....46
- Figura 16.** Análisis de regresión mostrando la relación entre la talla (log (TC): logaritmo natural del tamaño del centroide) y el coeficiente de transmisión cinemática maxilar (TCM) en *S. zestocarus* (a). Diagrama de cajas mostrando la variación funcional de acuerdo con el sexo (Hembra: H; Macho: M) (b) y la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) (c). Relación entre la variación morfológica y la variación funcional en cada localidad.....47
- Figura 17.** Análisis de componentes principales (ACP) de *U. rogersi*, mostrando los ejes de mayor variación morfológica (CP1 y CP2) dentro del morfoespacio de acuerdo con el sexo (Hembra: Elipses y puntos morados; Machos: Elipses y puntos verdes) (a). Diagrama de cajas mostrando la variación morfológica entre los sexos (H: Hembra; M: Macho) (b). Gráficos de deformación de los modelos 3D junto al gráfico de vectores mostrando los principales aspectos de la forma (elipses negras) que cambiaron a lo largo del componente principal 2 (CP2), en donde puntos naranjas y grises indican la configuración de marcas anatómicas deformados hacia el valor mínimo y máximo del CP2, respectivamente. ....49

**Figura 18.** Análisis de regresión mostrando la relación entre la talla ( $\log(TC)$ : logaritmo natural del tamaño del centroide) y el índice de ventaja mecánica (VM) en *U. rogersi* (a). Diagrama de cajas mostrando la variación funcional de acuerdo con el sexo (Hembra: H; Macho: M) (b) y la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) (c). Relación entre la variación morfológica y la variación funcional en cada localidad. ....50

## Lista de tablas

<b>Tabla 1.</b> Resultados del MLG multivariado para evaluar el efecto del sexo (S), estadio de vida (E) y la época (Ep) en la dieta de las especies en la Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM). Negrita indica valores estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ). Dev: devianza. ....	34
<b>Tabla 2.</b> Resultados de los GLM mixtos empleados para evaluar el efecto del sexo y el estadio de vida en los valores del índice de especialización individual (V) de las especies en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (MB). ....	39
<b>Tabla 3.</b> Análisis de varianza morfológico (Procrustes ANOVA: ANOVAp) y funcional (ANOVA) mostrando el efecto del sexo, tamaño del centroide (TC), localidad y temporada en la variación morfológica y funcional de la mandíbula de <i>S. ericymba</i> . Para cada prueba se muestran los respectivos estadísticos (grados de libertad: gl; coeficiente de determinación: $R^2$ ; tamaño del efecto: Z; valores de F y probabilidad). Valores en negrilla indican valores estadísticamente significativos. ....	41
<b>Tabla 4.</b> Análisis de varianza morfológico (Procrustes ANOVA: ANOVAp) y funcional (ANOVA) mostrando el efecto del sexo, tamaño del centroide (TC), localidad y temporada en la variación morfológica y funcional de la mandíbula de <i>S. melanocheir</i> . Para cada prueba se muestran los respectivos estadísticos (grados de libertad: gl; coeficiente de determinación: $R^2$ ; tamaño del efecto: Z; valores de F y probabilidad). Valores en negrilla indican valores estadísticamente significativos. ....	43
<b>Tabla 5.</b> Análisis de varianza morfológico (Procrustes ANOVA: ANOVAp) y funcional (ANOVA) mostrando el efecto del sexo, tamaño del centroide (TC), localidad y temporada en la variación morfológica y funcional de la mandíbula de <i>S. zestocarus</i> . Para cada prueba se muestran los respectivos estadísticos (grados de libertad: gl; coeficiente de determinación: $R^2$ ; tamaño del efecto: Z; valores de F y probabilidad). Valores en negrilla indican valores estadísticamente significativos. ....	45
<b>Tabla 6.</b> Análisis de varianza morfológico (Procrustes ANOVA: ANOVAp) y funcional (ANOVA) mostrando el efecto del sexo, tamaño del centroide (TC), localidad y temporada en la variación morfológica y funcional de la mandíbula de <i>U. rogersi</i> . Para cada prueba se muestran los respectivos estadísticos (grados de libertad: gl; coeficiente de determinación: $R^2$ ; tamaño del efecto: Z; valores de F y probabilidad). Valores en negrilla indican valores estadísticamente significativos. ....	48

**Abreviaturas**

°C	Grado Celsius
2D	Dos dimensiones
3D	Tres dimensiones
ACP	Análisis de componentes principales
ANOVA	Análisis de Varianza
ANOVAp	Análisis de Varianza Procrustes
C	Complejidad media del muestreo
cm	Centímetro
h	Horas
Lt	Longitud total
mg L <sup>-1</sup> ,	Miligramos por litro
MLG	Modelo lineal generalizado
MLGM	Modelo lineal generalizado multivariado
mm	Milímetro
PSU	Unidades prácticas de salinidad
TC	Tamaño del centroide
TCM	Transmisión cinemática maxilar
V	Índice de especialización individual
VM	Ventaja mecánica
ZCIT	Zona de Convergencia Intertropical

## 1. INTRODUCCIÓN

Aunque las diferencias ecológicas interespecíficas son más conspicuas y desempeñan un papel inequívoco en el funcionamiento de los ecosistemas (Raffard *et al.*, 2019; Govaert *et al.*, 2023), se ha demostrado que la variación intraespecífica es ecológicamente tan importante como su contraparte interespecífica (Des Roches *et al.*, 2018). La diversidad trófica intraespecífica no solo es relevante para la conservación de las especies al proporcionar una mayor resiliencia a los cambios ambientales (Bolnick *et al.*, 2011), sino que también afecta la estabilidad de las redes alimentarias (e.g., las relaciones depredador-presa y las interacciones entre especies competidoras; Gibert y Brassil, 2014; Gibert y DeLong, 2015). Además, a través de interacciones ecológicas directas e indirectas, una mayor variación intraespecífica del nicho puede moldear la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Costa-Pereira *et al.*, 2019). Por ejemplo, al regular la abundancia y composición de las comunidades de presas en niveles tróficos más bajos, la variación intraespecífica de los consumidores puede afectar tanto la productividad primaria como el ciclo de nutrientes (Post *et al.*, 2008; Howeth *et al.*, 2013; Raffard *et al.*, 2019). Además, la relevancia de la variación intraespecífica se refuerza por el hecho de que los beneficios ecológicos que se derivan de ella pueden surgir independientemente de la afiliación taxonómica o el rol funcional de la especie (Raffard *et al.*, 2019).

La variación intraespecífica trófica puede surgir de diferencias en los requerimientos energéticos entre sexos o estadios ontogenéticos (Elliott Smith *et al.*, 2015; Zango *et al.*, 2020). Además, las diferencias morfológicas o conductuales pueden limitar o incrementar la variación en el uso de recursos dentro de las especies. Por ejemplo, las limitaciones en la dieta impuestas por la morfología funcional o la experiencia de caza en individuos juveniles frente a adultos o entre sexos pueden impulsar la variación intraespecífica trófica (Pfennig y Pfennig, 2012; Svanbäck *et al.*, 2015; Rojas-Vélez *et al.*, 2023). Incluso dentro de estos grupos (i.e., sexos y estadios ontogenéticos) pueden existir otros tipos de variación intraespecífica: los polimorfismos tróficos y la especialización individual (Smith y Skúlason, 1996; Bolnick *et al.*, 2003; Winkler *et al.*, 2017; Skúlason *et al.*, 2019; Toscano *et al.*, 2022). Ambos tipos de variación están definidos por un uso de subconjuntos de recursos tróficos por parte de los individuos del total de recursos usados por toda la población; sin embargo, la principal diferencia yace en la distribución del rasgo fenotípico,

siendo de carácter discreto (bi o multimodal) para el polimorfismo y de carácter continuo para la especialización individual (Bolnick *et al.*, 2003).

Todas estas diferentes formas de variación intraespecífica son afectadas por variables como la competencia intra- e interespecífica, la disponibilidad de recursos y la depredación (West-Eberhard, 1989; Bolnick *et al.*, 2003; Ruehl y DeWitt, 2007; Araújo *et al.*, 2011, Pfennig y Pfennig, 2012). Históricamente, la competencia intraespecífica y la diversidad de recursos han sido consideradas como variables diversificadoras de la variación intraespecífica, mientras que la competencia interespecífica y el efecto del riesgo por depredación han sido considerados como variables inhibitorias (Roughgarden, 1974; Bolnick, 2004; Knudsen *et al.*, 2007; Svanbäck y Bolnick, 2007; Svanbäck y Persson, 2009). Sin embargo, hallazgos recientes han desafiado esta noción, sugiriendo que, al menos en peces, el efecto de dichas variables sobre la variación intraespecífica no siempre es predecible (Bolnick *et al.*, 2010; Jones y Post, 2013, 2016). Dicha impredecibilidad fue soportada por hallazgos posteriores, en donde los patrones de variación intraespecífica de especies cercanamente emparentadas fueron contrastantes frente a una misma variable predictora, conduciendo a la percepción de que los factores que moldean la variación intraespecífica son especie-específicos (Cloyed y Eason, 2016; Costa-Pereira *et al.*, 2018). Sumado a esto, cuando las condiciones ambientales no son favorables y generan altos niveles de estrés en estadios de vida tempranos de las especies, la variación fenotípica en una población puede incrementar debido a alteraciones en procesos del desarrollo (e. g. estabilidad del desarrollo y canalización; Allenbach *et al.*, 2011; Lazić *et al.*, 2015; Thompson *et al.*, 2022).

Los hallazgos mencionados anteriormente destacan la complejidad de los escenarios bajo los cuales puede surgir o modificarse los patrones de variación fenotípica de las especies. Un primer paso relevante para lograr un entendimiento de cómo la desaparición de la variación intraespecífica afectará a las especies, los ecosistemas y al ser humano yace en caracterizar las diferentes formas de expresión de la variación del nicho en poblaciones naturales en contextos espaciotemporales específicos de variabilidad ambiental (Des Roches *et al.*, 2021), y de esta forma aportar conocimiento sobre los diferentes factores que pueden impulsar o restringir dicha variación. A pesar de esta importancia fundamental, la mayoría de los estudios cuantifican la

variación intraespecífica de nicho en una o unas pocas especies bajo un enfoque temporalmente estático. Por lo tanto, sigue siendo difícil comprender la magnitud, consistencia y relevancia de este fenómeno en un contexto comunitario (Costa-Pereira *et al.* 2018).

Dos aspectos que han recibido poca atención, y que podrían ayudar a entender y pronosticar cómo puede responder la variación intraespecífica del nicho trófico de las especies ante los cambios ambientales son la (i) inercia filogenética y (ii) el rasgo fenotípico subyacente a los patrones de variación trófica. La inercia filogenética (i.e., conservadurismo del nicho), definida como la tendencia de especies cercanamente emparentadas de compartir valores similares para un rasgo particular, es uno de los determinantes relevantes de la arquitectura de las interacciones tróficas dentro de las comunidades marinas (Cattin *et al.*, 2004). Esto ocurre porque los hábitos alimentarios de las especies están potencialmente restringidos por sus orígenes filogenéticos, lo cual conduce a que especies cercanas tiendan a compartir hábitats y morfologías similares (Cattin *et al.*, 2004; Wiens *et al.*, 2010). Por lo tanto, entender si las especies tienden a retener rasgos relacionados al nicho ancestral permitiría identificar grupos taxonómicos vulnerables y evaluar si las funciones ecológicas asociadas pueden cambiar o permanecer estables (Shipley *et al.*, 2021).

A pesar de la importancia fundamental de la inercia filogenética en un contexto comunitario, sus efectos sobre la variación del nicho trófico de especies cercanamente emparentadas son pobremente conocidos. La escasa evidencia indica que, en peces batoideos, las especies cercanamente emparentadas presentan amplitudes de nicho más similares en comparación a especies lejanamente emparentadas; sin embargo, la filogenia no predice la variación trófica que ocurre a nivel individual (i.e., especialización individual) (Shipley *et al.*, 2021). En aves se ha observado el patrón opuesto, siendo la especialización individual un rasgo conservado en la filogenia, mientras que la amplitud de nicho trófico varía independiente de las relaciones de parentesco de las especies (Maldonado *et al.*, 2017). Estos resultados indican que algunos atributos del nicho trófico de las especies presentan una naturaleza conservada, mientras que otros pueden ser altamente lábiles (especie-específicas), sugiriendo diferentes mecanismos que podrían ayudar a amortiguar la potencial exclusión competitiva originada por las similitudes

tróficas que se generan entre especies cercanamente emparentadas, y por lo tanto cumpliendo un rol relevante en la coexistencia de especies en ambientes dinámicos (Ross, 1986).

La capacidad para responder ante los cambios ambientales puede variar dependiendo del rasgo fenotípico (i.e., conducta, fisiología, morfología) subyacente a la variación intraespecífica trófica (Ruehl y DeWitt, 2007; Binning y Chapman, 2010). Una interacción fuerte entre la variación conductual y la variación trófica puede permitir que los individuos rastreen más eficientemente los cambios rápidos en la disponibilidad de recursos, especialmente en ambientes dinámicos y difíciles de predecir (Ruehl y DeWitt, 2005, 2007). En estos ambientes, se espera que la variación espaciotemporal en los gradientes ambientales favorezca una diversificación conductual, debido a que la conducta puede cambiar más rápido que la morfología trófica (Ruehl y DeWitt, 2007). Por el contrario, un fuerte acoplamiento entre la variación morfológica y la variación trófica puede suponer un reto para la supervivencia de los individuos si el ritmo del cambio en ambos rasgos está desfasado. No obstante, el ritmo de cambio entre ambos rasgos puede estar sincronizado a través de la potencial plasticidad fenotípica del desarrollo de los individuos, en donde la morfología trófica puede modificarse rápidamente en función del recurso alimentario disponible (e.g., 8 semanas; Ruehl y DeWitt, 2007). En peces, los estudios intraespecíficos enfocados en la interacción dieta-morfología han conducido a una evidencia equívoca en cuanto al rol que puede desempeñar la variación morfológica trófica como impulsor de la variación trófica, indicando que los contextos que promueven el (des)acoplamiento entre ambos rasgos aún no son claros, especialmente en ambientes dinámicos como estuarios y manglares (Svanbäck y Bolnick, 2007; Binning y Chapman, 2010; Snowberg *et al.*, 2015).

Dentro de los estudios que evalúan el mapeo entre la variación morfológica y la variación trófica, la ausencia de una covariación entre dichos rasgos ha sido considerada como indicativo de que la variación conductual sostiene el rol protagónico como principal precursor de la variación trófica. Sin embargo, en peces, el fenómeno “many-to-one mapping” y la aproximación metodológica para extraer la información morfológica (i.e., 2D vs 3D) podrían afectar dicha inferencia. El fenómeno “many-to-one mapping” plantea que en sistemas biomecánicos complejos como las mandíbulas orales de peces existen altos niveles de redundancia funcional (Waingwright *et al.*,

2005). Al estar compuesto por cuatro componentes (palanca de entrada, salida, fija y acopladora), estos sistemas biomecánicos presentan una propiedad conocida como sensibilidad mecánica, haciendo que su desempeño (medido como un trueque funcional entre velocidad y fuerza) pueda depender mayoritariamente de cambios en uno o varios de sus componentes (Camarillo *et al.*, 2024). Así, cambios drásticos en una palanca de baja sensibilidad mecánica no afectará el desempeño del sistema y conducirá a que dos individuos morfológicamente diferentes puedan ser funcionalmente similares. A su vez, esto implica que la morfología *per se* puede no ser un indicador adecuado de variabilidad funcional (Thompson *et al.*, 2017). Por lo tanto, al reducir la covariación entre la morfología de una estructura y su función, el fenómeno “many-to-one mapping” puede llevar a una estimación incorrecta de la identidad del rasgo fenotípico que dirige los hábitos tróficos de los individuos.

De manera similar, estudios de variación morfológica y funcional a un nivel intraespecífico sugieren que la pérdida de la dimensión Z (i.e., amplitud de la estructura) en las proyecciones 2D pueden conducir a conclusiones ecológicas y evolutivas diferentes de aquellas derivadas del uso de la información en tres dimensiones (3D) (Buser *et al.*, 2018; Haines *et al.*, 2020). Por extensión, es esperable que este sesgo de la morfometría en dos dimensiones (2D) para entender la relación dieta-morfología sea particularmente más acentuado cuando la distribución del rasgo fenotípico de la población es de carácter continuo (especialización individual) en comparación a una distribución más discreta y diferenciable como los polimorfismos tróficos. Por ello, los estudios intraespecíficos enfocados en estudiar la variación morfofuncional deben tener como protocolo estándar extraer los datos en 3D (Haines *et al.*, 2020); sin embargo, el protocolo utilizado hasta el momento para evaluar la interacción morfología-dieta a nivel intraespecífico ha consistido en utilizar solo dos dimensiones. Así, estos hallazgos destacan la importancia de considerar tanto la variación morfológica trófica en tres dimensiones como evaluaciones empíricas del significado funcional de las estructuras morfológicas a partir de principios biomecánicos para revelar patrones potencialmente subestimados en la interacción dieta-morfología-función. Así mismo, al profundizar en estos aspectos morfofuncionales y su interacción con la variabilidad trófica intraespecífica se podrá obtener una mejor idea de la magnitud y consistencia de la variación intraespecífica, y por lo tanto qué tan plausibles son sus implicaciones para las poblaciones y las

comunidades marinas (e.g., niveles altos y consistentes de especialización individual son una precondition para la evolución del nicho; Bolnick *et al.* 2003).

En ecosistemas costeros como estuarios y áreas de manglares, las fluctuaciones en las condiciones ambientales y los recursos tienen el potencial de alterar la variación intraespecífica en los hábitos alimentarios y la morfología trófica de las especies (Ruehl y DeWitt, 2007; Whitfield *et al.*, 2022). Por ejemplo, la evidencia empírica sugiere que los cambios en gradientes ambientales como la disponibilidad de recursos (Cutwa y Turingan, 2000), los microhábitats (Ruehl *et al.*, 2011) y la presencia de depredadores (Yanos *et al.*, 2021) en escalas espaciotemporales finas pueden afectar el grado de variación intraespecífica en peces. Por lo tanto, los ambientes costeros son sistemas oportunos para comprender la dinámica temporal y espacial de la variación intraespecífica del nicho trófico dentro de las comunidades ícticas. Además, debido a que la variación del nicho intraespecífico en los peces está vinculada a las funciones y servicios ecosistémicos de ambientes costeros (e.g., regulación de la dinámica de la red trófica, el ciclo de los nutrientes, el acople entre los ecosistemas acuáticos y terrestres, la seguridad alimentaria; Holmlund y Hammer, 1999; Schindler *et al.*, 2010; Allgeier *et al.*, 2020), una mejor comprensión de este fenómeno tiene el potencial de aportar nuevos conocimientos tanto al ámbito de la investigación básica como a la aplicada.

En este estudio, aplicamos enfoques multivariados provenientes de la ecología de comunidades (i.e., técnicas basadas en modelos; Warton *et al.*, 2015) a un gran tamaño de muestras de contenidos estomacales para entender (i) cómo el espacio y el tiempo afectan la variación intraespecífica del nicho trófico de múltiples especies de peces costeros (*Cathorops manglarensis*, *Larimus argenteus*, *Notarius troschelii*, *Stellifer ericymba*, *S. melanocheir*, *S. strabo*, *S. zestocarus*, y *Urotrygon rogersi*), y (ii) si los patrones temporales de variación intraespecífica son similares entre especies cercanamente emparentadas. Además, aplicamos la aproximación de morfometría geométrica y simulaciones biomecánicas sobre un amplio número de modelos tridimensionales de alta resolución de estructuras morfológicas tróficas (i.e., cráneos y estructuras mandibulares) de cinco especies para (iii) evaluar si los patrones de variación

intraespecífica del nicho trófico se correlacionan con los patrones de variación intraespecífica morfológica y funcional, así como la covariación morfología-función.

Para lograr esto, utilizamos como sistema de estudio la costa Pacífica colombiana, considerando su carácter altamente dinámico, en donde las especies de peces están sujetas a cambios espaciotemporales en las condiciones ambientales e interacciones bióticas (Cantera *et al.*, 1995; Riascos *et al.*, 2006; Díaz-Ochoa *et al.*, 2008; Valencia *et al.*, 2013; Valencia *et al.*, 2019). En esta costa, las bahías de Buenaventura (BB) y Málaga (BM) representan un escenario interesante para evaluar los patrones espaciotemporales de la variación del nicho trófico intraespecífico en especies de peces. Además de que la BB presenta un mayor grado de impacto antropogénico (ver descripción del área de estudio), la diversidad de recursos alimentarios potenciales para especies de peces es menor en esta bahía (Cantera *et al.*, 1992; Mejía-Falla, 2015; Bernal-De La Torre, 2018; Osorio-Cardoso, 2019). A una escala temporal, los cambios estacionales (entre las temporadas seca y lluviosa) en la disponibilidad de recursos para las especies de peces siguen sin estar claros, en donde la poca evidencia sugiere un aumento en la abundancia de recursos bentónicos y pelágicos durante los meses de mayor precipitación (i.e., invertebrados de sustratos blandos, fitoplancton, y copépodos; Cantera *et al.*, 1992; Medina-Contreras *et al.*, 2014; Bernal-De La Torre, 2018). Además, la composición del ensamblaje de peces es diferente entre las bahías (Castellanos-Galindo *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2020), y algunos estudios indican una diversidad de especies de peces menor para BB (Mejía-Falla, 2015; Medina-Contreras *et al.*, 2021).

## 2. ANTECEDENTES

Diferentes estudios experimentales y de campo que evaluaron el efecto de la competencia intra- e interespecífica sobre la variación intraespecífica han encontrado una dependencia especie-específica del efecto de dichas variables, indicando que los patrones de variación fenotípica de las especies no son tan predecibles como previamente se consideraba. Por ejemplo, en peces se ha observado que la competencia intraespecífica representa una fuerza diversificadora de la conducta trófica y la morfología de rasgos tróficos (Bolnick, 2004; Svanbäck y Bolnick, 2007; Svanbäck y Persson, 2009; Mendes *et al.*, 2019). Sin embargo, algunas investigaciones recientes han encontrado que el efecto de la competencia intraespecífica sobre la variación intraespecífica trófica puede variar en función de la capacidad del depredador para disminuir a las poblaciones de sus presas (Jones y Post, 2013; Jones y Post, 2016; Mateus-Ortega *et al.*, 2016).

La diversidad de los competidores, interpretada como un aproximado de la competencia interespecífica, tiende a restringir la amplitud de nicho, y por consiguiente la variación individual morfológica y trófica. A través de lo que se conoce como “empaquetamiento de especies” o “empaquetamiento de nichos interespecíficos”, se espera que, a mayor diversidad de competidores en las comunidades, la variación intraespecífica de las especies se reduzca (MacArthur, 1969; Roughgarden, 1974, Araújo *et al.*, 2011). Aunque la evidencia en peces es escasa, algunos estudios han encontrado resultados contrastantes. Por ejemplo, Knudsen *et al.* (2007) encontraron mayor variación en la dieta y en la morfología en el pez *Salvelinus alpinus* en ambientes con menor diversidad de potenciales competidores. Por su parte, Bolnick *et al.* (2010) encontraron que la variación intraespecífica de *Gasterosteus aculeatus* se afectaba de manera diferencial (i. e. mayor o menor) de acuerdo con la identidad de la especie competidora, sugiriendo que la fuerza de la interacción entre potenciales competidores es una variable importante en los patrones de variación intraespecífica. De manera similar, Neves *et al.* (2021) encontraron un rol importante de la identidad de la especie competidora en la variación intraespecífica trófica de las especies estudiadas

Así, estos resultados indican que los patrones de variación del nicho trófico de las especies pueden variar en función del contexto espaciotemporal de variabilidad ambiental. Sin embargo,

la tendencia de las especies cercanamente emparentadas de compartir hábitats y morfologías similares, y por lo tanto de presentar respuestas similares en rasgos ecológicos y evolutivos ante una misma variable (Wiens *et al.*, 2010), sugiere que la potencial variación intraespecífica del nicho trófico de las especies puede estar condicionada por las relaciones de parentesco. El efecto de la filogenia en la variación del nicho trófico ha sido evaluado mayoritariamente en mamíferos y aves (e.g., Kamilar y Cooper, 2013; Olalla-Tárraga *et al.*, 2016; Maldonado *et al.*, 2017), mientras que grupos marinos como los peces permanecen poco estudiados. Al respecto, Shipley *et al.* (2021) evaluaron la inercia filogenética en diferentes atributos del nicho trófico de diferentes especies de peces batoideos de la familia Rajidae en dos regiones geográficas. Observaron, en ambas localidades, que la diversidad de recursos explotados (i.e., amplitud de nicho isotópico) es similar entre especies cercanamente emparentadas, indicando que es un rasgo ecológico de este taxón con poca labilidad. Sin embargo, los rasgos relacionados a la variación trófica que ocurre a nivel individual no fueron consistentes entre especies cercanas, sugiriendo un rasgo ecológico lábil. Así, estos resultados indican que la amplitud del nicho trófico de las especies tiende a estar conservada en la filogenia, pero el mecanismo por el cual se modifica dicha amplitud (ya sea por una mayor o menor especialización individual) varía independientemente de las relaciones de parentesco.

En peces, los estudios sobre la covariación dieta-morfología a nivel intraespecífico han sido desarrollados bajo diferentes contextos (Eklov y Svanbäck, 2006; Svanbäck y Bonick, 2007, Binning y Chapman, 2010; Snowberg *et al.*, 2015; Kristjánsson y Leblanc, 2017; Scharnweber, 2020). Por ejemplo, en *Perca fluviatilis* y *G. acuelatus* se ha observado que un incremento en el efecto indirecto por depredación y la competencia intraespecífica tienden a fortalecer la interacción entre la variación morfológica y la variación trófica (Eklov y Svanbäck, 2006; Svanbäck y Bonick, 2007). Estos autores plantean que el efecto indirecto por depredación genera una restricción en el uso de múltiples hábitats y, por extensión, conduce a un uso de recursos alimentarios específicos de un solo hábitat. Esto, a su vez, permite la manifestación de la plasticidad fenotípica (potencial) de los individuos y por lo tanto la ocurrencia de una fuerte interacción entre la dieta y la morfología (Eklov y Svanbäck, 2006). Por otro lado, la disminución de las presas preferidas ocasionadas por un incremento en la densidad poblacional (mayor

competencia intraespecífica) permite que aquellos individuos fenotípicamente diferentes usen presas alternativas de acuerdo con su respectiva morfología, conduciendo a un fuerte acoplamiento entre la variación trófica y morfológica (Svanbäck y Bonick, 2007). Este rol influyente de variabilidad ambiental sobre la interacción dieta-morfología también está relacionado con los hallazgos de Snowberg *et al.* (2015) y Kristjánsson y Leblanc (2017), quienes encontraron que la fuerza de correlación entre ambos rasgos presenta una amplia variabilidad cuando se estudian múltiples poblaciones bajo diferentes condiciones ambientales.

Es interesante que la mayoría de los casos en donde la interacción entre la variación trófica y morfológica fue fuerte provinieron de casos de estudio en donde se reportó la existencia de polimorfismos tróficos (e.g., Svanbäck y Bonick, 2007; Scharnweber, 2020). Estos polimorfismos presentan la característica en común de que están fuertemente influenciados por el uso de hábitat de cada morfotipo. En este escenario, dentro de cada población se forman dos grupos discretos de individuos con morfologías y usos de recursos tróficos específicos para cada tipo de ambiente explotado (litoral vs. pelágico o lagos vs. quebradas). Un hallazgo notable dentro de esta interacción uso de hábitat-morfología-dieta es el de Scharnweber (2020). En este estudio, individuos de *Phoxinus phoxinus* de ambientes lagunares presentaron una forma corporal más estilizada y una boca en posición más superior que individuos que habitaban quebradas. Sin embargo, a pesar de presentarse diferencias tróficas entre los ambientes, una mirada detallada a los grupos taxonómicos consumidos reveló que individuos de ambos ambientes se alimentaban de presas bentónicas. En este caso, se hipotetizó que dichas adaptaciones morfológicas respondían en mayor medida a las demandas de locomoción específicas de cada ambiente en lugar del tipo de presa consumida, ya que morfologías aparentemente opuestas permitían la explotación de recursos tróficos con demandas funcionales similares.

Por otro lado, llama la atención que este cuerpo teórico de la interacción entre la variación morfológica y trófica proviene de estudios enfocados en especies dulceacuícolas, principalmente en *G. acuelatus*. Así mismo, estos estudios (excepto el de Binning y Chapman, 2010) han sido desarrollados en ambientes templados, los cuales se caracterizan por presentar comunidades bióticas de baja riqueza (menores competidores y potenciales depredadores; Kristjánsson y

Leblanc, 2017) y con dinámicas ambientales (bióticas y abióticas) relativamente estables. Además, ninguno de estos estudios ha incluido un análisis explícito del desempeño biomecánico de la morfología trófica que permita entender si esta interacción deba abordarse desde otras perspectivas. Así, este enfoque estrecho, en organismos y sitios de estudio, apunta a la necesidad de encontrar otros modelos de estudio para entender la dinámica de la interacción dieta-morfología en comunidades con alta riqueza de especies y de ambientes marinos altamente dinámicos como los estuarios y manglares de zonas tropicales.

### 3. JUSTIFICACIÓN

El rol fundamental que cumplen los peces en la estabilidad tanto de la red trófica (Márquez-Velázquez *et al.*, 2021) como de la seguridad alimentaria de las comunidades humanas en la zona central del Pacífico colombiano (Wielgus *et al.*, 2010; Castellanos-Galindo y Zapata, 2018) enfrenta una potencial amenaza por múltiples efectos antrópicos. Esta área ha sido sometida a fuertes presiones pesqueras, especialmente en la línea costera debido a la práctica de arrastres a nivel industrial y artesanal que tienen como objetivo especies de camarones estuario-dependientes (Díaz-Ochoa y Quiñones, 2008; Wielgus *et al.*, 2010; Tilley *et al.*, 2018). Recientemente, Navia y Mejía-Falla (2016) encontraron que esta extracción de recursos ha afectado diferentes atributos (riqueza y abundancia de especies, tallas de captura, nivel trófico) del ensamblaje de elasmobranchios, potencialmente impactando los roles funcionales de estos depredadores. De manera similar, los peces han sido categorizados como el grupo taxonómico que presenta la mayor amenaza por actividades humanas, lo cual se debe, entre otras razones, a la modificación de los hábitats a lo largo de la línea costera (e. g. contaminación marina y pérdida de cobertura de manglar; Palacios y Cantera, 2017; Gamboa-García *et al.*, 2020) y a la extracción pesquera de múltiples especies de importancia comercial (Cantera *et al.*, 2013).

En ese sentido, la amenaza que las diferentes presiones antrópicas suponen para la variación intraespecífica de los recursos ícticos y los potenciales beneficios ecológicos y humanos derivados de dicha variación en la zona central del Pacífico colombiano demanda urgentemente estudios que permitan entender y pronosticar cómo la pérdida de dicha variación afectará a las poblaciones, comunidades y ecosistemas. Caracterizar las diferentes formas de variación intraespecífica de las especies en estas dos bahías aportará información valiosa tanto para entender los factores que promueven dicha variación como para nutrir los modelos predictivos que buscan evaluar los efectos de la variación intraespecífica en la estructura y función de los ecosistemas. Así mismo, y considerando que dos especies de estudio desempeñan roles importantes para la estabilidad de la red y la persistencia de las especies (e. g. *Urotrygon rogersi* como núcleo de la red y *Cathorops manglarensis* como núcleo de módulos sensu teoría de redes modulares; Márquez-Velázquez *et al.*, 2021), los resultados de esta investigación podrían contribuir al entendimiento de los procesos ecológicos relacionados a dichos roles en la

comunidad, y de esta forma complementar los modelos de redes tróficas que se han desarrollado en el área de estudio (Navia *et al.*,2016).

#### 4. HIPÓTESIS

1. Considerando que los factores que afectan la variación intraespecífica trófica de los depredadores han sido postulados como especie-específicos, se espera que la inercia filogenética no afecte los patrones de variación intraespecífica.
2. Considerando el carácter plástico de la conducta trófica en ambientes con recursos tróficos fluctuantes y el fenómeno “many-to-one mapping” en peces, no se esperan encontrar similitudes tanto entre la variación intraespecífica trófica y morfológica, así como entre la variación morfológica y funcional.

## **5. OBJETIVOS**

### **5.1 Objetivo general**

Evaluar la variación intraespecífica en los rasgos tróficos y su rendimiento funcional en cinco especies de peces del Pacífico central colombiano, a través del análisis conjunto de la dieta, morfología y simulaciones biomecánicas en diferentes áreas geográficas.

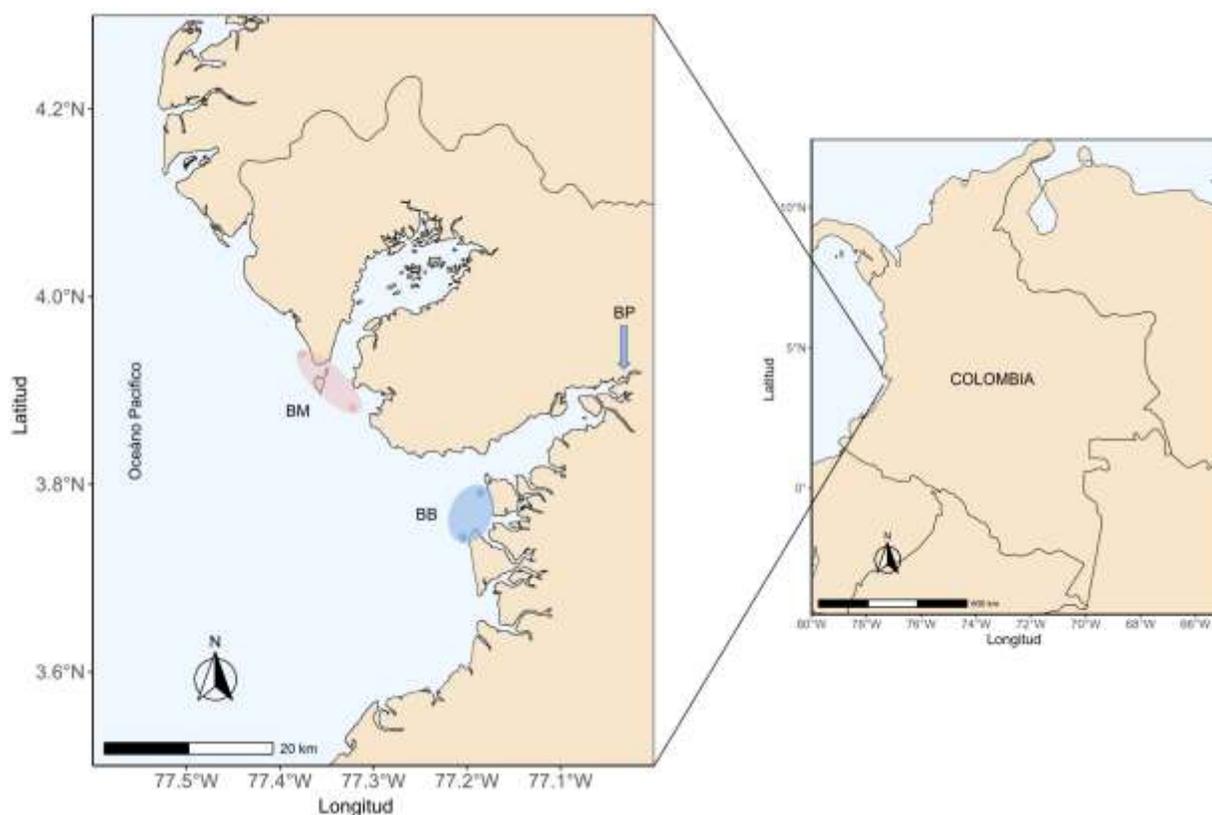
### **5.2 Objetivos particulares**

- Describir la variación intraespecífica en la dieta de cinco especies de peces en dos áreas del Pacífico central colombiano.
- Determinar la variación intraespecífica en la morfología de caracteres tróficos de cinco especies de peces en dos áreas del Pacífico central colombiano.
- Evaluar la variación intraespecífica del rendimiento funcional de la morfología trófica de cinco especies de peces en dos áreas del Pacífico central colombiano.

## 6. MATERIAL Y MÉTODOS

### 6.1 Área de estudio

El estudio se realizó en las zonas exteriores de la Bahía de Buenaventura (BB) y la Bahía de Málaga (BM) en la costa central del Pacífico colombiano (Fig. 1). Estas bahías se encuentran bajo la influencia de la Concavidad Ecuatorial de Baja Presión, una región de baja presión atmosférica en donde los vientos alisios del noreste y sureste convergen para formar la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT). A lo largo del año, las condiciones climáticas y oceanográficas en el área de estudio son afectadas por el desplazamiento latitudinal de la ZCIT (Forsberg, 1969). En el área de estudio, las condiciones tienden a ser más secas (i.e. menor precipitación y menor escorrentía de los ríos) de enero a abril debido a una posición más centro-sur de la ZCIT, en donde alcanza el ecuador durante marzo (Forsbergh, 1969; Díaz-Ochoa *et al.*, 2008; Valencia *et al.*, 2013; Herrera-Carmona *et al.*, 2022). Durante este periodo, el chorro de viento de Panamá es generado por los vientos alisios del norte, resultando en una surgencia en la ensenada de Panamá que transporta aguas frías, saladas y productivas hacia la zona nerítica (Valencia *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2020). Por el contrario, en la segunda mitad del año los vientos alisios del sur dominan y desplazan la ZCIT hacia el norte, conduciendo a un incremento en la precipitación y escorrentía de los ríos, especialmente entre septiembre y noviembre, lo que a su vez reduce la salinidad en áreas costeras (Forsbergh, 1969; Restrepo y Kjerfve, 2000; Díaz-Ochoa *et al.*, 2008; Valencia *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2020). En el área de estudio, la clasificación de las épocas (e.g., trimestral, semestral) es difusa porque no existe un consenso en la literatura, probablemente por el uso de diferentes fuentes de datos. Por ello, usamos la clasificación semestral de Molina *et al.*, (2020) ya que es un estudio cercano a nuestras estaciones de muestreo y en un periodo similar al nuestro (i.e., época seca: enero-junio; época lluviosa: julio-diciembre).



**Figura 1.** Área de estudio mostrando las localidades de muestreo en la zona externa de la Bahía de Buenaventura (BB) y de Bahía Málaga (BM). La flecha muestra la ubicación del Puerto de Buenaventura (PB).

Ambas bahías tienen rangos de temperatura y salinidad similares (25,7-29,8 °C y 0-30 PSU para BB; 26,6-29,7 °C y 1,3-30 PSU para BM; Cantera *et al.*, 1992) pero difieren en el nivel de impacto antrópico (Cantera *et al.*, 1992; Cantera y Blanco, 2001; Casanova *et al.*, 2008; Betancourt-Portela *et al.*, 2011; Cantera *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2020; Duque *et al.*, 2022). Aproximadamente 500 000 personas viven en la zona de BB, en donde se encuentra el mayor puerto comercial del Pacífico colombiano, mientras que en BM viven 12 000 personas en unos pocos asentamientos distribuidos dentro y fuera de la bahía (Cantera *et al.*, 2013; Palacios y Cantera, 2017; Molina *et al.*, 2020). En gran parte de la BB, las altas concentraciones de nutrientes (i.e., nitritos  $\geq 0,03 \text{ mg L}^{-1}$ , nitratos  $\geq 1 \text{ mg L}^{-1}$ , y fosfatos  $\geq 0,1 \text{ mg L}^{-1}$ ) y los bajos valores de oxígeno disuelto ( $\leq 5 \text{ mg L}^{-1}$ ) en algunas localidades indican una calidad del agua de moderada a baja, e incluso se sugiere que las aguas son susceptibles a procesos de eutrofización (Duque *et al.*, 2022), contrario a las adecuadas condiciones de oxigenación ( $\geq 6 \text{ mg L}^{-1}$ ) y nutrientes (nitritos, nitratos y fosfatos  $\leq 0,05 \text{ mg L}^{-1}$ ) en BM (Betancourt-Portela *et al.*, 2011).

De manera similar, se han encontrado altos niveles de hidrocarburos y microorganismos (i.e., coliformes totales y termotolerantes) en BB en comparación con BM (Casanova *et al.*, 2008; Betancourt-Portela *et al.*, 2011). En BB, la contaminación por metales pesados (i.e., mercurio) reportada en diferentes grupos taxonómicos (i.e., aves, macroinvertebrados y peces; Duque y Cogua, 2016; Gamboa-García *et al.*, 2018; Gamboa-García *et al.*, 2020) está relacionada con las actividades mineras que tienen lugar en los ríos que desembocan en esta bahía. Además de la contaminación de los cuerpos de agua en BB, el impacto sobre los ecosistemas de manglar por la extracción de madera y la alteración de los procesos hidrodinámicos (i.e., el aumento del tiempo de residencia del agua, y la resuspensión y mezcla de sedimentos) debido a las actividades de dragado indican que BB tiene un mayor impacto antrópico en comparación con BM (Cantera y Blanco, 2001; Palacios y Cantera, 2017; García-Rentería y González-Chirino, 2019).

## **6.2 Recolección y procesamiento de muestras**

Obtuvimos las muestras biológicas de las especies a partir de operaciones de pesca artesanal de arrastre de camarón en ambas bahías entre julio de 2014 y octubre de 2015. Este periodo representa la temporada lluviosa de 2014 (julio, agosto, septiembre y noviembre) y la temporada seca de 2015 (enero, marzo y mayo para BM, más junio solo para BB), y para BB también se realizó un muestreo en octubre de 2015. Adoptamos un diseño de muestreo de dos días para cubrir dos sitios en la zona exterior de cada bahía (Fig. 1). Los muestreos fueron realizados simultáneamente (0900-1200 h) por dos grupos de investigadores. En estos muestreos se utilizó una red de 7 m de ancho y 3 m de largo con un tamaño de luz de malla de 20 mm para BB y de 25 mm para BM. Cada mes se realizaban entre cinco y seis lances de arrastre por bahía, cada una de 30 a 45 minutos de duración, y en todas las pruebas de pesca se identificaba la totalidad de la captura hasta el nivel de especie, se contaba y se pesaba. De dicha totalidad, el 25% de la captura se congeló y el 75% fue conservada en formol. Los individuos conservados en formol fueron empleados para los análisis de la ecología trófica de las especies, mientras que los individuos congelados fueron utilizados para los análisis de morfometría geométrica.

En el laboratorio, medimos la longitud total (LT, en cm) de todos los individuos de las especies objetivo y determinamos macroscópicamente su sexo y etapa de vida (i.e., juvenil o adulto)

siguiendo la escala reproductiva de Brown-Peterson *et al.* (2011). Los individuos cuyo sexo no pudo determinarse se clasificaron como "indeterminados". Además, se diseccionó cada estómago y se contaron las presas, se pesaron al miligramo más cercano y se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible. Aunque reconocemos que la precisión de nuestro pesaje de presas sobreestima la importancia composicional de algunas presas (por ejemplo, los copépodos) en la dieta de los peces, las inferencias estadísticas de las preguntas centrales del estudio no se vieron afectadas porque empleamos el conteo de presas para el testeo de hipótesis.

Seleccionamos las especies de peces más abundantes que se compartían entre las bahías, ya que un tamaño de muestra adecuado nos permitía evaluar si los factores intrínsecos (i.e., la etapa de la vida y el sexo) y extrínsecos (i.e., la época) interactúan para dar forma a los patrones de variación del nicho trófico intraespecífico de las especies y si dicho patrón era específico de cada bahía. También seleccionamos especies con hábitos alimentarios bentopelágicos y bentónicos, teniendo en cuenta que la diferente dinámica de la red trófica de estos entornos (por ejemplo, los hábitats bentónicos tienden a tener una mayor diversidad de presas que los hábitats pelágicos) podría dar lugar a diferentes patrones de variación intraespecífica entre especies (Riverón *et al.*, 2021). Clasificamos las especies según los hábitos alimentarios reportados para la especie y/o género (Dantas *et al.*, 2013; Bessa *et al.*, 2014; Frehse *et al.*, 2015; Deary y Hilton, 2017; Muriel-Hoyos y Carmona-Guerra, 2020). Realizamos esta clasificación *a priori*, ya que la resolución taxonómica de algunas presas (e.g., copépodos y anfípodos) nos impidió realizar una correcta identificación del medio del que se alimentaba el depredador. Así, se establecieron dos grupos: especies bentopelágicas (*Stellifer melanocheir*, *S. zestocarus*, *S. ericymba* y *Larimus argenteus*) y bentónicas (*C. manglarensis*, *Urotrygon rogersi*, *S. strabo* y *Notarius troschellii*). Siguiendo a Deary y Hilton (2017), *S. strabo*, previamente clasificado en el género *Ophioscion* (da Silva *et al.*, 2018; Chao *et al.*, 2022), se consideró una especie bentónica debido a su boca inferior corta, un rasgo morfológico característico de los depredadores bentónicos dentro de la familia Sciaenidae. Los datos sobre la dieta de *U. rogersi* proceden de Navia *et al.* (2011), en donde utilizamos los 214 estómagos con presas identificables para estimar tanto la composición de la dieta como los factores que afectan a la composición de la dieta y a la amplitud del nicho trófico con enfoques estadísticos robustos (i.e., un enfoque basado en modelos multivariantes en lugar

de métodos multivariantes basados en la distancia; véase más adelante). Independientemente de la diferencia en los años de muestreo entre el estudio de Navia *et al.* (2011) y el nuestro, el muestreo se realizó en las mismas localidades durante ambas épocas.

Para retirar el tejido muscular de los cráneos y mandíbulas de las especies, utilizamos la colonia de escarabajos derméstidos del departamento de Zoología de la Universidad del Valle, Colombia. Para optimizar los tiempos de limpieza y evitar que los derméstidos dañaran el tejido esquelético, las estructuras morfológicas se secaron en un horno (Binder ED 53) a 60 °C durante 24 horas antes de disponerlo en la colonia.

### **6.3 Fotogrametría para la obtención de modelos 3D**

Obtuvimos los modelos 3D de las estructuras morfológicas siguiendo la metodología propuesta por Giacomini *et al.* (2019), con algunas modificaciones. Ubicamos la estructura morfológica dentro de una caja de luz fotográfica con luces led difusas (Puluz EN4400), y se colocó una cámara Nikon D800 (36 megapíxeles) equipada con un lente macro de distancia focal fija (Nikkor 60 mm) montada sobre un trípode (TP6) a la misma altura que la estructura, formando un ángulo de ca 0° con respecto al plano horizontal. Dependiendo del tamaño de la estructura, ubicamos la cámara a una distancia de entre 15 y 20 cm (distancias más cortas para estructuras más pequeñas como mandíbulas de rayas y peces gato) para garantizar que la mayor parte del encuadre estuviera ocupada por la estructura. Con una plastilina amarilla fijamos la estructura a una plataforma giratoria con una regla impresa de 360° (con intervalos de 9°) que nos permitía girar manualmente la estructura. Para aumentar el contraste entre la estructura y el fondo, que es relevante durante el proceso de reconstrucción 3D, utilizamos un fondo negro o blanco en función del color de la estructura (Anexo A). Para asegurarnos de que todas las partes de la estructura se reconstruyeran correctamente, capturamos entre 80 y 84 imágenes en dos perspectivas por cada estructura (entre 40 y 42 imágenes por perspectiva; véanse ejemplos de diferentes perspectivas de la misma estructura en Anexo A) utilizando un obturador remoto (MC-DC2). Encontramos que la combinación de un ISO de 100, una apertura de lente de 32 F-stop y una velocidad de obturación de 0,625 segundos proporcionaba el mejor equilibrio para que cada imagen tuviera la mejor calidad.

Generamos las reconstrucciones morfológicas 3D utilizando la versión estándar del programa informático Agisoft Metashape (versión 1.8.4). Para cada individuo, procesamos todas las imágenes en un solo bloque y las alineamos utilizando el ajuste de mayor precisión. Cuando fallaba la alineación, seguimos el procedimiento recomendado por el fabricante del software: las imágenes se separaban en dos bloques (uno para cada perspectiva); las imágenes de cada bloque se enmascaraban a partir de un modelo de calidad media; ambos bloques de imágenes enmascaradas se fusionaban y se volvían a alinear con la máxima precisión. Tras el paso de alineación, creamos modelos 3D de la mayor calidad permitida por el software utilizando un enfoque basado en mapas de profundidad, recomendado para superficies arbitrarias y muy eficaz en el uso de la información de las imágenes. Todos los modelos se exportaron en formato .ply. Finalmente, utilizamos el módulo "surface toolbox" del programa 3D Slicer para escalar los modelos 3D a partir de una medida lineal tomada de las estructuras reales (e.g, la longitud de la mandíbula inferior en los cráneos de Sciaenidae).

#### **6.4 Marcaje anatómico y superposición Procrustes local**

Para la ubicación de marcas anatómicas sobre los modelos 3D utilizamos el programa 3D Slicer. Ubicamos las marcas a ambos lados del plano de simetría de cada estructura, cuya configuración varió según la estructura morfológica (Anexo B y C). En algunos individuos no logramos ubicar alguna de las marcas anatómicas en uno de los lados de la estructura debido al daño generado por los escarabajos derméstidos (*S. ericymba* = 6, *S. melanocheir* = 8, *S. zestocarus* = 8). Para solventarlo, reflejamos la marca faltante a lo largo de la línea media del plano de simetría empleando la función *reflectMissingLandmarks* del paquete "StereoMorph" de R (Olsen y Westneat, 2015). Así mismo, en el caso de que ambas marcas bilaterales pareadas faltaran (*U. rogersi* = 7 individuos), utilizamos la función *estimate.missing* de "StereoMorph" para interpolar las marcas faltantes a partir del conjunto de marcas de todos los individuos de la población.

Usualmente, las marcas anatómicas son alineadas con un análisis de superposición Procrustes generalizado, el cual escala cada forma de la estructura a un mismo tamaño del centroide (TC) y minimiza las diferencias que puedan surgir por la translación y rotación, removiendo los efectos no relacionados con la forma (Adams *et al.* 2004). Sin embargo, la posición entre dos estructuras

morfológicas que se articulan (e.g., mandíbula superior e inferior en la mandíbula de *U. rogersi*) puede variar entre individuos, por lo que un alineamiento generalizado de las marcas anatómicas dispuestas sobre dichas estructuras puede introducir sesgos en los análisis de variación morfológica (Rhoda *et al.*, 2021). Para ello, utilizamos una aproximación de superposición local emparejado (Rhoda *et al.*, 2021), en donde el primer paso consiste en superponer las marcas de cada estructura articulada por separado, y posteriormente utiliza una configuración anatómica de referencia para incorporar información realista de la orientación, posición y escala para emparejar ambas estructuras articuladas. Finalmente, de este alineamiento se derivaron las coordenadas Procrustes que, al residir en un espacio común, representan la materia prima para los análisis multivariados morfológicos descritos en la siguiente sección.

## 6.5 Análisis de datos

### 6.5.1 Variación intraespecífica trófica

Examinamos un total de 2204 individuos con componentes alimentarios identificables de ocho especies (especies bentopelágicas: *Stellifer ericymba* = 216, *S. melanocheir* = 387, *S. zestocarus* = 346, *Larimus argenteus* = 206; especies bentónicas: *Cathorops manglarensis* = 441, *Urotrygon rogersi* = 214, *Stellifer strabo* = 193, *Notarius troschelii* = 201) (Anexo D). Para evaluar si el tamaño de la muestra era adecuado para describir con precisión la dieta de los subgrupos de cada especie (i.e., estadio de vida, sexo y la época en cada bahía), estimamos la completitud media del muestreo (C) en cada subgrupo. Este índice se estimó a partir de la relación entre la riqueza de presas observada y la riqueza de presas esperada, utilizando los estimadores Chao 1 y Chao 2 para tener en cuenta la abundancia y la incidencia de presas raras, respectivamente. Se consideraron dos valores de umbral mínimo de C recomendados por diferentes autores: uno menos restrictivo ( $C \geq 0,5$ ; Colwell, 2013; Sousa-Baena *et al.*, 2014) y otro más restrictivo ( $C \geq 0,7$ ; Troia y McManamay, 2017). Los estimadores de riqueza se calcularon con el software EstimateS Versión 9.1 (Colwell, 2013). Según el umbral mínimo de completitud de la muestra menos restrictivo (es decir,  $C \geq 0,5$ ), el tamaño de la muestra fue adecuado para describir la dieta de todos los subgrupos evaluados (es decir, sexo, estadio de vida y época en cada bahía) en todas las especies, excepto en un caso (hembras de *S. melanocheir* en BM, Anexo D). Según el umbral más restrictivo (i.e.,  $C \geq 0,7$ ), se observó que el 74,7% de los subgrupos evaluados presentaban tamaños de

muestra adecuados (Anexo D). Para aquellos subgrupos con tamaños de muestra inadecuados, se debe tener precaución con la interpretación de los datos (e.g., *Stellifer melanocheir* en BM).

Estimamos la contribución de las presas a la dieta de las especies utilizando el índice de importancia relativa específico de las presas (%PSIRI), el cual tiene en cuenta la frecuencia porcentual de ocurrencia (%FOi) y la abundancia específica en términos del porcentaje numérico (%PNi) y gravimétrico (%PWi) de los ítems de presas (Brown *et al.*, 2012). Para evaluar cómo la composición de la dieta de las especies de peces puede verse afectada por factores intrínsecos y extrínsecos (localidad, época, estadio de la vida y sexo), utilizamos modelos lineales generalizados multivariados (MGLM; Wang *et al.*, 2012) con el paquete "mvabund" de R (Wang *et al.*, 2022). Ejecutamos los MGLM para cada especie por separado, y teniendo en cuenta que los tamaños de muestra entre las bahías fueron desbalanceados, evaluamos primero los posibles predictores de la dieta dentro de cada bahía. Los conteos de presas de 13 categorías alimentarias amplias (es decir, actinopterigios, anfípodos, copépodos, cumáceos, decápodos, eufáusidos, insectos, isópodos, misidáceos, moluscos, poliquetos, sipuncúlidos y estomatópodos) explotados por los consumidores se utilizaron como variable de respuesta, y la época (dos niveles: seca y lluviosa), el sexo (dos niveles: hembra y macho) y el estadio de la vida (dos niveles: juvenil y adulto) como factores. Además, evaluamos si el sexo y el estadio de vida interactuaron con la época. En el caso de un efecto de interacción significativo, realizamos comparaciones pareadas mediante un método de remuestreo ajustado para comparaciones múltiples estableciendo el argumento *pairwise.comp* dentro de la función *anova.manyglm* del paquete de R "mvabund" (Wang *et al.*, 2022). Para evaluar las diferencias en la composición de la dieta entre bahías para cada especie, agrupamos los datos por sexo, estadio de vida y época. Todos los modelos se ajustaron con una estructura de error binomial negativa y una función de enlace logarítmico, como se recomienda para la relación media-varianza de este tipo de datos (Wang *et al.*, 2012). Esta prueba también nos permitió identificar las categorías alimentarias que expresan con mayor intensidad los efectos de los factores, en donde se realizó una prueba univariada *post hoc* con valores de p ajustados a partir de una aproximación basada en remuestreos. Los supuestos del modelo se evaluaron visualizando cualquier tendencia en el gráfico de residuales vs. los ajustados y las desviaciones en los gráficos Q-Q (Wang *et al.*, 2012). Dado que se capturaron individuos en octubre de 2015 en

BB, un mes de la época lluviosa que podría sesgar la composición trófica de las especies en los meses lluviosos de 2014, realizamos los análisis intraespecíficos en BB sin octubre de 2015 y no encontramos cambios en las inferencias estadísticas.

Para visualizar los efectos de los factores que fueron estadísticamente significativos obtenidos a partir de los MGLM, utilizamos un método de ordenación sin restricciones que se basa en modelos de variables latentes y utiliza inferencia bayesiana a través de la estimación de cadenas de Markov Monte Carlo (CMMC) utilizando el paquete de R "boral" (Hui, 2024). La principal ventaja de estos modelos de variables latentes es que proporcionan una forma parsimoniosa y robusta de visualizar las diferencias tróficas significativas y las categorías de presas implicadas en el efecto del factor detectado por los MGLM, ya que considera cualquier correlación potencial entre las especies de presas como covariables omitidas (Hui, 2016). Similar a los métodos de ordenación basados en distancias (e.g., el escalado multidimensional no métrico), este método puede representar la variación trófica multivariada a lo largo de dos ejes principales, en donde la posición bivariada de los individuos representa la mediana posterior de cada variable latente originada a partir de simulaciones de las CMMC. Ajustamos los modelos con la misma estructura de error que los MGLM (i.e., una distribución binomial negativa) e incluimos efectos individuales fijos para ajustar las diferencias interindividuales en la abundancia total de presas consumidas. Para evaluar la correcta especificación del modelo, utilizamos las herramientas diagnósticas recomendadas (ausencia de cualquier patrón de dispersión de residuales Dunn-Smyth y gráficos Q-Q; Hui, 2016). Extrajimos los puntajes bivariados de los individuos y de las presas utilizando la función *lvplot* del paquete R "boral" (Hui, 2024) para generar los biplots de ordenación con el paquete de R "ggplot2" (Wickham, 2011).

Para aquellos subgrupos que mostraron diferencias significativas en la composición de la dieta según el MGLM, utilizamos los biplots obtenidos a partir del método de ordenación detallado anteriormente para probar estadísticamente si estos subgrupos mostraban diferencias en la amplitud del nicho trófico. Para ello, utilizamos la dispersión de los individuos de cada subgrupo dentro del espacio multivariado trófico como medida de la amplitud de la dieta (véase un enfoque similar utilizando métodos basados en distancias en Correa y Winemiller, 2014 y Neves *et al.*,

2021). En concreto, estimamos la distancia euclidiana de los miembros individuales al respectivo centroide del subgrupo y evaluamos si existían diferencias entre los subgrupos con estadística univariada. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se evaluaron con las pruebas de Shapiro-Wilks y Levene, y en los casos de violación de estos supuestos, aplicamos una prueba de Wilcoxon-Mann Whitney o una prueba F de Welch. Estos análisis univariados se llevaron a cabo con los paquetes de R "stats", "car" (Fox y Weisberg, 2019) y "onewaytests" (Dag *et al.*, 2018). Para asistir gráficamente las diferencias en la amplitud del nicho trófico, trazamos elipses con un intervalo de confianza del 95% para cada subgrupo utilizando la función `stat_ellipse` del paquete R "ggplot2" (Wickham, 2011). Todos los análisis se realizaron utilizando el software R V. 4.2.3 (R Core Team, 2023).

### **6.5.2 Efecto de la inercia filogenética en la variación intraespecífica trófica**

Para evaluar el efecto de la inercia filogenética sobre la variación intraespecífica del nicho trófico, utilizamos dos atributos del nicho trófico de las especies. Específicamente, estimamos la dinámica temporal del grado de amplitud de nicho trófico y de especialización individual de cada especie, y evaluamos el nivel de correlación (correlaciones de Pearson) entre todas las posibles combinaciones de especies. Estas correlaciones fueron analizadas considerando cada bahía por separado. Una vez estimados todos los valores de correlación, se procedió a agrupar el grado de parentesco entre las especies de acuerdo con tres niveles: inercia baja (especies de diferentes familias), inercia intermedia (especies de la misma familia) e inercia fuerte (especies de un mismo género). Finalmente, utilizamos estadística univariada para determinar las diferencias entre los niveles de inercia filogenética.

Para estimar la dinámica temporal de la amplitud de nicho trófico de las especies, utilizamos el método de ordenación descrito en la sección anterior. Específicamente, para cada especie construimos un único espacio multivariado trófico (i.e., biplot) y estimamos la dispersión de los individuos por cada mes de muestreo en cada bahía. Esto nos permitió obtener la variación temporal del valor de amplitud de nicho trófico para cada especie de una manera estandarizada. Si bien la dinámica temporal de dicha dispersión puede correlacionarse entre especies, es

importante aclarar que el valor absoluto de la amplitud de nicho por cada mes no es comparable entre especies.

Para estimar la variación trófica a nivel individual, calculamos el grado de especialización individual usando el índice de similitud proporcional ( $SP_i$ ) propuesto por Bolnick *et al.* (2002) como:

$$SP_i = 1 - 0.5 \sum_j |p_{ij} - q_j| \quad (1)$$

en donde  $p_{ij}$  indica la proporción del recurso  $j$  en la dieta del individuo  $i$ , y  $q_j$  es la proporción del recurso  $j$  en toda la distribución de la dieta poblacional. En resumen, dicho índice calcula la similitud proporcional entre la dieta de cada individuo y la dieta poblacional, en donde individuos con valores cercanos a 0 indican que usan subconjuntos de la dieta poblacional, mientras que valores cercanos a 1 indican que usaron todo el conjunto de presas en las mismas proporciones que lo hizo la población. Para proveer una medida más intuitiva del grado de especialización individual, se reportó el índice de especialización individual  $V$  sugerido por Bolnick *et al.* (2007) como:

$$V = 1 - SP_i \quad (2)$$

en donde valores cercanos a 0 ó 1 sugieren una especialización individual baja ó alta, respectivamente. Para estos análisis, se utilizaron categorías de presa similares a las empleadas en los MLGM; sin embargo, para incrementar el poder estadístico de los estimativos de especialización individual, dos categorías de presa fueron desagrupadas (i.e. Mollusca en Gastropoda y Bivalvia, y Decapoda en Achelata, Anomura, Axiidea, Brachyura, Caridea, Dendrobrachiata y Gebiidea). Siguiendo a Lunghi *et al.* (2020), también fueron considerados los estadios de vida de algunas presas cuando fue aplicable (e.g. especies alimentándose de Brachyura y larvas de Brachyura). En el caso de *U. rogersi*, se utilizó una resolución taxonómica a nivel de familias para camarones decápodos y estomatópodos (Navia *et al.*, 2011).

Considerando que la explotación de pulsos poblacionales de algunas presas en determinada época o localidad puede introducir sesgos en el cálculo de la especialización individual (Bolnick *et al.*, 2003; Araújo *et al.*, 2011), estimamos los valores de  $V$  por cada individuo considerando la dieta poblacional por mes de muestreo en cada bahía, de la misma manera que el cálculo de

amplitud de nicho trófico. Evaluamos la significancia biológica de los valores de  $V$  con un modelo nulo, en donde los valores promedio de  $V$  observados ( $V_{obs}$ ) fueron comparados con una distribución esperada de valores de  $V$  ( $V_{esp}$ ) simulada a partir de técnicas de remuestreo de Monte Carlo. El valor de  $V_{obs}$  es significativamente diferente de la distribución nula si es menor o mayor al 95% de las simulaciones. Estos análisis fueron desarrollados con el paquete “RInSp” (Zaccarelli *et al.*, 2013) del software R.

Siguiendo a Bolnick *et al.* (2003), evaluamos el efecto del sexo y el estadio de vida en la especialización individual de cada especie. Para ello, utilizamos un MLG mixto con una distribución de errores binomial y una función de enlace logit, en donde la variable “mes” fue usada como un efecto aleatorio. Debido a un tamaño de muestra reducido, no logramos evaluar el efecto del sexo y el estadio de vida para *S. ericymba* en BB y *S. melanocheir* en BM. Así mismo, el efecto del sexo no pudo ser evaluado para *S. zestocarus* en BB, mientras que para *U. rogersi* el efecto del estadio de vida no fue evaluado en ninguna de las localidades. Estos análisis se realizaron con la función *glmmTMB* del paquete “glmmTMB” (Brooks *et al.*, 2017) del software R. Posteriormente, se utilizó un MLG con una distribución de errores binomial para evaluar el efecto de la época y la localidad en los valores de especialización individual. De acuerdo con las recomendaciones de diferentes autores (Zuur *et al.*, 2009; Warton y Hui, 2011), se evaluó si existía algún patrón en el gráfico de residuales vs. variables predictoras, así como la presencia de sobredispersión. El gráfico de residuales fue inspeccionado con la función *plotResiduals* del paquete “DHARMA” (Hartig, 2022), mientras que la sobredispersión se evaluó con la función *check\_overdispersion* del paquete “performance” (Lüdecke *et al.*, 2021), ambos del software R.

### 6.5.3 Variación intraespecífica morfológica y funcional

Considerando que los individuos analizados en la sección anterior se encontraban preservados en formol, para estos análisis morfológicos se utilizarán individuos capturados en las mismas faenas de pesca, pero que fueron preservados a  $-18^{\circ}\text{C}$ . Para los análisis morfológicos se seleccionaron las cinco especies que fueron capturadas en ambas bahías (i.e. *S. ericymba*, *S. melanocheir*, *S. zestocarus*, *C. manglarensis* y *U. rogersi*). El análisis preliminar de la variación morfológica de la mandíbula inferior de *C. manglarensis* encontró como primer eje de gran variabilidad cambios en la amplitud de la mandíbula (no mostrado) y no logró identificar el dimorfismo sexual presente

en la especie (diferencias en la longitud de la mandíbula; Marceniuk, 2007) en ninguna de las dos localidades. Dicha variabilidad podría ser un artefacto introducido por la desarticulación que los dermóstidos ocasionaron en el cráneo de esta especie, y por ello no fue incluida en los análisis morfológicos. Así, analizamos 68 individuos de *S. ericymba* (BB= 21, BM= 47), 88 de *S. melanocheir* (BB= 49, BM= 39), 99 de *S. zestocarus* (BB= 27, BM= 72) y 52 de *U. rogersi* (BB= 35, BM= 17), para un total de 307 individuos (aproximadamente 25 mil fotografías).

A diferencia de las comparaciones morfológicas interespecíficas, en un enfoque intraespecífico es esperable una menor variación entre los especímenes, y por ello se requiere un análisis preliminar para evaluar la precisión en la ubicación de las marcas anatómicas sobre las reconstrucciones tridimensionales de las estructuras morfológicas. Para ello, seguimos la metodología propuesta por Fruciano (2016) para estimar el error de medición asociado a la ubicación de las marcas anatómicas. Así, elegimos aleatoriamente 10 individuos de una especie (i.e., *S. zestocarus*), y cada modelo 3D se replicó 3 veces para realizar la ubicación de las marcas en días separados. Las coordenadas Procrustes obtenidas después de alinear los 30 modelos se usaron en un análisis de componentes principales (ACP), y de esta forma se extrajeron los ejes de mayor variación de la forma de las estructuras morfológicas. Un agrupamiento de las réplicas por cada individuo sin sobreponerse con réplicas de otros individuos en el morfoespacio obtenido en el ACP indicó que la precisión en la ubicación de las marcas es adecuada (Anexo E).

Al tener las réplicas por cada individuo y marcas anatómicas ubicadas a cada lado del plano de simetría, el análisis de varianza Procrustes (ANOVAp) permitió conocer el aporte de la señal biológica y aleatoria al descomponer toda la estructura del error aleatorio, evaluando la influencia de la asimetría direccional (i.e. desarrollo consistentemente mayor de un carácter a un lado del plano de simetría), la asimetría fluctuante (i. e. desviación aleatoria de la simetría perfecta) y el error de medición asociado al investigador. Para los análisis mencionados anteriormente, usamos las funciones *procD.lm* y *bilat.symmetry* del paquete Geomorph (Adams *et al.*, 2013) del software R, y el módulo *SlicerMorph* del software Slicer 3D (Rolfe *et al.*, 2021). Observamos que la asimetría fluctuante aportó un porcentaje no negligible al total de la variación morfológica (factor: lado x individuo en Anexo F;  $R^2 = 31\%$ ) en comparación a la asimetría direccional (factor: lado en Anexo F;  $R^2 = 4.1\%$ ) y el error de medición (factor: lado x individuo x réplica en Anexo F;  $R^2 = 3.1\%$ ). La

baja contribución del error de medición sugiere que la aproximación utilizada es adecuada para los objetivos planteados e incluso para estudios futuros enfocados en patrones de asimetría, mientras que el aporte de la asimetría fluctuante indicó la necesidad de remover dicho componente de la forma y utilizar únicamente el componente simétrico para los análisis posteriores (Haines *et al.*, 2020).

Para evaluar la existencia de cambios en la forma de los rasgos morfológicos relacionados a variación en el tamaño de los especímenes (i.e., alometría), el sexo, la localidad o la época en las especies, usamos una ANOVA sobre (i) la configuración global de marcas anatómicas del cráneo (en las especies de *Stellifer*) y la mandíbula (en *U. rogersi*) y (ii) la configuración de marcas que obedecían únicamente al sistema biomecánico (marcas AAC, PDA, PEL, PAM en Anexo B y C). Esta distinción se hizo con el objetivo de que la configuración global permitiera determinar si existe variación en otros aspectos de la forma en rasgos diferentes a las estructuras orales y que puedan estar relacionados con los hábitos tróficos (e.g., altura de la cabeza está relacionada con consumo de presas en ambientes simples o complejos; Ruehl *et al.*, 2011). Observamos que la variación dentro del morfoespacio y las inferencias estadísticas se mantuvieron iguales independientemente de la configuración de marcas anatómicas; por ello, se muestran los resultados obtenidos con la configuración de marcas del sistema biomecánico. Esto, a su vez, permitió que las regresiones entre la variación morfológica y funcional (sistema biomecánico de 4 barras; ver explicación abajo) estuvieran basadas en las mismas marcas anatómicas (Haines *et al.*, 2020).

Para el caso de evaluar el efecto del tamaño de los individuos sobre la variación morfológica, se empleó el TC como medida multivariada del tamaño de las estructuras morfológicas en lugar de usar la longitud de los individuos (Zelditch *et al.*, 2012). En el caso de encontrar un efecto alométrico común (i.e., interacción no significativa entre el TC y la bahía) en la variación morfológica de cada especie, éste se removió con el objetivo de visualizar los cambios morfológicos y determinar potenciales diferencias espaciotemporales en la disparidad morfológica (ver abajo) sin el sesgo del tamaño de los individuos. Para ello, utilizamos los residuales provenientes del ajuste de las coordenadas Procrustes en función del TC (Zelditch *et al.*, 2012). Cuando el tamaño de muestra lo permitió, se evaluaron otras potenciales interacciones

entre los factores (e.g., entre sexo y bahía). En caso de encontrar algún efecto significativo, se empleó la función *pairwise* del paquete RRPP (Collyer y Adams, 2018) para determinar entre cuáles comparaciones pareadas se encontraron las mayores diferencias morfológicas. Además, en caso de encontrar un efecto significativo de alguno de los factores en el ANOVAp, se utilizó la función *morphol.disparity* del paquete “Geomorph” (Adams y Otálora-Castillo, 2013) para estimar la disparidad (variación) morfológica en los grupos involucrados. Finalmente, para visualizar aquellos aspectos de la forma que variaron entre los individuos se generaron gráficos de deformación 3D utilizando la función *plotRefToTarget* del paquete “Geomorph”. Esta función toma el modelo tridimensional que representa la forma consenso de toda la muestra (i.e., más cercano al centroide general) y utiliza la aproximación “thin plate spline” para deformarlo hacia los valores mínimo y máximos de los componentes principales (Adams y Otálora-Castillo, 2013).

Considerando que la variación en rasgos morfológicos puede afectar la funcionalidad de las estructuras relacionadas directamente con la explotación de los recursos alimentarios, se estimó el coeficiente de transmisión cinemática maxilar (TCM) y la ventaja mecánica (VM) de algunas estructuras tróficas (Wainwright y Richard, 1995; Wainwright *et al.*, 2005; Haines *et al.*, 2020). Para ello, se evaluó un sistema de palancas complejo para las especies del género *Stellifer* (i. e. sistema de cuatro barras; Haines *et al.*, 2020; Anexo C) y simple para *U. rogersi* (proporción de palancas de cierre y apertura de la mandíbula inferior de acuerdo con Kolmann *et al.*, 2015; Anexo C). Para estimar la VM se midieron las palancas de cierre y apertura utilizando la función *interlmdist* del paquete “Geomorph”. La eficiencia del movimiento del sistema de palancas complejo se evaluó utilizando simulaciones biomecánicas con el paquete “LinkR” (Olsen, 2019) del software R. Dentro de este paquete, las cuatro marcas anatómicas del sistema biomecánico fueron tratadas como puntos de articulación, a las cuales se les asignó (i) el tipo de movimiento (i.e., Rotativo: rotación a lo largo de un solo eje; Esférico: rotación a lo largo de 3 ejes) y (ii) un vector de limitación de movimiento que permitió que el eje de rotación del sistema fuera paralelo al eje z (Haines *et al.*, 2020; Anexo G). Posteriormente, usando estos puntos de articulación se especificaron los cuatro enlaces del sistema biomecánico (acople, entrada, salida y fijo de acuerdo con Haines *et al.* 2020; Anexo G). Luego, se estimó la proporción de la rotación maxilar respecto a la rotación de la mandíbula inferior usando un ángulo de rotación de entrada arbitrario (i.e.,

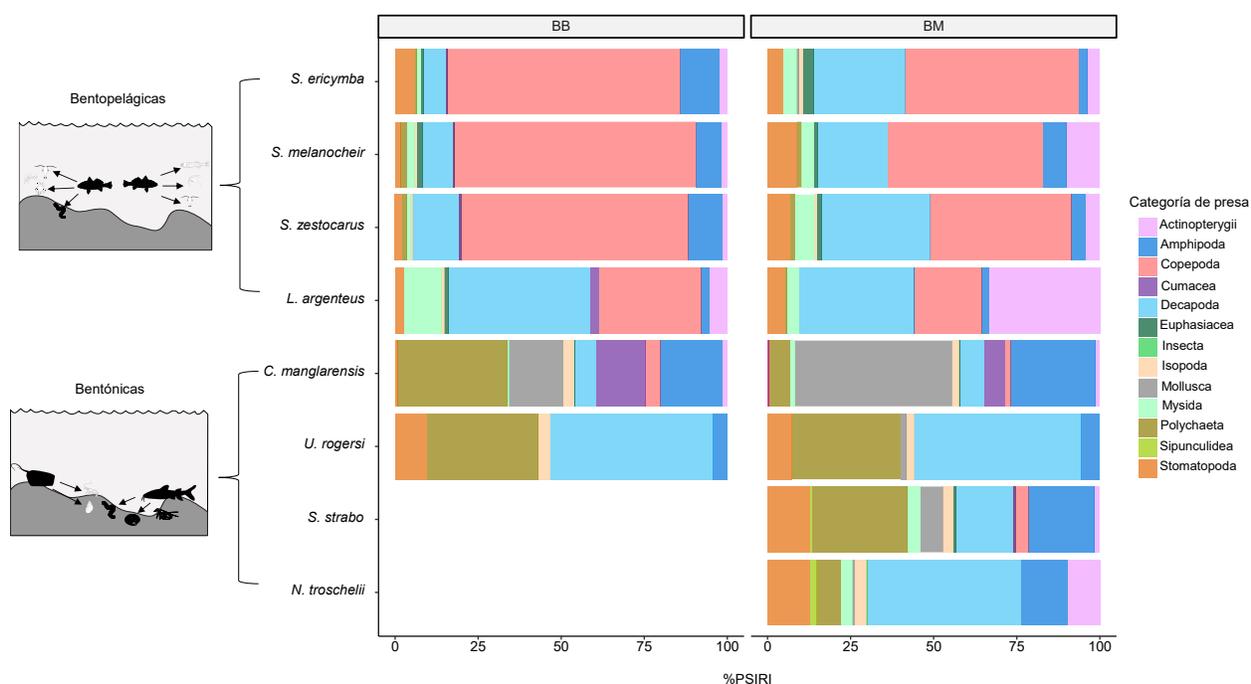
30°; Martinez y Sparks, 2017) a lo largo de 100 intervalos para estimar un valor promedio de TCM por cada individuo.

Así, se logró obtener el gradiente de variación en las propiedades biomecánicas que pueden sugerir trueques funcionales entre la transmisión de fuerza (bajos valores de TCM y altos valores de VM) y velocidad (altos valores de TCM y bajos valores de VM) entre los individuos. Posteriormente, se empleó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar el efecto del tamaño, sexo, localidad y época en las variables funcionales. El uso de esta prueba permitió analizar los mismos modelos estadísticos generados en la sección anterior (ANOVAp). Previo a este análisis, se inspeccionó visualmente el cumplimiento de los supuestos de normalidad (gráfico Q-Q) y homogeneidad de varianzas (residuales vs. valores ajustados). De manera similar a los análisis morfológicos, la visualización de la variabilidad espaciotemporal de las variables funcionales se realizó con diagramas de cajas. En caso de observar cambios ontogenéticos en las variables funcionales, dichos diagramas fueron creados con los residuales derivados de la regresión lineal entre el TC y la variable funcional (Haines *et al.*, 2022). Dado que la variación en estas propiedades mecánicas se traduce en potenciales especializaciones individuales hacia la adquisición y procesamiento de diferentes tipos de presas (e.g., blandas y evasivas, y de caparazón duro e inmóviles; (Wainwright y Richard, 1995; Camarillo *et al.*, 2024), fue posible determinar, bajo una aproximación correlativa, si los resultados de variabilidad funcional fueron congruentes con los resultados de la sección de ecología trófica de las especies. Finalmente, usamos un análisis de regresión simple para determinar qué porcentaje ( $R^2$ ) de la variación funcional fue explicado por la variación morfológica. La lógica del uso de este modelo lineal yace en que es el tipo de prueba que generalmente se utilizaría en los análisis de variación morfológica cuando no se tienen datos del desempeño biomecánico de las estructuras (Thompson *et al.*, 2017). Los valores de variabilidad morfológica de los individuos fueron extraídos de los análisis de disparidad morfológica, mientras que los valores de variabilidad funcional fueron estimados utilizando la distancia euclidiana entre cada individuo y el promedio de la variable funcional por cada bahía.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Composición trófica

En BB, las especies bentopelágicas se alimentaron principalmente de copépodos (*S. ericymba* = 70,1%, *S. melanocheir* = 72,9%, *S. zestocarus* = 68,2% y *L. argenteus* = 30,8%) y decápodos (*S. ericymba* = 6,8%, *S. melanocheir* = 9,1%, *S. zestocarus* = 14% y *L. argenteus* = 42,6%) (Fig. 2 y Anexo H). Entre las especies bentónicas, *C. manglarensis* ingirió poliquetos, anfípodos, moluscos y cumáceos (33%, 18,8%, 16,3% y 14,8%, respectivamente), y *U. rogersi* consumió principalmente decápodos y poliquetos (48,9% y 33,5%, respectivamente) (Fig. 2 y Anexo H).



**Figura 2.** Gráficos de barras anidados mostrando la composición trófica de las especies en la Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM) basada en el índice de importancia relativa específica de la presa (%PSIRI).

En BM, las especies bentopelágicas se alimentaron principalmente de copépodos (*S. ericymba* = 52,1%, *S. melanocheir* = 46,6%, *S. zestocarus* = 42,6% y *L. argenteus* = 20,3%) y decápodos (*S. ericymba* = 27,6%, *S. melanocheir* = 21,2% y *S. zestocarus* = 32,7%), y actinopterygios en el caso de *L. argenteus* con un 33,3% (Fig. 2 y Anexo H). En cuanto a las especies bentónicas, *C. manglarensis* consumió principalmente moluscos y anfípodos (47,4% y 25,5%, respectivamente), y *U. rogersi* depredó sobre decápodos y poliquetos (50,4% y 32,8%, respectivamente). *S. strabo* se alimentó

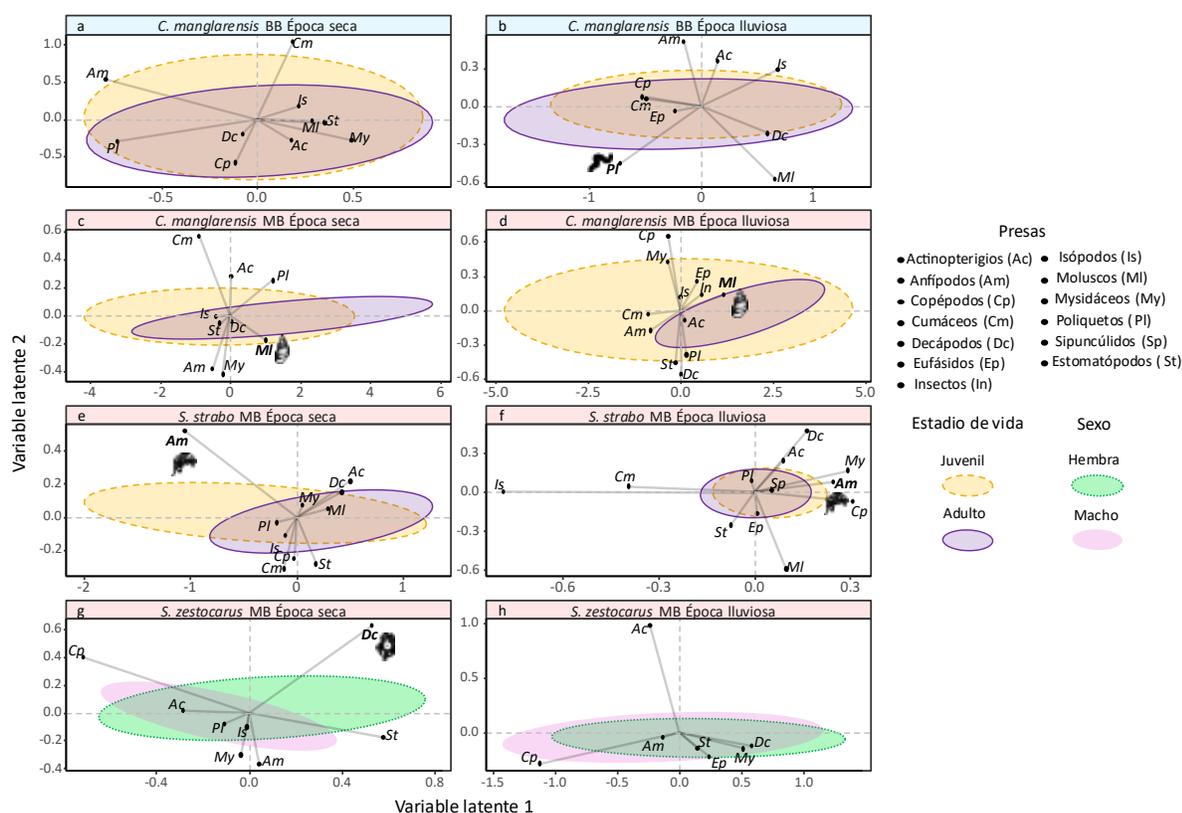
principalmente de poliquetos, anfípodos, decápodos y estomatópodos (28,6%, 19,9%, 17,3% y 12,9%, respectivamente), y *N. troschellii* de decápodos, anfípodos y estomatópodos (45,9%, 14,1% y 12,8%, respectivamente).

## 7.2 Predictores de la composición trófica

Se detectaron efectos de la ontogenia en la dieta de dos especies bentónicas (*C. manglarensis* y *S. strabo*; Tabla 1). Las diferencias tróficas entre juveniles y adultos de *C. manglarensis* dependieron del contexto. En BB, el cambio ontogenético en la dieta no se observó durante la época seca (comparación por pares de MGLMs;  $p_{adj} = 0.11$ , Fig. 3a), mientras que durante la época lluviosa los adultos consumieron más poliquetos ( $p_{adj} < 0.01$ , Fig. 3b). En BM, el cambio ontogénico en la dieta se observó tanto durante la época seca ( $p_{adj} = 0,01$ ) como durante la lluviosa ( $p_{adj} < 0,01$ ), donde los adultos consumieron más moluscos que los juveniles (Fig. 3c, d y Anexo I). Para esta especie, se observó un nicho trófico más amplio para los juveniles durante la época lluviosa en MB (Fig. 3d y Anexo J). Se observaron diferencias tróficas entre juveniles y adultos de *S. strabo* durante ambas épocas (ambas  $p_{adj} = 0,05$ ), debido a un mayor consumo de anfípodos en los juveniles (Fig. 3e, f y Anexo I). Sin embargo, sólo se detectaron diferencias en la amplitud del nicho trófico durante la época seca (un nicho trófico más amplio para los juveniles; Fig. 3e y Anexo J). La composición de la dieta fue diferente entre hembras y machos para una especie bentopelágica (MGLMs, *S. zestocarus*; Tabla 1). Sin embargo, esta diferencia, basada en un mayor consumo de decápodos y estomatópodos por parte de las hembras (Fig. 3g y Anexo I), sólo fue evidente durante la época seca ( $p_{adj} = 0,04$ ).

**Tabla 1.** Resultados del MLG multivariado para evaluar el efecto del sexo (S), estadio de vida (E) y la época (Ep) en la dieta de las especies en la Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM). Negrita indica valores estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ). Dev: devianza.

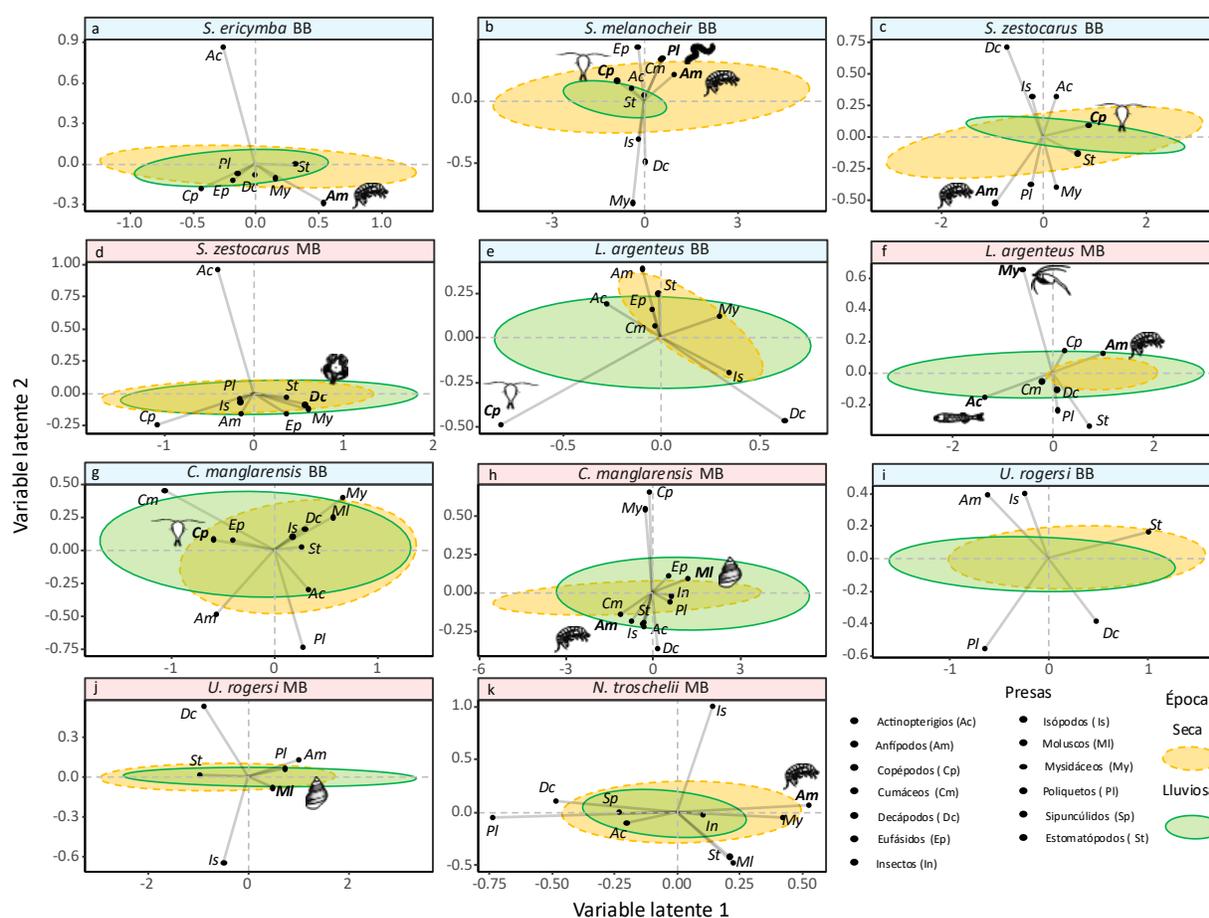
Especie	Bahía	Estadístico	S	E	Ep	Ep x S	Ep x E
<i>S. ericymba</i>	BB	Dev	6.27	4.29	36.18	--	--
		p	0.58	0.77	<b>&lt; 0.01</b>	--	--
	BM	Dev	11.14	16.40	16.89	3.07	4.16
		p	0.25	0.07	0.06	0.40	0.29
<i>S. melanocheir</i>	BB	Dev	11.93	19.34	89.65	16.98	6.79
		p	0.39	0.06	<b>&lt; 0.01</b>	0.05	0.48
	BM	Dev	5.25	10.68	9.42	--	--
		p	0.73	0.17	0.33	--	--
<i>S. zestocarus</i>	BB	Dev	8.16	8.38	68.75	--	9.93
		p	0.41	0.57	<b>&lt; 0.01</b>	--	0.22
	BM	Dev	27.59	3.02	23.07	5.52	2.11
		p	<b>&lt; 0.01</b>	0.97	<b>0.01</b>	0.59	0.96
<i>L. argenteus</i>	BB	Dev	18.70	--	23.91	--	--
		p	0.24	--	<b>0.01</b>	--	--
	BM	Dev	12.38	12.50	52.74	--	--
		p	0.13	0.13	<b>&lt; 0.01</b>	--	--
<i>C. manglarensis</i>	BB	Dev	18.89	39.47	42.79	4.19	34.19
		p	0.10	<b>&lt; 0.01</b>	<b>&lt; 0.01</b>	0.78	<b>&lt; 0.01</b>
	BM	Dev	12.67	33.81	72.50	11.25	24.33
		p	0.51	<b>&lt; 0.01</b>	<b>&lt; 0.01</b>	0.24	<b>0.01</b>
<i>U. rogersi</i>	BB	Dev	8.60	6.28	11.65	--	--
		p	0.16	0.28	<b>0.04</b>	--	--
	BM	Dev	5.07	6.09	24.64	6.71	--
		p	0.56	0.49	<b>&lt; 0.01</b>	0.32	--
<i>S. strabo</i>	BM	Dev	14.72	39.32	18.28	7.60	8.96
		p	0.28	<b>&lt; 0.01</b>	0.11	0.71	0.57
<i>N. troschelii</i>	BM	Dev	--	--	37.94	--	--
		p	--	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--



**Figura 3.** Biplot de ordenación de variables latentes que muestra las categorías de presas implicadas en las diferencias tróficas entre juveniles (elipse amarilla con línea discontinua) y adultos (elipse morada con línea continua) de dos especies bentónicas (a-f) y las diferencias tróficas entre hembras (elipse verde con línea discontinua) y machos (elipse violeta sin línea) de una especie bentopelágica (g-h) en BB (paneles azules) y MB (paneles rojos). Las presas que contribuyen fuertemente al efecto predictor identificado por los modelos lineales generalizados multivariantes (MGLM) se muestran como vectores gráficos (abreviaturas en negrita) dentro de cada gráfico. (Los símbolos de las presas son cortesía de la Red de Integración y Aplicación del Centro de Ciencias Medioambientales de la Universidad de Maryland-ian.umces.edu/symbols/).

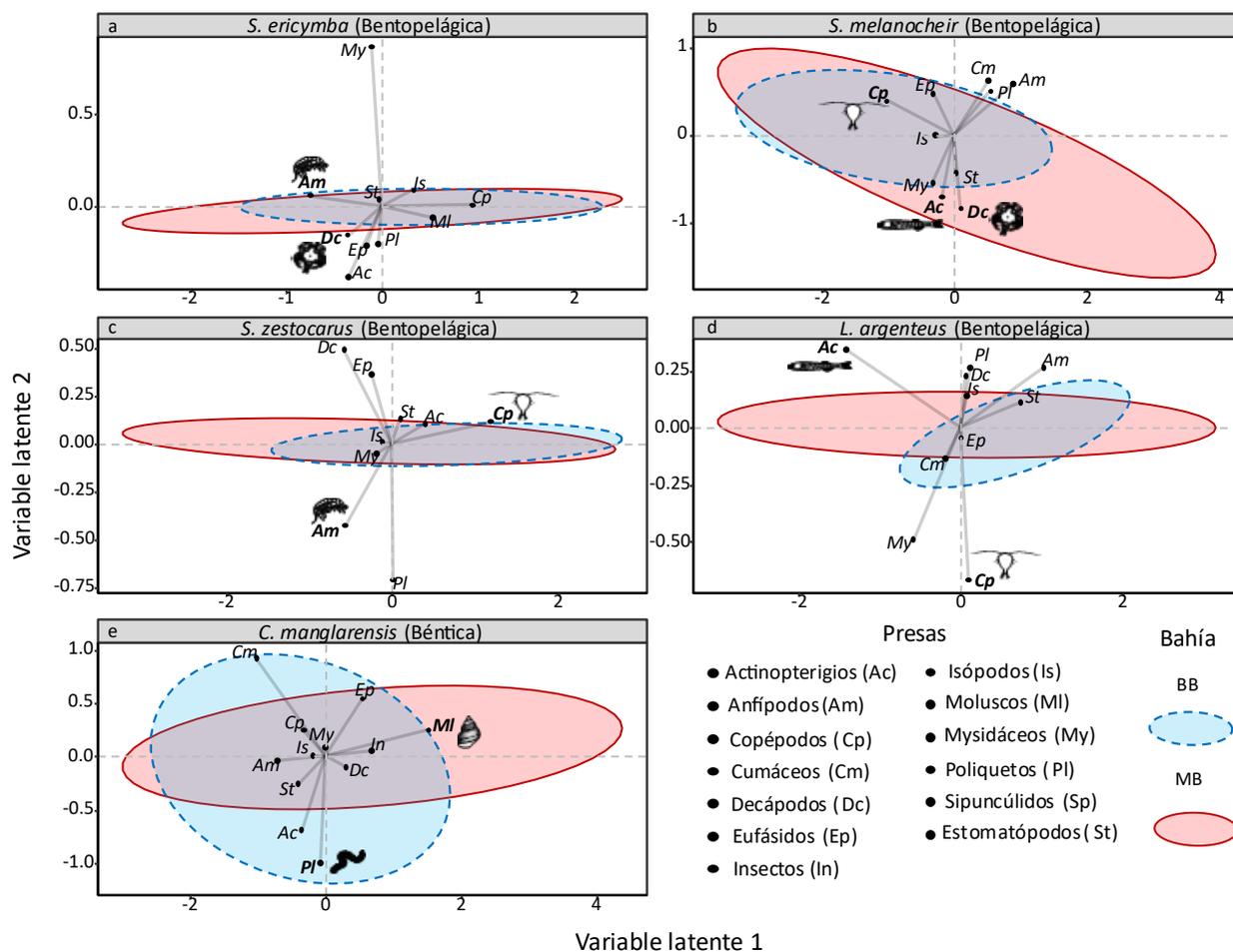
Los MGLM identificaron variaciones en la dieta de todas las especies de acuerdo con la época, excepto *S. strabo* (Tabla 1). En BB, las pruebas post hoc univariadas identificaron a los anfípodos, copépodos y poliquetos como las categorías de presas que más contribuyeron a las diferencias observadas (Fig. 4). Por ejemplo, en BB, las especies bentopelágicas consumieron más anfípodos durante la época seca y más copépodos durante la época lluviosa (Fig. 4a-c, d y Anexo I). Estas especies bentopelágicas, excepto *L. argenteus*, presentaron un nicho trófico más amplio durante la época seca (Fig. 4a-c y Anexo K). En el caso de las especies bentónicas, las diferencias observadas en *C. manglarensis* se debieron a un mayor consumo de copépodos durante la época lluviosa (Fig. 4g), mientras que el gráfico de ordenación sugirió que el mayor consumo de estomatópodos durante la época seca y de poliquetos durante la época lluviosa explicaba las

diferencias en *U. rogersi* (Fig. 4i). Sólo *C. manglarensis* mostró diferencias temporales en la amplitud del nicho trófico, siendo mayor en la época lluviosa (Fig. 4g y Anexo K). En MB, durante la época lluviosa, las especies bentopelágicas mostraron un mayor consumo de decápodos en el caso de *S. zestocarus* y de actinopterigios y misidiáceos en *L. argenteus* (Fig. 4d, f). En el caso de las especies bentónicas, el mayor consumo de anfípodos durante la época seca (Fig. 4h, k) y de moluscos durante la época lluviosa (Fig. 4h, j) explicó las diferencias. Se detectó una mayor amplitud del nicho trófico durante la época lluviosa para una especie bentopelágica y otra bentónica (*L. argenteus* y *U. rogersi*, respectivamente; Fig. 4f, j y Anexo K), mientras que una especie bentónica, *N. troschelii*, mostró un nicho trófico más amplio durante la época seca (Fig. 4k y Anexo K).



**Figura 4.** Biplot de ordenación de variables latentes que muestra las categorías de presas implicadas en las diferencias intraespecíficas de especies consumidoras bentopelágicas (a-d, g-h) y especies bentónicas (e-f, i-k) en BB (paneles azules) y MB (paneles rojos) entre las estaciones seca (elipse amarilla con línea discontinua) y lluviosa (elipse verde con línea continua). Las presas que contribuyen fuertemente al efecto predictor identificado por los modelos lineales generalizados multivariantes (MGLM) se muestran como vectores gráficos (abreviaturas en negrita) dentro de cada gráfico.

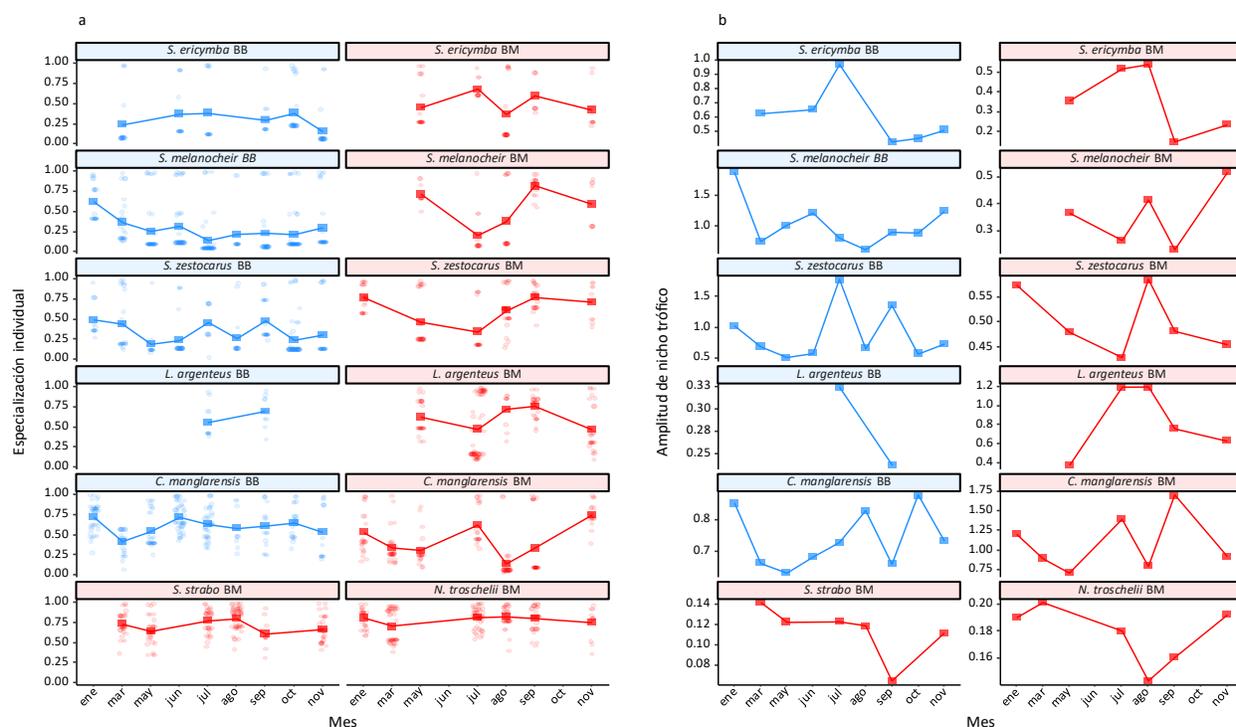
Los MGLM identificaron diferencias significativas en la composición trófica entre bahías (Anexo L). Para las especies bentopelágicas (*S. ericymba*, *S. melanocheir*, *S. zestocarus* y *L. argenteus*), los copépodos, decápodos, anfípodos y actinopterigios fueron las principales presas implicadas en las diferencias (Fig. 5). De las dos especies bentónicas analizadas, *C. manglarensis* fue la única que presentó diferencias significativas entre bahías debido al elevado consumo de moluscos y poliquetos en BB (Fig. 5 y Anexo L). Estas especies presentaron diferencias significativas en la amplitud del nicho trófico, teniendo todas las especies un nicho trófico más amplio en MB (Fig. 5 y Anexo M).



**Figura 5.** Biplot de ordenación de variables latentes que muestra las categorías de presas implicadas en las diferencias tróficas de las especies consumidoras entre BB (elipse azul con línea discontinua) y MB (elipse roja con línea continua). Las presas que contribuyen fuertemente al efecto predictor identificado por los modelos lineales generalizados multivariantes (MGLM) se muestran como vectores gráficos (abreviaturas en negrita) dentro de cada gráfico.

### 7.3 Efecto de la inercia filogenética en la variación intraespecífica trófica

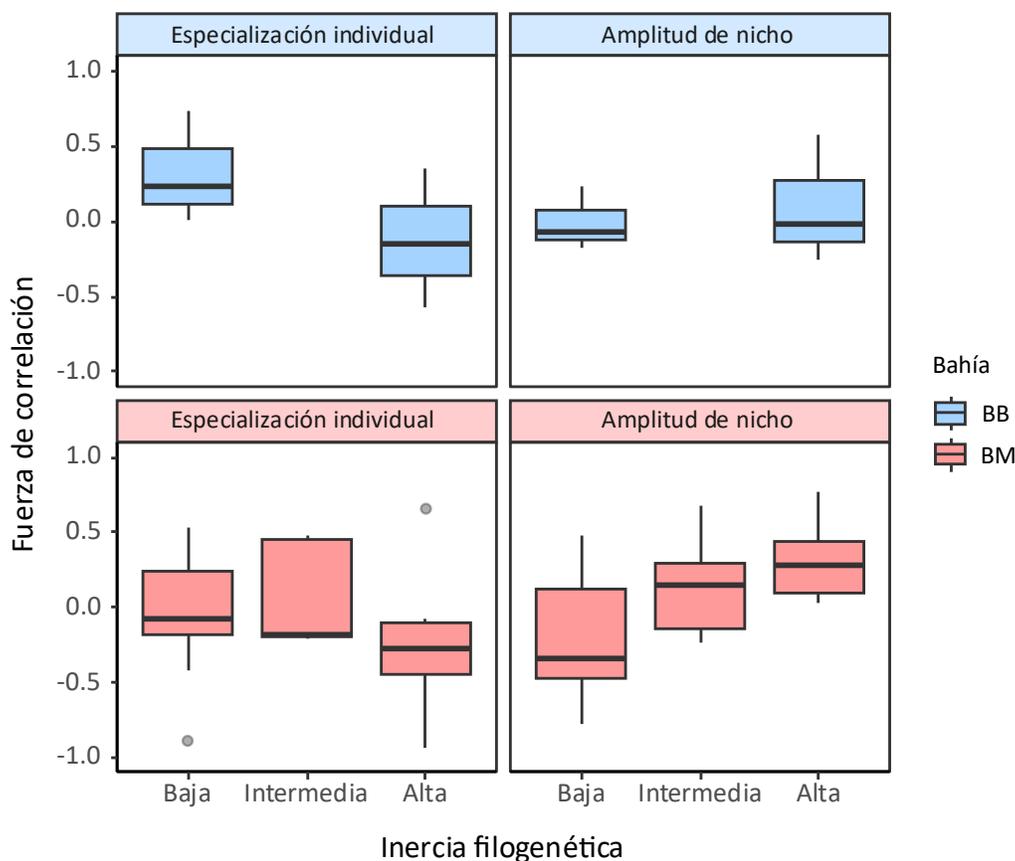
Para la mayoría de las especies se observó una alta variabilidad temporal en los valores del índice de especialización ( $V_{obs}$ ) y amplitud de nicho trófico (Fig. 6); sin embargo, se observó que algunos valores  $V_{obs}$  no fueron estadísticamente diferentes de la distribución nula ( $V_{esp}$ ) (Anexo N), y por tanto su interpretación se debe considerar con precaución. Para todas las especies evaluadas, los GLM mixtos encontraron que el sexo y el estadio de vida de los individuos no fueron predictores significativos de los valores de  $V$  (Tabla 2). En BB, la inercia filogenética no afectó la fuerza de las correlaciones interespecíficas de la dinámica mensual tanto del grado de especialización individual ( $F_{Welch} = 1.31$ ,  $p = 0.26$ ) como de la amplitud de nicho trófico ( $F_{Welch} = -0.38$ ,  $p = 0.73$ ) (Fig. 7). En BM se observó, de manera similar a BB, una tendencia de bajos valores de fuerza de correlación de la dinámica temporal del grado de especialización entre especies cercanamente emparentadas (Fig. 7); sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas ( $F_{Welch} = 0.58$ ,  $p = 0.58$ ). Por el contrario, se observó un efecto de la inercia filogenética sobre la dinámica mensual del grado de amplitud de nicho trófico ( $F_{Welch} = 4.59$ ,  $p = 0.04$ ), en donde especies cercanamente emparentadas (inercia alta) presentaron, con un valor de probabilidad marginal ( $p_{Holm-adj} = 0.06$ ), mayores valores de fuerza de correlación que especies lejanamente emparentadas (inercia baja; Fig. 7).



**Figura 6.** Variación temporal del grado de especialización individual (A) y amplitud de nicho trófico (B) de las especies en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM). Los círculos y cuadrados representan los valores individuales y el promedio mensual, respectivamente.

**Tabla 2.** Resultados de los GLM mixtos empleados para evaluar el efecto del sexo y el estadio de vida en los valores del índice de especialización individual (V) de las especies en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM).

Especie	Localidad	Sexo		Estadio de vida	
		$\chi^2$	p	$\chi^2$	p
<i>S. ericymba</i>	BB	--	--	--	--
	BM	0.05	0.82	2.09	0.15
<i>S. melanocheir</i>	BB	0.00	0.97	2.39	0.12
	BM	--	--	--	--
<i>S. zestocarus</i>	BB	--	--	1.24	0.27
	BM	0.35	0.55	0.15	0.70
<i>L. argenteus</i>	BM	0.25	0.62		
<i>C. manglarensis</i>	BB	1.33	0.24	0.36	0.55
	BM	0.39	0.53	0.00	0.97
<i>U. rogersi</i>	BB	0.03	0.84	--	--
	BM	0.08	0.77	--	--
<i>S. strabo</i>	BM	0.26	0.61	0.17	0.68



**Figura 7.** Diagrama de cajas mostrando la variación en la fuerza de correlación interespecífica de la dinámica temporal del índice de especialización individual y amplitud de nicho trófico en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM) a lo largo de tres niveles de inercia filogenética.

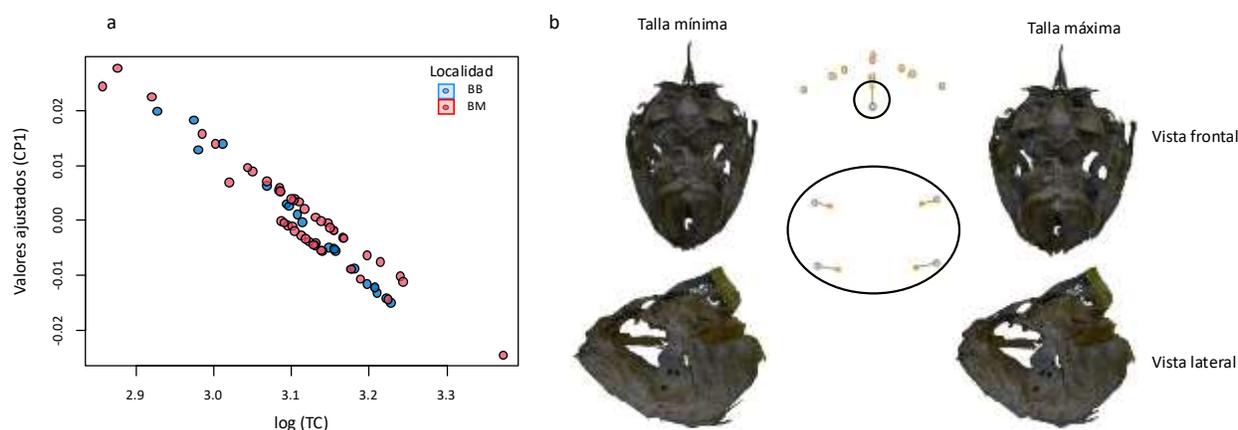
#### 7.4 Variación intraespecífica morfológica y funcional

En *S. ericymba* se encontró un efecto alométrico en la morfología, el cual fue consistente en ambas bahías (Tabla 3; Fig. 8a). A medida que los individuos de *S. ericymba* aumentaron en tamaño, los valores ajustados para el CP1 disminuyeron (Fig. 8a). Esta trayectoria alométrica estuvo relacionada a una ampliación en las marcas anatómicas ubicadas en la articulación cuadrado-articular y en la punta dorsal del articular a lo largo del eje Z (profundidad de la estructura), y a un desplazamiento del punto anterior del dentario a lo largo del eje Y (altura de la estructura) (Fig. 8b). Esto condujo a que los individuos de mayores tallas presenten mandíbulas orales más anchas y cortas en comparación a individuos de menores tallas (Fig. 8b). Después de retirar el efecto alométrico, se observó que los individuos de ambas bahías presentaron una distribución similar en el morfoespacio ( $t_{\text{Welch}} = -1.49$ ,  $p = 0.14$ ; Fig. 9). Funcionalmente, no se

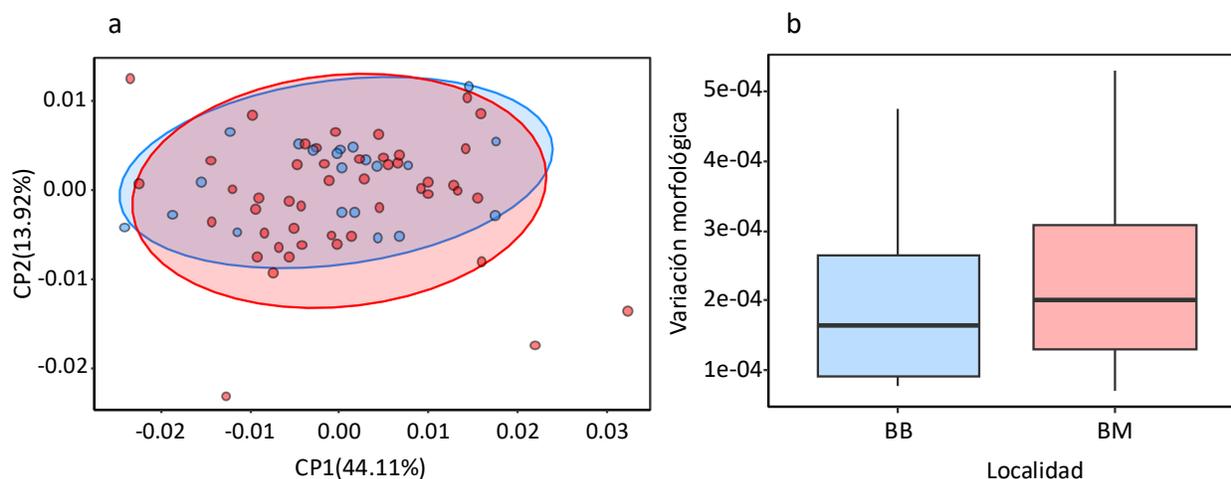
observaron cambios ontogenéticos ni diferencias entre las bahías en el valor de TCM (Tabla 3, Fig. 10ab). Además, se observó que el porcentaje de variación funcional explicado por la variación morfológica en cada bahía fue bajo y estadísticamente no significativo (Fig. 10c).

**Tabla 3.** Análisis de varianza morfológico (Procrustes ANOVA: ANOVAp) y funcional (ANOVA) mostrando el efecto del sexo, tamaño del centroide (TC), localidad y temporada en la variación morfológica y funcional de la mandíbula de *S. ericymba*. Para cada prueba se muestran los respectivos estadísticos (grados de libertad: gl; coeficiente de determinación: R<sup>2</sup>; tamaño del efecto: Z; valores de F y probabilidad). Valores en negrilla indican valores estadísticamente significativos.

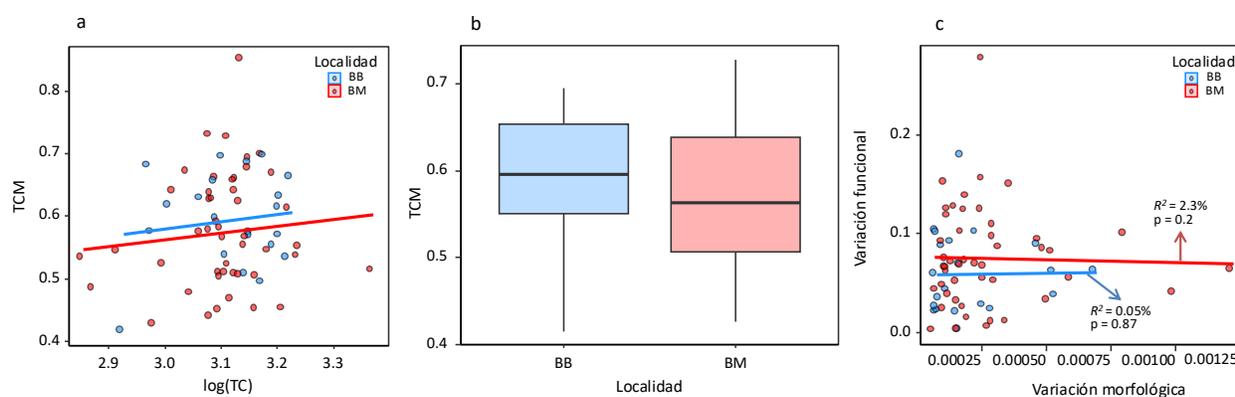
Predictor/Estadístico	gl	Morfología			Funcional	
		R <sup>2</sup>	Z	p	F	p
log (CS)	1	0.253	4.143	<b>0.001</b>	0.919	0.341
Sexo	1	0.017	0.953	0.171	0.569	0.454
Localidad	1	0.013	0.462	0.312	1.055	0.308
Temporada	1	0.013	0.516	0.311	0.028	0.869
log (CS)* Localidad	1	0.006	-0.818	0.799	0.049	0.826
Residuales	62	0.699				



**Figura 8.** Trayectorias alométricas de la morfología trófica de *S. ericymba* a lo largo de los valores ajustados del componente principal 1(CP1) (a). Gráficos de deformación de los modelos 3D junto al gráfico de vectores mostrando los principales aspectos de la forma (elipses negras) que cambiaron a lo largo de la ontogenia, en donde puntos naranjas y grises indican la configuración de marcas anatómicas deformados hacia la talla mínima y máxima, respectivamente (b).



**Figura 9.** Análisis de componentes principales (CP1 y CP2) de *S. ericymba*, mostrando los ejes de mayor variación morfológica dentro del morfoespacio de acuerdo con la localidad (BB: elipses y puntos azules; BM: Elipses y puntos rojos) (a). Diagrama de cajas mostrando la variación morfológica entre las localidades (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) (b).



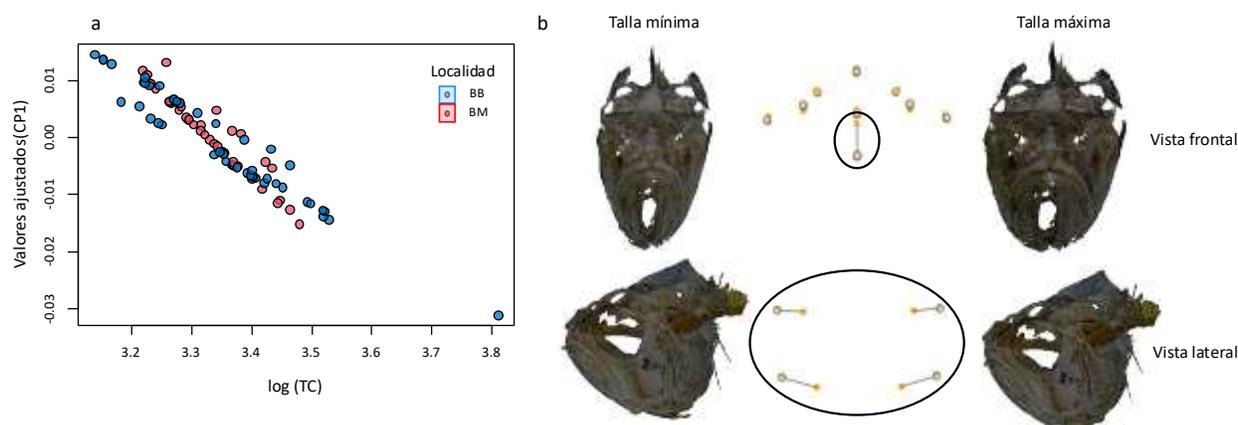
**Figura 10.** Análisis de regresión mostrando la relación entre la talla (log (TC): logaritmo natural del tamaño del centroide) y el coeficiente de transmisión cinemática maxilar (TCM) en *S. ericymba* (a). Diagrama de cajas mostrando la variación funcional de acuerdo con la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) (b). Relación entre la variación morfológica y la variación funcional en cada localidad.

En *S. melanocheir* la forma de la mandíbula oral cambió con la talla, presentando la misma pendiente alométrica entre las bahías (Tabla 4; Fig. 11). Se observó que este efecto alométrico fue similar al observado en *S. ericymba* (mismas marcas anatómicas en la misma dirección; detallado en la sección anterior), conduciendo a un cambio de mandíbulas estrechas y largas en juveniles a mandíbulas anchas y cortas en adultos (Fig. 11). Después de retirar el efecto alométrico, se observó que la distribución dentro del morfoespacio y la variación morfológica de los individuos fue similar de acuerdo con la bahía ( $t_{\text{Welch}} = 0.92$ ,  $p = 0.36$ ) y la época ( $t_{\text{Welch}} = 0.48$ ,

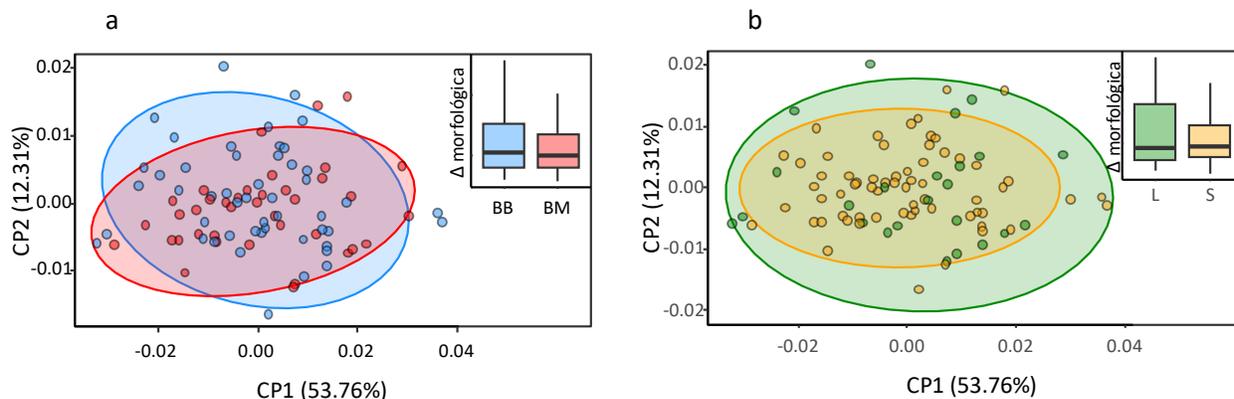
$p = 0.64$ ) (Fig. 12). A pesar de estos estadísticos no significativos, se observó que la morfología de los individuos de BB y de la época lluviosa presentaban una tendencia a una mayor dispersión dentro del morfoespacio que sus respectivas contrapartes (Fig. 12). Funcionalmente, ninguna variable afectó los valores de TCM, excepto el efecto marginalmente significativo de la temporada (Tabla 4). Durante la época lluviosa, se observó una tendencia a mayores valores de TCM en comparación a la época seca (Fig. 13c). En BB, la variación morfológica explicó el 3.4 % de la variación funcional observada, mientras que en BM explicó el 7.3% (Fig. 13d).

**Tabla 4.** Análisis de varianza morfológico (Procrustes ANOVA: ANOVA<sub>p</sub>) y funcional (ANOVA) mostrando el efecto del sexo, tamaño del centroide (TC), localidad y temporada en la variación morfológica y funcional de la mandíbula de *S. melanocheir*. Para cada prueba se muestran los respectivos estadísticos (grados de libertad: gl; coeficiente de determinación:  $R^2$ ; tamaño del efecto: Z; valores de F y probabilidad). Valores en negrilla indican valores estadísticamente significativos.

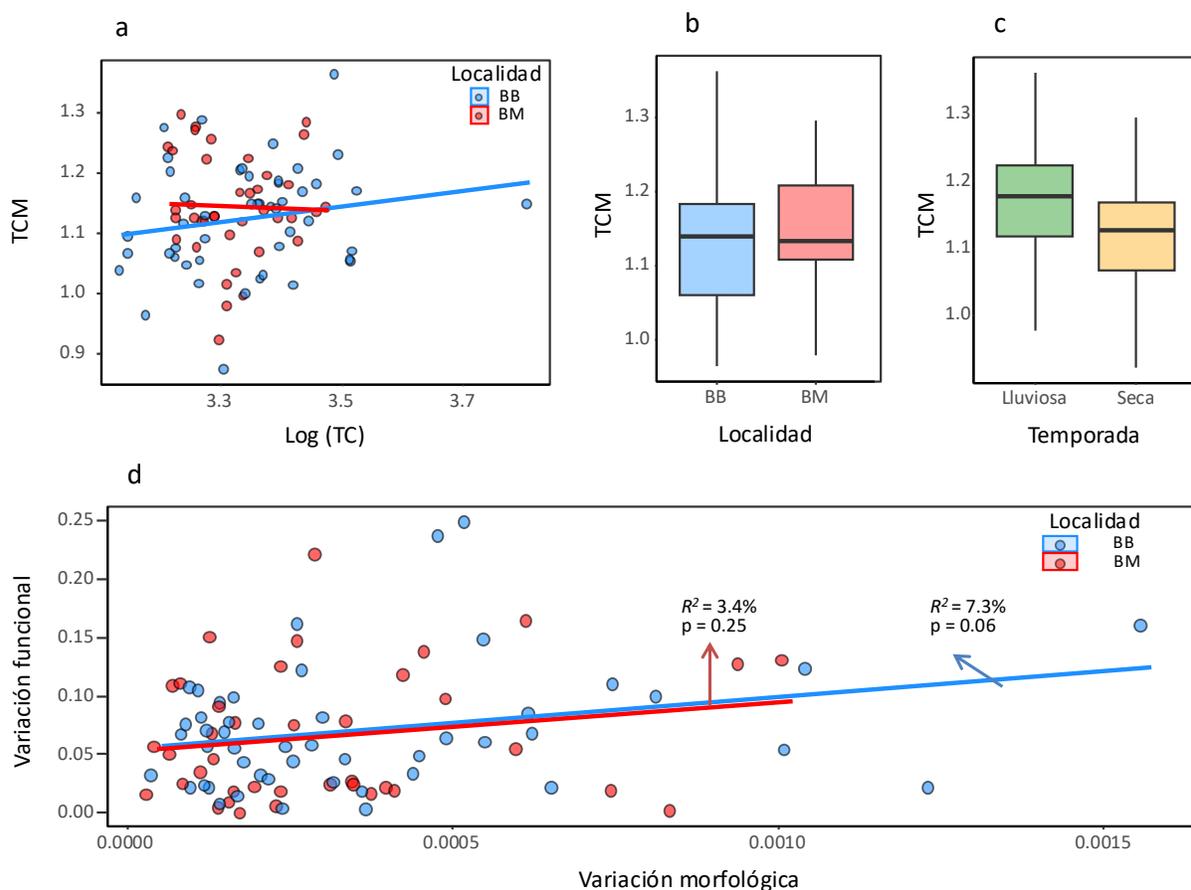
Predictor/Estadístico	Morfología			Funcional		
	gl	$R^2$	Z	p	F	p
log (CS)	1	0.1494	3.7066	<b>0.001</b>	0.9275	0.338
Sexo	1	0.0194	1.3789	0.087	0.5783	0.449
Localidad	1	0.0091	0.2464	0.400	0.7785	0.380
Temporada	1	0.0058	-0.3812	0.648	3.7052	<b>0.058</b>
log (CS)* Localidad	1	0.0099	0.3378	0.348	0.3977	0.530
Residuales	82	0.8064				



**Figura 11.** Trayectorias alométricas de la morfología trófica de *S. melanocheir* a lo largo de los valores ajustados del componente principal 1 (CP1) (a). Gráficos de deformación de los modelos 3D junto al gráfico de vectores mostrando los principales aspectos de la forma (elipses negras) que cambiaron a lo largo de la ontogenia, en donde puntos naranjas y grises indican la configuración de marcas anatómicas deformados hacia la talla mínima y máxima, respectivamente (b).



**Figura 12.** Análisis de componentes principales (ACP) de *S. melanocheir*, mostrando los ejes de mayor variación morfológica (CP1 y CP2) dentro del morfoespacio de acuerdo con la localidad (a) y la época (b). Los diagramas de cajas dentro de cada ACP muestran la variación morfológica de acuerdo con la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) y la época (Lluviosa: L; Seca: S).

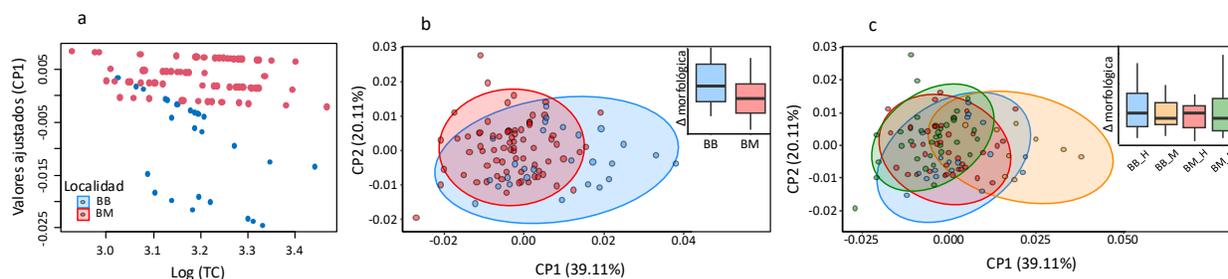


**Figura 13.** Análisis de regresión mostrando la relación entre la talla (log (TC): logaritmo natural del tamaño del centroide) y el coeficiente de trasmisión cinemática maxilar (TCM) en *S. melanocheir* (a). Diagrama de cajas mostrando la variación funcional de acuerdo con la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) (b) y la época (Lluviosa: L; Seca: S) (c). Relación entre la variación morfológica y la variación funcional en cada localidad.

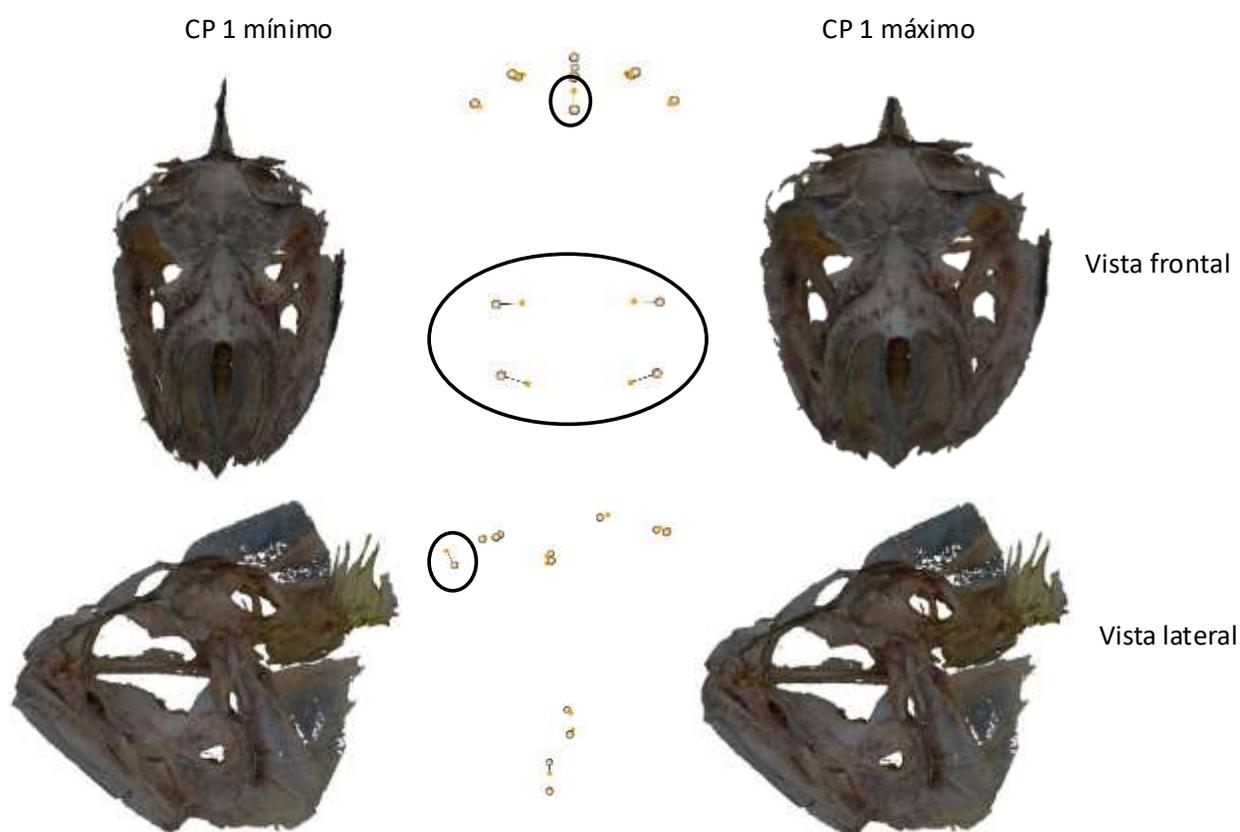
En *S. zestocarus* se encontró un efecto alométrico en la variación morfológica; sin embargo, la interacción significativa entre el tamaño del centroide y la bahía (Tabla 5) indicó que dicho efecto ocurrió únicamente en BB, mientras que la pendiente alométrica en BM se mantuvo constante (Fig. 14a). Las trayectorias alométricas permitieron identificar que individuos de tallas menores de ambas bahías tienden a compartir una región del morfoespacio (cercano al valor 0 del CP1; Fig. 14b). Sin embargo, a medida que la talla incrementó, los individuos de BB se alejaron hacia valores positivos del CP1, generando las diferencias observadas entre las bahías (Tabla 5, Fig. 14b). Dicha diferencia espacial en la forma de las estructuras orales estuvo también influenciada por un efecto significativo de la interacción entre el sexo y la bahía (Tabla 5), en donde el análisis *pos hoc* encontró que existe dimorfismo sexual en BB (puntaje  $Z = 3.71$ ,  $p = 0.001$ ) pero no en BM ( $Z = 0.84$ ,  $p = 0.21$ ). La variación a lo largo del CP1, basada en el desplazamiento del punto anterior del dentario en el eje Y, y la ampliación en la articulación cuadrado-articular y en la punta dorsal del articular, indicó que los individuos de BB presentaron cráneos con mandíbulas orales más amplias y cortas que los individuos de BM (Fig. 15).

**Tabla 5.** Análisis de varianza morfológico (Procrustes ANOVA: ANOVAp) y funcional (ANOVA) mostrando el efecto del sexo, tamaño del centroide (TC), localidad y temporada en la variación morfológica y funcional de la mandíbula de *S. zestocarus*. Para cada prueba se muestran los respectivos estadísticos (grados de libertad: gl; coeficiente de determinación:  $R^2$ ; tamaño del efecto: Z; valores de F y probabilidad). Valores en negrilla indican valores estadísticamente significativos.

Predictor/Estadístico	Morfología			Funcional		
	gl	$R^2$	Z	p	F	p
log (TC)	1	0.052	3.4347	<b>0.001</b>	7.4444	<b>0.008</b>
Sexo	1	0.022	2.0951	<b>0.013</b>	4.0359	<b>0.047</b>
Localidad	1	0.1092	4.8211	<b>0.001</b>	1.0243	0.314
Temporada	1	0.0184	1.769	<b>0.045</b>	2.7568	0.100
Log (TC) * Localidad	1	0.0229	2.1814	<b>0.016</b>	2.9659	0.088
Sexo * Localidad	1	0.0667	4.3541	<b>0.001</b>	0.4692	0.495
Residuales	92	0.7088				

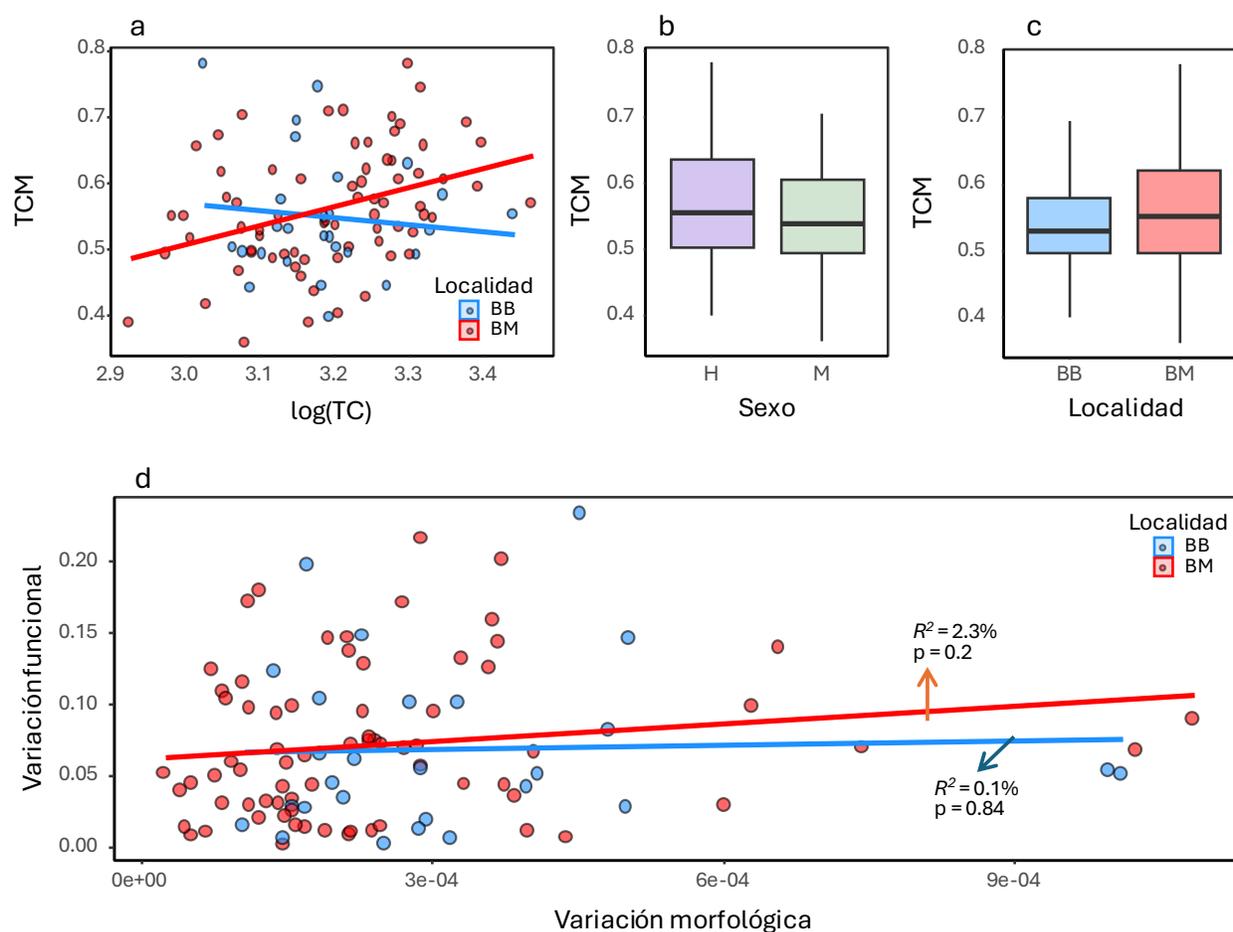


**Figura 14.** Trayectorias alométricas de la morfología trófica de *S. zesticarus* a lo largo de los valores ajustados del componente principal 1 (CP1) (a). Análisis de componentes principales (ACP), mostrando los ejes de mayor variación morfológica (CP1 y CP2) dentro del morfoespacio de acuerdo con la localidad (b) y la interacción entre la localidad y el sexo (b). Los diagramas de cajas dentro de cada ACP muestran la variación morfológica de acuerdo con la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) y la interacción entre la localidad y el sexo (Hembra: H; Macho: M).



**Figura 15.** Gráficos de deformación de los modelos 3D junto al gráfico de vectores mostrando los principales aspectos de la forma (elipses negras) que cambiaron a lo largo del componente principal 1 (CP1) en *S. zesticarus*, en donde puntos naranjas y grises indican la configuración de marcas anatómicas deformados hacia el valor mínimo y máximo del CP1, respectivamente.

El análisis de disparidad morfológica encontró una mayor variabilidad en BB en comparación a BM ( $t_{\text{Welch}} = 2.09$ ,  $p = 0.04$ ; Fig. 14b), mientras que entre los subgrupos de la interacción sexo-localidad no se observaron diferencias ( $F_{\text{Welch}} = 0.03$ ,  $p = 0.99$ ; Fig. 14c). Los valores de TCM fueron afectados por la talla (Tabla 5); sin embargo, este efecto estuvo dirigido principalmente por un incremento del TCM con la talla en los individuos de BM, mientras que en BB los valores permanecieron constantes a lo largo de la ontogenia (Fig. 16a). Se encontró una tendencia de mayores valores de TCM para las hembras en comparación a los machos (Tabla 5; Fig. 16b), mientras que no se observaron efectos significativos de los factores restantes (e.g. la bahía; Fig. 16c). Además, se observó que la variación morfológica explicó porcentajes bajos de la variación funcional observada (Fig. 16d).

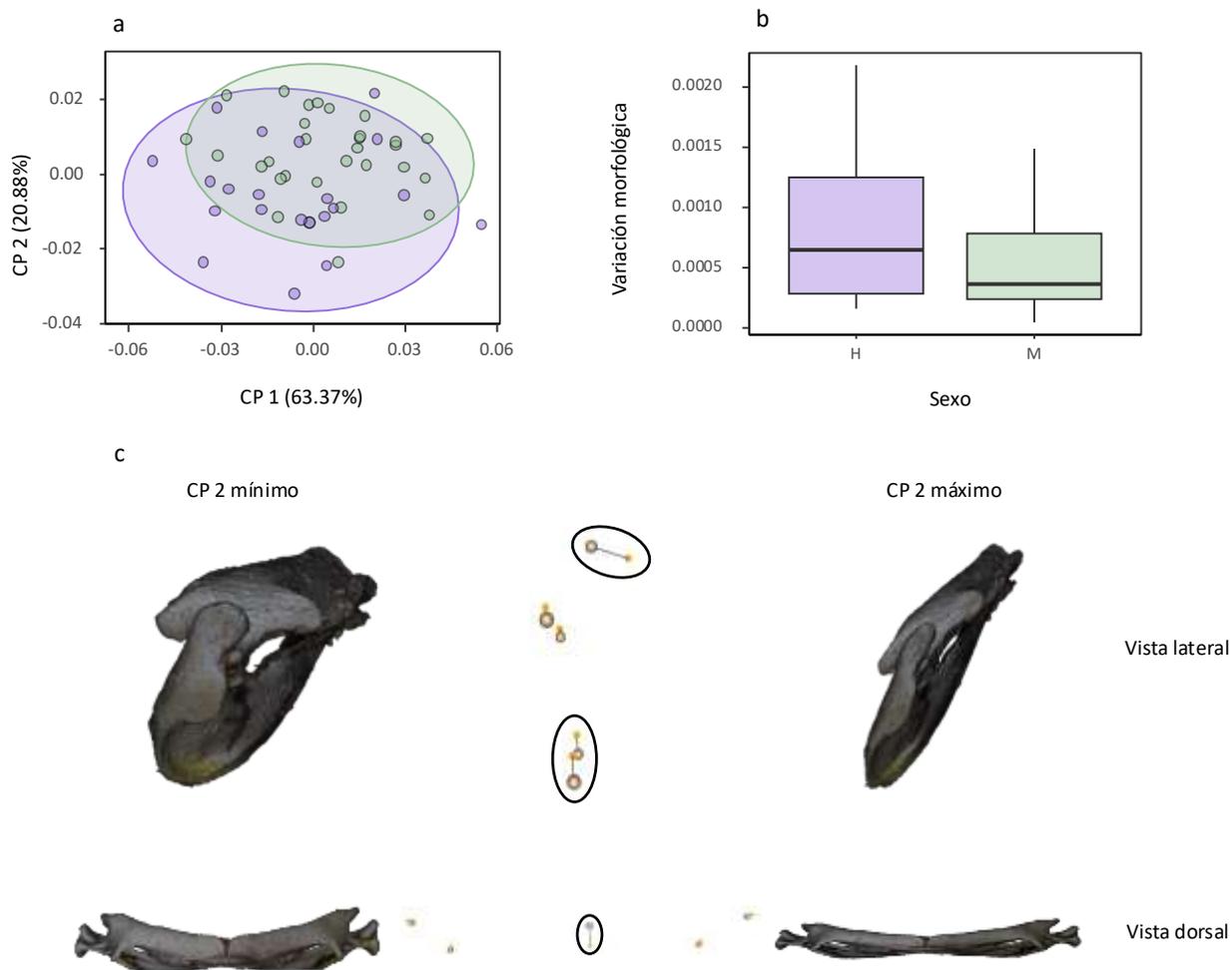


**Figura 16.** Análisis de regresión mostrando la relación entre la talla ( $\log(\text{TC})$ : logaritmo natural del tamaño del centroide) y el coeficiente de transmisión cinemática maxilar (TCM) en *S. zestocarus* (a). Diagrama de cajas mostrando la variación funcional de acuerdo con el sexo (Hembra: H; Macho: M) (b) y la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) (c). Relación entre la variación morfológica y la variación funcional en cada localidad.

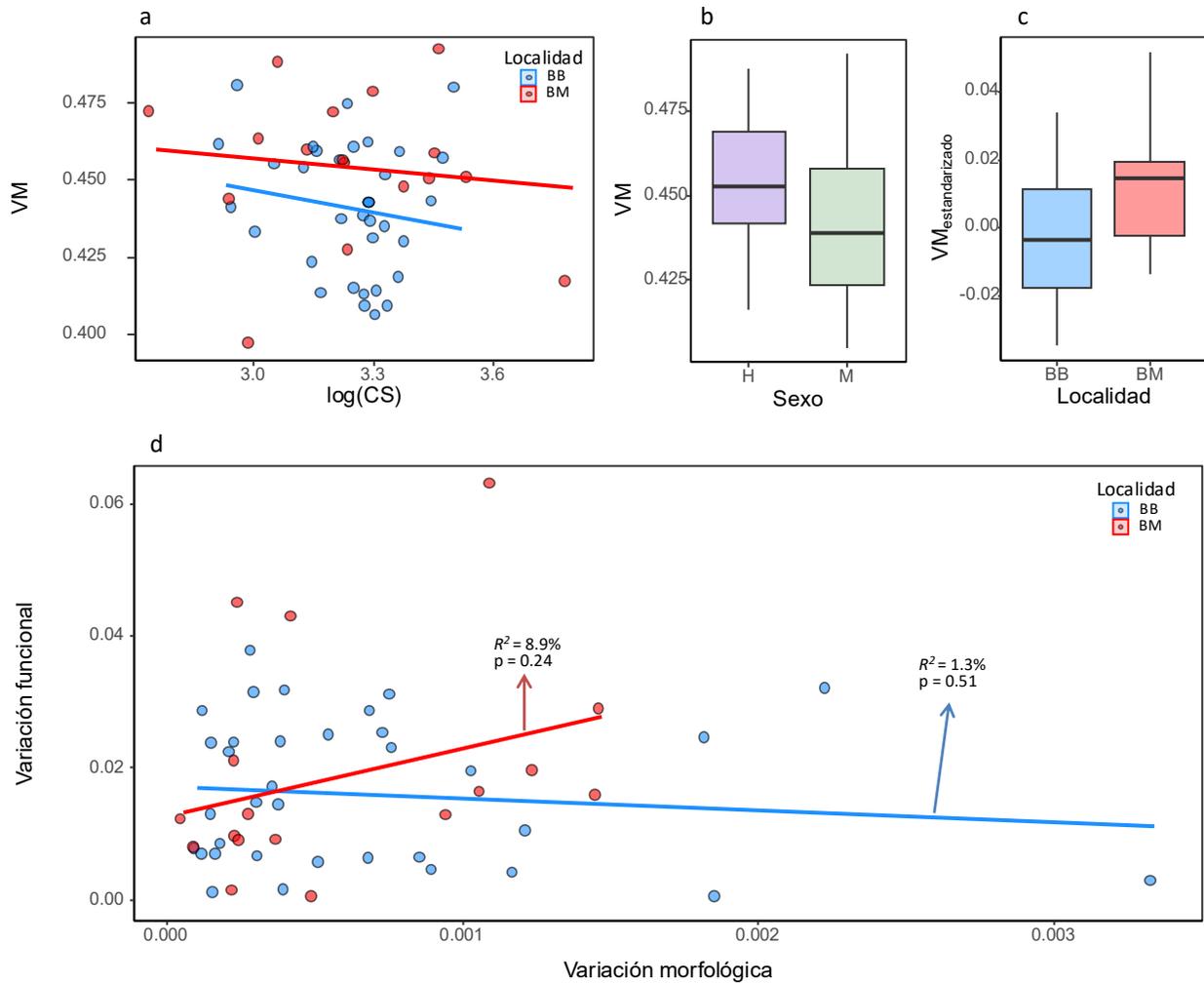
En *U. rogersi*, el ANOVAp encontró que el sexo afectó la forma de la estructura trófica y dicho efecto fue consistente entre las bahías (Tabla 6). Dentro del morfoespacio, el centroide de los machos se ubicó hacia valores positivos del CP2 en comparación al centroide de las hembras (Fig. 17a). El análisis de disparidad morfológica no evidenció diferencias entre hembras y machos ( $t_{\text{Welch}} = 1.59$ ,  $p = 0.12$ ; Fig. 17b). El gráfico de deformación indicó que la variación a lo largo del CP2 estuvo generada, en mayor medida, por un desplazamiento en el eje Z en la marca ubicada en el punto medio de mordida, y en menor medida, por un desplazamiento en el eje Y en las marcas ubicadas en el punto de anclaje del músculo aductor mandibular (Fig. 17c). Esto condujo a que las hembras presenten mandíbulas más profundas y robustas en comparación a los machos (Fig. 17c). Funcionalmente, no se observó un cambio de la ventaja mecánica a lo largo de la ontogenia (Tabla 6; Fig. 18a). Entre sexos, se observó una tendencia de mayores valores de ventaja mecánica en hembras (Tabla 6; fig. 18b), mientras que la localidad y la época no afectaron dicha variable funcional (e.g. en Fig. 18c). Finalmente, no se observó una covariación entre la disparidad morfológica y la funcional (Fig. 18d).

**Tabla 6.** Análisis de varianza morfológico (Procrustes ANOVA: ANOVAp) y funcional (ANOVA) mostrando el efecto del sexo, tamaño del centroide (TC), localidad y temporada en la variación morfológica y funcional de la mandíbula de *U. rogersi*. Para cada prueba se muestran los respectivos estadísticos (grados de libertad: gl; coeficiente de determinación: R<sup>2</sup>; tamaño del efecto: Z; valores de F y probabilidad). Valores en negrilla indican valores estadísticamente significativos.

Predictor/Estadístico	Morfología			Funcional		
	gl	R <sup>2</sup>	Z	p	F	p
log(CS)	1	0.0145	0.0745	0.465	1.0905	0.302
Sexo	1	0.0937	2.5252	<b>0.004</b>	4.2161	<b>0.046</b>
Localidad	1	0.0275	0.8137	0.218	2.8357	0.099
Temporada	1	0.03	0.9559	0.175	1.8223	0.184
Sexo * Localidad	1	0.011	-0.2056	0.571	1.856	0.180
Residuales	46	0.8232				



**Figura 17.** Análisis de componentes principales (ACP) de *U. rogersi*, mostrando los ejes de mayor variación morfológica (CP1 y CP2) dentro del morfoespacio de acuerdo con el sexo (Hembra: Elipses y puntos morados; Machos: Elipses y puntos verdes) (a). Diagrama de cajas mostrando la variación morfológica entre los sexos (H: Hembra; M: Macho) (b). Gráficos de deformación de los modelos 3D junto al gráfico de vectores mostrando los principales aspectos de la forma (elipses negras) que cambiaron a lo largo del componente principal 2 (CP2), en donde puntos naranjas y grises indican la configuración de marcas anatómicas deformados hacia el valor mínimo y máximo del CP2, respectivamente.



**Figura 18.** Análisis de regresión mostrando la relación entre la talla ( $\log(\text{TC})$ : logaritmo natural del tamaño del centroide) y el índice de ventaja mecánica (VM) en *U. rogersi* (a). Diagrama de cajas mostrando la variación funcional de acuerdo con el sexo (Hembra: H; Macho: M) (b) y la localidad (Bahía de Buenaventura: BB; Bahía Málaga: BM) (c). Relación entre la variación morfológica y la variación funcional en cada localidad.

## 8. DISCUSIÓN

En este estudio exploramos los patrones espaciotemporales de variación trófica dentro de múltiples especies de peces tropicales marinos que coexisten. Además de describir la dieta de especies que aún no se han estudiado desde una perspectiva trófica (i.e., *S. ericymba*, *S. zestocarus*, *L. argenteus*, *S. strabo*, *C. manglarensis*, *N. troschellii*), mostramos cómo la combinación de la localidad, época, estadio de vida y sexo moldearon la variación intraespecífica del nicho trófico entre distintas especies. Como era de esperarse, encontramos que la inercia filogenética no afectó la dinámica temporal de la especialización individual. Sin embargo, para una de las bahías (i.e., BM), la dinámica temporal de la amplitud de nicho trófico estuvo afectada por la inercia filogenética, en donde la dirección de cambio de la amplitud de nicho trófico (amplitud o contracción) a lo largo del tiempo tendió a ser más similar entre especies cercanamente emparentadas que entre especies con parentescos lejanos. Además, observamos que los patrones de variación del nicho trófico de las especies no fueron similares a los patrones de variación morfológica. A su vez, esta variación morfológica explicó pobremente la variación funcional de las estructuras tróficas (fenómeno “many-to-one mapping”), sugiriendo que la variación morfológica no es un indicador adecuado de disparidad funcional dentro de las especies estudiadas. En conjunto, nuestros resultados revelan la compleja dinámica que da forma a la plasticidad observada en la composición de la dieta y la amplitud del nicho trófico para la mayoría de las especies, así como la compleja interacción entre la variación trófica, la variación morfológica y la variación funcional en especies de hábitats altamente dinámicos como estuarios y manglares.

### 8.1 Limitaciones metodológicas

El uso de contenidos estomacales para rastrear la dieta de las especies presenta algunas limitaciones, en donde algunos atributos de los individuos (e.g. consumo de presas en diferentes horarios; Frehse *et al.*, 2015) y de las presas (e.g. diferencias en las tasas de digestión; Sheffield *et al.*, 2001) pueden introducir sesgos en las estimaciones. Aunque algunas de estas limitaciones son logísticamente difíciles de abordar, el esquema de muestreo adoptado (i.e. recolectas homogéneas espaciotemporalmente dentro y entre bahías) y el tamaño de muestra analizado puede reducir estos sesgos (Baker *et al.*, 2014). Por otro lado, esta aproximación provee una

ventana temporal fina del uso de recursos tróficos por parte de los individuos, conduciendo a escenarios que pueden reflejar una alta estocasticidad en los resultados (e.g. consumo de presas distribuidas en parches, aprovechamiento de pulsos poblacionales; Bolnick *et al.* 2003). Para reducir esta estocasticidad, una aproximación recomendada es adoptar esquemas de monitoreos que permitan evaluar el comportamiento de la variación intraespecífica en el tiempo (Bolnick *et al.* 2003; Novak y Tinker, 2015). La necesidad de estos esquemas es soportada por nuestros resultados, considerando que a lo largo del año algunas especies evidenciaron cambios en los valores de especialización media. Incluso, algunas especies mostraron una alta variabilidad en la especialización individual entre meses consecutivos de una misma época, lo cual sugiere que muestrear a las poblaciones en un único punto del tiempo puede conducir a estimativos sesgados del grado de variación intraespecífica trófica.

Considerando que el nivel de agrupamiento de las presas en grupos taxonómicos amplios (e.g. copépodos, anfípodos) puede subestimar el grado de especialización individual, el uso de modelos nulos para evaluar la incertidumbre asociada a los estimativos de especialización individual es una herramienta altamente recomendada (Bolnick *et al.*, 2002; Araújo *et al.*, 2011). De esta forma, estos modelos sugieren que existe la posibilidad de subestimaciones en los valores reales de especialización individual para algunas especies, en particular para *S. ericymba*, *S. zestocarus* y *S. strabo*. Sin embargo, el grado de especialización individual observado para las dos primeras especies es plausible. Estas especies presentaron un alto consumo de copépodos, y de 333 copépodos identificados hasta el nivel de especie consumidos por los depredadores bentopelágicos, el 73% correspondió a una sola especie (i.e. *Labidocera lubbocki*). Esto sugiere que es posible que el uso de una resolución taxonómica más detallada (e.g., familias) conduzca a niveles de especialización individual similares a los encontrados; sin embargo, es una idea que debe verificarse en el futuro.

## **8.2 Inercia filogenética**

Como se hipotetizó, las relaciones de parentesco no afectaron la variación temporal en el grado de especialización individual de las especies; por el contrario, dichas relaciones sí afectaron la variación temporal en la amplitud de nicho trófico, un hallazgo similar al de Shipley *et al.* (2021). Sin embargo, estos patrones son opuestos a los reportado por Maldonado *et al.* (2017), quienes

encontraron que la especialización individual en diferentes especies de aves estuvo afectada por las relaciones de parentesco, sugiriendo que el efecto de la inercia filogenética en este componente del nicho trófico de las especies varía dependiendo de contextos espaciotemporales y/o del grupo taxonómico estudiado.

Así, nuestros hallazgos indican un desacople entre la amplitud de nicho de una especie y su respectivo grado de especialización individual. En otras palabras, la amplitud del nicho total de las especies no está variando monótonamente con el componente interindividual de la variación trófica, indicando la posibilidad de que el componente intraindividual cumpla un rol importante en la expansión o contracción del nicho (Bolnick *et al.*, 2003; Araújo *et al.*, 2011). Por ejemplo, uno puede imaginar que de un evento de muestreo A al evento B una especie pudo incorporar más ítems de presa y en consecuencia expandir su nicho trófico total; sin embargo, dicha expansión no implica un concomitante incremento en la especialización individual debido a que los individuos explotaron los recursos tróficos de forma similar (i.e., incremento en el componente intraindividual). Este potencial rol importante de la variación intraindividual, al menos en algún punto de la serie de tiempo de los muestreos, sugiere que los trueques que ocurren en aspectos tróficos como el reconocimiento, captura, manipulación y digestión de las presas (Bolnick *et al.*, 2003), y que por ende promueven la variación interindividual, se relajan. Una posible explicación es que, a lo largo de los diferentes eventos de muestreo, las especies pueden encontrarse con otras especies abundantes de hábitos tróficos similares (e.g. Clupeidos y Sciaenidos) que pueden generar diferentes grados de competencia interespecífica, induciendo diferentes respuestas en un mismo componente del nicho trófico de una especie. Los hallazgos de Bolnick *et al.* (2010) son muy ilustrativos de esta idea. Ellos encontraron que *G. aculeatus* modificaba su componente interindividual cuando se liberaba de la competencia con *Oncorhynchus clarki*, pero modificaba el componente intraindividual cuando se liberaba de la presión de *Cottus asper*. Ellos hipotetizaron, como mecanismos subyacentes, el diferente grado de traslape de nicho trófico que *G. aculeatus* mostraba con estas dos especies competidoras, junto con la posible existencia de especialización individual en una de las especies competidoras; mecanismos plausibles en nuestra área de estudio.

En efecto, esta diferente variabilidad temporal en el grado de especialización individual entre especies cercanas podría ser un mecanismo de partición de nicho de las especies. Al tener respuestas similares en la amplitud de nicho a lo largo del tiempo, es intuitivo pensar que las especies cercanamente emparentadas podrían tener sobreposiciones de nicho trófico más elevadas que con especies de parentescos lejanos. Dicha similar variabilidad en la amplitud de nicho podría estar relacionado a la tendencia de especies emparentadas de compartir morfologías y patrones de uso de hábitat (Wiens *et al.*, 2010). En Sciaenidos, la morfología trófica (longitud de proceso ascendente, mandíbula inferior y premaxila) presenta una alta variabilidad en la señal filogenética, indicando que algunas estructuras pueden estar conservadas en la filogenia (Deary y Hilton, 2017). Interesantemente, en nuestro estudio identificamos que dos especies (*S. ericymba* y *S. melanocheir*) presentaron cambios similares en magnitud y dirección en las mismas marcas anatómicas, visualizándose en pendientes alométricas similares e indicando un potencial efecto filogenético en la morfología trófica (Houle *et al.*, 2019). Si, además, la filogenia afecta la preferencia de microhábitats (Wiens *et al.*, 2010), estas especies podrían encontrarse con comunidades de presa similares, en donde la variación morfofuncional podría restringir los tipos de presa consumidos, y en consecuencia aprovechar los recursos tróficos de manera similar. Sin embargo, la especialización individual no solo aliviana la potencial competencia intraespecífica por los recursos tróficos, sino que también tiene la capacidad de compensar la sobreposición de nicho trófico entre estas especies cercanamente emparentadas, ya que solo una porción de la población se ve involucrada en dichas interacciones con individuos heteroespecíficos (Bolnick *et al.*, 2011). Finalmente, este alto dinamismo en la manera como se pueden amortiguar las potenciales interacciones competitivas dentro y entre especies sugiere que, a pesar de que presentaron amplitudes de nicho similares, estas especies cercanamente emparentadas pueden estar cumpliendo roles potencialmente diferentes dentro de las redes tróficas locales (Shipley *et al.*, 2021).

### **8.3 Variación intraespecífica trófica y su relación con la variación morfofuncional**

Las especies bentopelágicas presentaron similitudes tróficas entre juveniles y adultos, mientras que dos de las especies bentónicas (*S. strabo* y *C. manglarensis*) presentaron diferencias ontogenéticas en la dieta. En los peces de ecosistemas costeros dinámicos, se espera que los

cambios ontogenéticos en la dieta surjan debido a una compleja interacción entre los cambios morfológicos en las estructuras tróficas que conducen a una mayor capacidad para capturar ciertos tipos de presas y los cambios en el uso del hábitat que permiten encuentros con diferentes tipos de presas (Deary *et al.*, 2017; Whitfield *et al.*, 2022). En *S. strabo*, estos cambios ontogenéticos pueden estar relacionados con las diferencias en las zonas de alimentación entre juveniles y adultos, donde los juveniles, a pesar de compartir algunas zonas del estuario con los individuos adultos (e.g., estuario exterior), pueden explotar otros ambientes estuarinos (e.g., interior-fluvial, canales intermareales) (Barletta *et al.*, 2003; Dantas *et al.*, 2015). En el caso de *C. manglarensis*, el cambio trófico ontogenético podría estar relacionada con la tendencia de los individuos adultos de otras especies congénicas a utilizar zonas estuarinas de menor salinidad con fines reproductivos o de alimentación (e.g., *C. spixii* y *C. agassizii* en ambientes costeros de Brasil; Dantas *et al.*, 2012). Aunque se desconoce si estos cambios tróficos ontogenéticos también pueden estar relacionados con cambios morfofuncionales en las estructuras tróficas, son necesarios futuros estudios teniendo en cuenta la existencia del fenómeno “many-to-one mapping” en las otras especies evaluadas en este estudio (ver discusión abajo).

Observamos diferencias ontogenéticas en la amplitud del nicho trófico en *S. strabo* y *C. manglarensis*, donde los juveniles mostraron una mayor amplitud del nicho trófico que los adultos. Estos cambios ontogenéticos de mayor a menor variación en la dieta entre conespecíficos de la misma clase de tamaño podrían estar relacionados con los cambios en la compensación entre el riesgo de depredación y la eficiencia de alimentación que podrían ocurrir a través de la ontogenia de los peces (Svanbäck *et al.*, 2015). En las especies de peces de nivel trófico intermedio, se espera que los individuos más pequeños tengan una variación más amplia a lo largo del continuo de la relación mortalidad/crecimiento que conduce a una mayor variación trófica interindividual en comparación con los individuos más grandes y viejos (Svanbäck *et al.*, 2015). Dado que esta compensación entre el riesgo de depredación y la eficiencia de alimentación es más fuerte para las especies o individuos que explotan los recursos en diferentes hábitats (Eklöv y Svanbäck, 2006; Langerhans *et al.*, 2021), el uso potencial de múltiples hábitats o hábitats de alto riesgo por parte de los individuos adultos de *C. manglarensis* y *S. strabo* puede estar exponiéndolos a un mayor riesgo de depredación. Así, la baja variación esperada a lo largo del continuo de la relación mortalidad/crecimiento de los individuos de mayor tamaño podría

alcanzarse reduciendo dicho riesgo de depredación (Svanbäck *et al.*, 2015), donde se espera que los individuos limiten sus movimientos, pero a costa de un menor desempeño alimentario (Langerhans *et al.*, 2021). En este sentido, el elevado consumo en individuos adultos de un tipo de presa que podría inducir costos relacionados con el crecimiento (moluscos de concha dura; Langerhans *et al.* 2021), cuando existían opciones alimentarias alternativas (los individuos juveniles consumieron varias presas en el mismo contexto espaciotemporal) sugiere la posibilidad de un menor desempeño trófico en los individuos adultos.

Dado que los cambios ontogenéticos en la dieta de peces es un fenómeno biológico casi generalizado (Sánchez-Hernández *et al.*, 2019), la ausencia de estos cambios en todas las especies bentopelágicas (*S. ericymba*, *S. melanocheir*, *S. zestocarus* y *L. argenteus*) es sorprendente. Interesantemente, observamos que dos especies (*S. ericymba* y *S. melanocheir*) presentaron alometría en las estructuras tróficas (desacople entre variación trófica y variación morfológica), pero dicho cambio ontogenético morfológico no se vio reflejado en el desempeño biomecánico. Desde una perspectiva funcional, juveniles y adultos tienen la capacidad de alimentarse de las mismas presas a pesar de presentar morfologías diferentes (“many-to-one mapping”), lo cual explicaría la similitud trófica a lo largo de la ontogenia. Por el contrario, *S. zestocarus* no presentó alometría en las estructuras tróficas, pero sí diferencias ontogenéticas funcionales, en donde el sistema biomecánico de individuos adultos permite un movimiento de apertura mandibular más rápido (mayores valores del coeficiente de transmisión cinemática maxilar; TCM) que individuos juveniles. Este desacople entre la forma y la función podría estar relacionado a la sensibilidad mecánica del sistema, en donde es posible que estén ocurriendo cambios sutiles en dos o más palancas del sistema biomecánico a lo largo de la ontogenia que los hace negligibles en el morfoespacio, pero solo aquellos cambios en una palanca, generalmente una palanca pequeña (e.g., palanca de entrada), sostienen la capacidad de alterar drásticamente la funcionalidad del sistema (Muñoz, 2019). Este hallazgo tiene un símil a nivel interespecífico; en Cíclidos, algunas especies pueden compartir regiones específicas del morfoespacio (morfología similar del sistema de cuatro barras), alimentarse de presas funcionalmente similares, pero presentar diferentes valores de TCM (Camarillo *et al.*, 2024).

A partir de estos hallazgos, surge la pregunta: ¿Por qué no observamos un cambio ontogenético trófico si era esperable bajo una perspectiva funcional (desacople entre la variación trófica y la variación funcional)? Quizás, la respuesta yace en factores no considerados en este estudio. Dependiendo del ambiente y rasgos inherentes de la especie (e.g., disponibilidad de recursos, competencia, limitación por amplitud de la boca), los cambios ontogenéticos tróficos de una especie depredadora pueden ocurrir en el tamaño de determinada presa en lugar del tipo de presa (Lessa y Almeida, 1998). Dado que la capacidad de evasión de una presa (e.g., velocidad de nado en copépodos; Turingan *et al.*, 2005) puede incrementar a lo largo de la ontogenia, un cambio trófico en la talla de las presas de *S. zestocarus* podría demandar cambios ontogenéticos funcionales hacia mandíbulas que permitan una apertura mandibular más rápida durante el ataque (Westneat, 2005). Por el contrario, si el tamaño de las presas no está cambiando, la estabilidad trófica a lo largo de la ontogenia, a pesar de tener cambios ontogenéticos funcionales, podría indicar un rol importante de la conducta trófica de los individuos. Por ejemplo, de acuerdo con la teoría de forrajeo óptimo, los individuos seleccionan y clasifican las presas maximizando la relación entre el costo de obtención y su respectiva retribución energética. Así, se espera que las especies se especialicen en sus recursos alimentarios preferidos durante tiempos de alta abundancia, y que solo usen presas secundarias y subóptimas cuando las abundancias de las presas preferidas disminuyan (Araújo *et al.* 2008; Svanbäck y Bolnick, 2005). Dado que los copépodos son el grupo taxonómico más abundante en la mayor parte de la costa del Pacífico colombiano a lo largo del año (Valencia *et al.*, 2024), la experiencia previa en el consumo de este tipo de presa por parte de individuos adultos y la potencial baja oferta de otros recursos tróficos puede conducir a la estabilidad trófica ontogenética observada, a pesar de cambios en el desempeño biomecánico en las mandíbulas. Así, el hallazgo de un desacople funcional y ecológico refuerza la noción de que la especialización en el consumo zooplancton no restringe considerablemente la biomecánica de la mandíbula (Hulsey y Wainwright, 2002).

Por otro lado, en este trabajo cuantificamos el desempeño de un sistema esquelético en particular; sin embargo, la captura, el transporte oral y el procesamiento de las presas en peces es un proceso complejo que involucra diferentes estructuras craneales (e.g., sistema opercular, mandíbulas faríngeas) y sistemas musculares (Westneat, 2005; Olsen *et al.*, 2019; Weller *et al.*, 2020). Ciertamente, ante un escenario en donde la variación en las estructuras tróficas depende

de la variación en otros rasgos debido a una alta integración morfofuncional (Klingenberg, 2014), es posible que el cambio ontogenético en la TCM de *S. zestocarus* sea un efecto indirecto de cambios en otras estructuras que responden directamente a la variabilidad de un factor ambiental diferente al recurso alimentario disponible (e.g., Crispo y Chapman, 2011). Dado que las especies de Sciaenidae presentan cambios ontogenéticos en el uso de hábitat, estudios futuros enfocados en los patrones de integración-modularidad entre las estructuras tróficas y de locomoción aportará nuevos conocimientos sobre las causas subyacentes a los cambios morfofuncionales observados a lo largo de la ontogenia (Deary *et al.*, 2017). Además, un hallazgo obtenido durante nuestras simulaciones biomecánicas sugiere que debemos reconsiderar la forma de cuantificar la función trófica predicha de un individuo o especie a partir de la aproximación de un valor puntual de desempeño biomecánico. Para ejecutar las simulaciones biomecánicas, ingresamos los parámetros empleados en estudios previos, y así obtener un valor promedio de transmisión cinemática maxilar (TCM; Martinez y Sparks, 2017; Haines *et al.*, 2020). Sin embargo, al realizar las simulaciones observamos que las curvas que describen la variación del índice de TCM a lo largo del movimiento del sistema biomecánico exhibieron una alta variabilidad intra- e interindividual (no mostrado). Esto sugiere que el uso de un valor promedio de TCM por individuo puede no representar de la mejor manera el desempeño biomecánico, considerando que dos individuos pueden tener promedios similares, pero presentar curvas de desempeño totalmente opuestas. En lugar de un promedio, un método multivariado como un ACP puede describir mejor dichas curvas de desempeño, en donde el puntaje de cada individuo dentro del espacio multivariado podría ser un mejor descriptor individual (Adam Summers, comunicación personal).

La variación trófica por sexos sólo se detectó en una especie bentopelágica (*S. zestocarus*), donde, a pesar de que ambos sexos compartían algunas presas (e.g., larvas de peces y poliquetos), las hembras tienden a consumir más decápodos y estomatópodos, y los machos más misidiáceos y anfípodos. Aunque estas diferencias sólo se observaron en BM, la ausencia de diferencias tróficas sexuales en BB debe tomarse con cautela debido al limitado tamaño de muestra de machos. Teniendo en cuenta que durante nuestro muestreo se capturaron hembras reproductivamente activas (Juliana López, datos no publicados), las diferencias tróficas pueden deberse a diferentes demandas energéticas específicas del sexo relacionadas con aspectos reproductivos (Wearmouth

y Sims, 2008). Por otro lado, esta especie mostró un dimorfismo sexual en las estructuras tróficas únicamente en BB, mientras que en ambas bahías los análisis funcionales sugirieron una tendencia en hembras de presentar mandíbulas que transmiten un movimiento más rápido que las mandíbulas de machos (desacople forma-función: “many-to-one mapping”). Desde un punto de vista ecomorfológico, es posible que altas velocidades de escape de los estomatópodos, similares a las de pulpos y camarones (Campos *et al.*, 2012), demanden mandíbulas que puedan ejecutar ataques rápidos por parte de las hembras (Mcgee *et al.*, 2013).

Estudios futuros deberán enfocar esfuerzos en revelar las causas del hallazgo de un dimorfismo sexual específico en una sola bahía en *S. zestocarus*. Lo primero es evaluar si existe un proceso de especiación críptica como ha sido encontrado en otras especies de *Stellifer* en el océano Atlántico (Andrade-Santos *et al.*, 2024). Por otro lado, en el caso de ser la misma especie, dicho hallazgo llama la atención desde un punto de vista eco-evolutivo. El grado de dimorfismo sexual puede surgir como respuesta a altos niveles de competencia intraespecífica; sin embargo, para surgir se requiere de la presencia de recursos tróficos subutilizados y/o ausencia de potenciales competidores y depredadores (i.e., oportunidad ecológica; Pfennig y Pfennig, 2012). Por ejemplo, *G. acuelatus* ha exhibido diferentes grados de dimorfismo sexual en estructuras tróficas a lo largo de poblaciones que están bajo diferentes niveles de oportunidad ecológica (Nosil y Reichem, 2005; Aguirre *et al.*, 2008). En nuestra área de estudio, *S. zestocarus* presenta mayor densidad poblacional en BB; a su vez, BB sostiene menores diversidades de potenciales competidores (menor diversidad de especies de Scieanidae y de peces en general; Mejía-Falla, 2015; Medina-Contreras *et al.*, 2021), indicando diferencias ecológicas que podrían afectar el potencial dimorfismo de la especie. Sin embargo, el dimorfismo sexual específico de una bahía podría obedecer a una plasticidad fenotípica específica de un sexo desencadenada por un efecto de un riesgo de depredación específico que ocurre únicamente en BB. En peces, los machos tienden a ser más conspicuos antes los depredadores por sus patrones de actividad y ornamentación, conduciendo a que tiendan a manifestar plasticidades fenotípicas antidepredatorias en comparación a las hembras (e.g mayor profundidad del cuerpo, un pedúnculo caudal largo y profundo, y ojos más grandes; Meuthen *et al.*, 2018). Ante un escenario de alta integración morfológica en *S. zestocarus*, potenciales cambios en la morfología corporal pueden conducir en

última estancia a cambios en las estructuras de la cabeza (Ruehl *et al.*, 2011), lo cual podría explicar la dispersión de los machos de BB hacia regiones específicas del morfoespacio.

En el caso de *U. rogersi*, observamos un dimorfismo sexual ocasionado por un desplazamiento en el punto medio de mordida que condujo a una tendencia en las hembras de morder más fuerte que machos. Esta diferencia morfofuncional podría estar ligada a un uso de recursos específicos de cada sexo. En el área de estudio, *U. rogersi* no ha mostrado una segregación por sexos (Mejía-Falla *et al.*, 2012); sin embargo, en algunas especies de la familia Urotrygonidae hembras y machos pueden segregarse espacialmente, y esta segregación puede ocurrir en diferentes épocas del año (Clarke *et al.*, 2015; Brodbeck *et al.*, 2023). Este potencial uso de hábitats específicos del sexo podría conducir a que hembras y machos exploten diferentes recursos tróficos. A pesar de que no se detectaron diferencias tróficas entre hembras y machos, una mirada taxonómica más detallada a las familias de camarones ingeridas indicó un mayor consumo de Pasiphaeidae y Ogyridae por parte de las hembras. Sumado a esto, en el área de estudio se pueden encontrar fondos marinos con una amplia variedad de facies sedimentarias segregadas espacialmente (Molina y Mirmand, 1992). Futuros estudios son necesarios para entender si la variabilidad tanto en la dureza del material que compone el exoesqueleto de las presas como en la matriz del sedimento en la que se encuentran dichas presas sostienen la capacidad de afectar la variación morfofuncional de estos depredadores (Matthew A. Kolmann, comunicación personal).

Encontramos una alta plasticidad trófica temporal en la mayoría de las especies, ejerciendo la época una fuerte influencia en la composición de la dieta y la amplitud del nicho trófico. Dicha labilidad es congruente con estudios previos (Dantas *et al.*, 2013; Dantas *et al.*, 2015; Reyes-Ramírez *et al.*, 2017), lo que podría estar relacionado con conductas alimentarias oportunistas comúnmente observadas en especies de peces (Pombo *et al.*, 2013; Langerhans *et al.*, 2021). El consumo de copépodos, moluscos y larvas de actinopterigios durante la época lluviosa es consistente con la abundancia reportada de dichas presas durante esta época (Cantera *et al.*, 1992; Medina-Contreras *et al.*, 2014; Bernal-De La Torre, 2018). Durante la época seca, observamos que algunas especies consumieron más poliquetos (por ejemplo, *S. melanocheir* y *C. manglarensis*), particularmente en BB, coincidiendo con el momento de mayor abundancia de poliquetos en dicha bahía durante este periodo (Panesso, 2017). Sin embargo, el patrón más

notable de cambios tróficos temporales fue que la mayoría de las especies incorporaron anfípodos en sus dietas durante la época seca. Esto podría estar relacionado con la mayor abundancia de anfípodos que se presenta durante dicha época en estaciones de muestreo cercanas a las de este estudio, la cual se genera por los procesos de surgencia de la Ensenada de Panamá que aportan aguas frías, saladas y productivas en la zona nerítica del Pacífico colombiano (Valencia *et al.*, 2013).

Todas las especies mostraron similitudes morfofuncionales entre las temporadas, con excepción de *S. melanocheir*. Esta especie no mostró diferencias en la forma de las estructuras tróficas entre las épocas; sin embargo, sí observamos que los individuos de la época lluviosa tuvieron mandíbulas que transmitían mayor velocidad (mayor TCM) que aquellos individuos de la época seca. Esta diferencia funcional entre épocas podría estar relacionada con las tácticas antidepredatorias usadas por los tipos de presa consumidos durante cada época. Por ejemplo, las respuestas de escape (i.e., velocidad máxima, aceleración y ángulo de saltos iniciales de escape) en copépodos son consideradas unas de las más rápidas, poderosas e impredecibles entre los organismos acuáticos, lo cual se traduce en presas difíciles de capturar (Turingan *et al.*, 2005; Yen *et al.*, 2015). Estos atributos de los copépodos requieren que, durante un intento de depredación, los individuos de *S. melanocheir* abran las mandíbulas con una mayor rapidez (mayor TCM). Por el contrario, los anfípodos usan tácticas antidepredatorias como la natación errática y adherirse/esconderse en refugios disponibles a lo largo de la heterogeneidad estructural de sus hábitats (Parsons y Robinson, 2007). Por ejemplo, en ambientes estuarinos tropicales es común encontrar anfípodos adheridos a hojas flotantes de manglar y a macrófitas (Wehrtmann y Dittel, 1990; Andrade-Santos *et al.*, 2021); hábitos que podrían requerir en los depredadores mandíbulas que transmitan mayor fuerza (menor TCM) para generar una succión más poderosa, o incluso morder y/o raspar dichas presas, y así desanclarlas de los sustratos (Westneat, 1994, Ferry *et al.*, 2015). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, no se debe descartar que estos cambios funcionales sean un subproducto de cambios en otras estructuras musculoesqueléticas. Por ejemplo, en una especie de Sciaenidae la morfología corporal se modificó dentro de un mismo estuario de acuerdo con la estructura del microhábitat explotado (simple vs complejo); cambios que no involucraron cambios morfológicos en la morfología trófica, pero el componente de

desempeño biomecánico trófico no fue estudiado, y por lo tanto no pudo ser descartado (Ruehl *et al.*, 2011).

Esta variación intraespecífica temporal en el desempeño biomecánico de los individuos de *S. melanocheir* puede surgir a través de una potencial plasticidad fenotípica, la cual permite que la escala de tiempo de los cambios morfológicos de una especie puede ser similar a la escala de cambios en rasgos conductuales (Pfennig, 2021). En peces, la notable capacidad para modificar rasgos fenotípicos de acuerdo con cambios en las condiciones ambientales generalmente ocurre en estadios de vida previos a la madurez sexual (i.e., plasticidad fenotípica del desarrollo; West-Eberhard, 2003; Pfennig, 2021), permitiendo que la morfología trófica y locomotora puedan modificarse drásticamente en cuestión de pocas semanas (e.g., Ruehl *et al.*, 2007; Garduño-Paz *et al.*, 2010). Sin embargo, nuestros resultados se desvían de dichos hallazgos considerando que las diferencias temporales se basaron específicamente en aspectos funcionales sin cambios drásticos en la morfología y no fueron específicos de un estadio de vida o sexo.

Al menos dos posibilidades podrían explicar dicha incongruencia. Una posibilidad es que *S. melanocheir* presente un polimorfismo trófico que solo se manifiesta en la función, pero no en la morfología. En este escenario, los tipos funcionales pueden estar segregados espacialmente, similar a los polimorfismos tróficos reportados en varias familias de peces de lagos postglaciales del hemisferio norte (Robinson y Parsons, 2002). La capacidad de *S. melanocheir* de habitar zonas con grandes diferencias de salinidad (Molina *et al.*, 2020; Muriel-Hoyos y Carmona-Guerra, 2020) y la amplia variabilidad estacional en la salinidad en el área de estudio (Valencia *et al.*, 2013) podrían facilitar la captura de dichos tipos funcionales en nuestros sitios de colecta. Si *S. melanocheir* carece de polimorfismos tróficos, surge la segunda posibilidad de que la plasticidad fenotípica en el desarrollo puede no ser el (único) mecanismo subyacente del cambio temporal observado. En vertebrados, algunos rasgos morfológicos como la musculatura y el tamaño y forma de los órganos pueden ser altamente lábiles incluso después de la madurez sexual (i.e., flexibilidad fenotípica; Piersma y Drent, 2003; Burggren, 2020). En peces, por ejemplo, la proporción entre la profundidad del cuerpo y longitud estándar, la longitud de órganos intestinales y el tamaño del cerebro puede variar en la adultez (Herczeg *et al.*, 2015; Nishio *et al.*, 2019). No obstante, la flexibilidad fenotípica es más común en otros vertebrados (i.e., aves,

reptiles y mamíferos) y nunca ha sido reportada en estudios de desempeño biomecánico de la morfología trófica en peces. Este resultado conspicuo y contraintuitivo no solo apunta a futuros estudios que puedan corroborarlo y extenderlo, sino al hecho de que cambios funcionales no negligibles en escalas temporales finas pueden pasar desapercibidos en los estudios de variación morfológica que no incluyen análisis explícitos de desempeño biomecánico de dicha variación. A su vez, esto destaca la necesidad de enfoques integrativos que evalúen la variación del sistema morfológico trófico completo (i.e., palancas y músculos) y su correlación con otros componentes del organismo (e.g., sistemas locomotores y respiratorios), así como las consecuencias funcionales de dicha variabilidad fenotípica a lo largo de escalas espaciotemporales finas.

Observamos que todas las especies que presentaban diferencias en la composición de la dieta entre bahías mostraban diferencias en la amplitud del nicho trófico, donde BM promovía nichos más amplios que BB. Dicha ampliación del nicho trófico en esta bahía podría estar relacionada con la mayor diversidad y riqueza de invertebrados asociados a sustratos blandos reportada en MB en comparación con BB (Cantera *et al.*, 1992; Mejía-Falla, 2015). Así mismo, en la columna de agua, estudios recientes en BB han encontrado menor riqueza de especies de la comunidad fitoplanctónica y menor diversidad de especies de copépodos en comparación con MB (Bernal-De La Torre, 2018; Osorio-Cardoso, 2019), lo que podría estar reflejando un potencial efecto de la contaminación en BB. Sin embargo, es importante mencionar que estas comparaciones se realizaron entre sitios de muestreo con diferentes salinidades, por lo que no se puede confirmar el efecto de la contaminación en estas diferencias. Sin embargo, las condiciones de estrés ambiental dentro de la BB no se limitan únicamente a las zonas internas o de mayor influencia fluvial (Duque *et al.*, 2022), probablemente debido al sistema de macromareas que opera en el área y al efecto que las actividades de dragado han generado en los procesos hidrodinámicos de esta bahía (Cantera y Blanco, 2001). Aunque se requieren estudios con una mayor escala espaciotemporal de las comunidades fito y zooplanctónicas, es plausible que estas condiciones de estrés ambiental en BB estén generando una homogeneización de la comunidad vía extinciones locales de especies sensibles (Manlick y Newsome, 2021), permitiendo la dominancia de uno o pocos grupos taxonómicos tolerantes que explotan recursos alimentarios subutilizados. La menor diversidad de presas potenciales en BB explicaría la menor amplitud del nicho trófico

de las especies de forma similar a los cambios observados en la amplitud del nicho trófico de una especie de pez de agua dulce a lo largo de un gradiente de perturbación (Neves *et al.*, 2024).

A pesar de las diferencias en la composición trófica entre las bahías y la mayor disparidad trófica de las especies de *Stellifer* en BM, no observamos un efecto sistemático de la bahía sobre la variación morfológica y funcional de las estructuras tróficas de las especies. Estos hallazgos apuntan a que otros rasgos fenotípicos de las especies, diferente a la variación morfofuncional de la mandíbula oral, pueden ser más útiles para el desempeño trófico de los individuos. Desde una perspectiva ecomorfológica, es posible que las diferencias tróficas entre las bahías estén soportadas por variaciones en otras estructuras funcionales tróficas como la morfología de las branquias (Mcgee *et al.*, 2013; Moosmann *et al.*, 2023). Sin embargo, en ambientes tropicales en donde la diversidad de diferentes tipos de presas es alta, la variabilidad en la elección de dichas presas (ver discusión arriba sobre teoría de forrajeo óptimo) por parte de los depredadores puede cumplir un rol más importante que la variación en rasgos morfológicos. Recientemente, Moosmann *et al.* (2023) encontraron que los múltiples rasgos morfofuncionales (incluyendo la TCM opercular) cuantificados en individuos criados en experimentos de entornos comunes (“common garden”) que provenían de dos poblaciones no explicaron las diferencias tróficas interpoblacionales. Una plausible causa subyacente a la ausencia de patrones ecomorfológicos en dicho estudio y en el nuestro yace en la alta variabilidad en la forma cómo los individuos interactúan con su ambiente; interacciones que evidentemente se complejizan en ambientes dinámicos que obligan a los individuos a explotar diferentes microhábitats con comunidades de presas potencialmente diferentes. Así, al explotar recursos funcionalmente diferentes, los individuos necesitan emplear diferentes conductas (e.g. ataques a presas en diferentes zonas de la columna de agua), convirtiendo la interacción entre la variación trófica y la variación morfofuncional en una correlación difusa.

## 9. CONCLUSIONES

De acuerdo con nuestros hallazgos, encontramos evidencia para no rechazar las dos hipótesis planteadas. Específicamente, (i) encontramos que la fuerza de correlación de la variación temporal del grado de especialización individual de especies cercanamente emparentadas (mismo género) presentan valores similares que entre especies con grados de parentesco más lejanos (dentro y entre familias), sugiriendo que este aspecto del nicho trófico varía de manera especie-específico, al menos para nuestro contexto espaciotemporal. Dado que este aspecto del nicho trófico es altamente informativo del grado de variación intraespecífica de una especie y de cómo pueden interactuar con conoespecíficos, heteroespecíficos y sus presas, el hallazgo de que la amplitud de nicho trófico sí varíe en función de las relaciones de parentesco implica que aquellos estudios que utilizan únicamente dicho aspecto del nicho deben ser precavidos con las inferencias de la equivalencia del rol que pueden cumplir las especies dentro de las redes tróficas locales. Además, (ii) encontramos, con algunas excepciones, que los patrones de variación trófica son poco congruentes con los patrones de variación morfológica y funcional de las estructuras tróficas, así como el desacople entre estos últimos dos atributos (“many-to-one mapping”). Contrario al mayor acople que se observa entre la variación morfológica y trófica en peces que viven en ambientes con bajo dinamismo ambiental y en comunidades de baja riqueza de especies, nuestros hallazgos soportan las predicciones teóricas y los recientes hallazgos de estudios experimentales que sugieren que en ambientes de alto dinamismo biótico y abiótico con alta diversidad de especies la variación en la conducta es potencialmente un rasgo fenotípico más relevante que la variación morfofuncional para el desempeño trófico.

Nuestros resultados revelan la compleja interacción entre los factores intrínsecos (i.e., estadio de vida, sexo, morfología) y extrínsecos (i.e., localidad, época) que determinan la explotación de los recursos en peces de ambientes costeros tropicales. Además, destacan la importancia de considerar la variación del nicho intraespecífico como una fuerza no despreciable que determina la estructura y el funcionamiento de las redes tróficas. Por ejemplo, la persistencia comunitaria aumenta cuando los consumidores demuestran una gran flexibilidad a la hora de buscar alimento (Kondoh, 2003), y nuestros resultados indican que las redes tróficas locales se reorganizan rápidamente de forma temporal. Así mismo, observamos notables diferencias espaciales en la

amplitud de los nichos tróficos de la mayoría de las especies, potencialmente asociadas a impactos antropogénicos. Esta alta plasticidad fenotípica en escalas espaciotemporales finas, probablemente soportada en mayor medida por cambios en la conducta trófica y en menor medida por cambios en rasgos morfofuncionales (e.g., *S. melanocheir*), es altamente valiosa para que las especies puedan seguir el ritmo de los rápidos cambios ambientales (Pfennig, 2021).

Sumado a esto, la variabilidad temporal del grado de especialización individual de las especies y su independencia de las relaciones de parentesco sugiere que estos abundantes depredadores están generando fuerzas de interacción altamente variables con las comunidades de sus presas; interacciones que no son equivalentes incluso entre especies con ecologías y morfologías similares. Al aportar estos múltiples enlaces débiles y fuertes a la red trófica del área de estudio, esta variación del nicho intraespecífico tiene el potencial de favorecer la estabilidad de la red trófica bajo presiones antropogénicas (e.g., sobrepesca de depredadores tope; Bascompte *et al.*, 2005; Navia *et al.*, 2019). Estos hallazgos refuerzan la noción de la gran importancia de la variación intraespecífica en diferentes escalas biológicas, desde la resiliencia de las poblaciones hasta la estabilidad de la estructura y función de las comunidades en estos ecosistemas tropicales dinámicos como los estuarios y manglares (Bolnick *et al.*, 2011; Des Roches *et al.*, 2018), destacando la necesidad de tomar medidas para mitigar los potenciales impactos negativos que ejercemos sobre la variación intraespecífica de las especies.

## 10. LITERATURA CITADA

- Adams, D. C., y Otárola-Castillo, E. (2013). Geomorph: An R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4): 393-399. doi: 10.1111/2041-210X.12035.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., y Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution.' *Italian Journal of Zoology*, 71(1): 5–16. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>.
- Aguirre, W. E., Ellis, K. E., Kusenda, M., y Bell, M. A. (2008). Phenotypic variation and sexual dimorphism in anadromous threespine stickleback: Implications for postglacial adaptive radiation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(3): 465–478. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01075.x>.
- Allenbach, D. M. (2011). Fluctuating asymmetry and exogenous stress in fishes: A review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 21(3): 355-376. doi: 10.1007/s11160-010-9178-2.
- Allgeier, J. E., Cline, T. J., Walsworth, T. E., Wathen, G., Layman, C. A., y Schindler, D. E. (2020). Individual behavior drives ecosystem function and the impacts of harvest. *Science Advances*, 6(9). <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax8329>.
- Andrade-Santos, J., Oliveira, R. L., Guedes, A. P. P., Santos, A. C. de A., y Moraes, L. E. (2021). Do macrophytes act as restaurants for fishes in a tropical beach? An approach using stomach content and prey availability analyses. *Regional Studies in Marine Science*, 47: 101920. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101920>.
- Andrade-Santos, J., Rosa, R. S., y Ramos, T. P. A. (2024). Spotting mistakes: Reappraisal of Spotted Drum *Stellifer punctatissimus* (Meek y Hildebrand, 1925) (Teleostei: Sciaenidae) reveals species misidentification trends and suggests latitudinal sexual dimorphism. *Zoology*, 165: 126180. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2024.126180>.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., y Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14(9): 948–958. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>.
- Araújo, M. S., Guimarães, P. R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P., Dos Reis, S. F., y Bolnick, D. I. (2008). Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, 89(7): 1981–1993. <https://doi.org/10.1890/07-0630.1>.
- Bernal-De La Torre, L. A. (2018). *Composición y estructura de la comunidad zooplanctónica marina en tres zonas portuarias del pacífico colombiano y su relación con el tráfico marítimo*. Tesis de Maestría. Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Bogotá. <https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/35627>.
- Baker, R., Buckland, A. y Sheaves, M. (2014). Fish gut content analysis: Robust measures of diet composition. *Fish and Fisheries*, 15(1): 170-177. doi: 10.1111/faf.12026.
- Barletta, M., Barletta-Bergan, A., Saint-Paul, U. y Hubold, G. (2003). Seasonal changes in density, biomass, and diversity of estuarine fishes in tidal mangrove creeks of the lower Caeté Estuary (northern Brazilian coast, east Amazon). *Marine Ecology Progress Series*, 256: 217-228. doi: 10.3354/meps256217.
- Bascompte, J., Melián, C. J. y Sala, E. (2005). Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(15): 5443-5447. doi: 10.1073/pnas.0501562102.

- Bessa, E., Santos, F. B., Pombo, M., Denadai, M., Fonseca, M. y Turra, A. (2014). Population ecology, life history and diet of the shorthead drum *Larimus breviceps* in a tropical bight in southeastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(3): 615-622. doi: 10.1017/S0025315413001690.
- Betancourt-Portela, J. M., Sánchez-Díazgranados, J. G., Mejía-Ladino, L. M. y Cantera-Kintz, J. R. (2011). Quality of superficial waters in Bahía Málaga Colombian Pacific. *Acta Biológica Colombiana*, 16(2): 175-192.
- Binning, S. A. y Chapman, L. J. (2010). Is intraspecific variation in diet and morphology related to environmental gradients? Exploring Liem's paradox in a cichlid fish. *Integrative Zoology*, 5(3): 241-255. doi: 10.1111/j.1749-4877.2010.00209.x.
- Bolnick, D. I. (2004). Can intraspecific competition drive disruptive selection? An experimental test in natural populations of sticklebacks. *Evolution*, 58(3): 608-618. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01683.x>.
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C. y Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(4): 183-192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. y Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161(1): 1-28. <https://doi.org/10.1086/343878>.
- Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M. y Svanbäck, R. (2002). Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Ecology*, 83(10): 2936-2941. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2936:MILRS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2936:MILRS]2.0.CO;2).
- Bolnick, D. I., Ingram, T., Stutz, W. E., Snowberg, L. K., Lau, O. L. y Paull, J. S. (2010). Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1689): 1789-1797. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0018>.
- Brodbeck, B. E., Lyons, K., Miller, N. R., y Mohan, J. A. (2023). Sex influences elemental variation in the mineralized vertebrae cartilage of round stingray (*Urobatis halleri*). *Marine Biology*, 170(10): 1-16. <https://doi.org/10.1007/s00227-023-04265-6>.
- Brown, S. C., Bizzarro, J. J., Cailliet, G. M. y Ebert, D. A. (2012). Breaking with tradition: Redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes*, 95(1): 3-20. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9959-z>.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M. y Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R Journal*, 9(2): 378-400. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-066>.
- Brown-Peterson, N. J., Wyanski, D. M., Saborido-Rey, F., Macewicz, B. J., y Lowerre-Barbieri, S. K. (2011). A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries*, 3(1): 52-70. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724>.
- Burggren, W. W., y Mendez-Sanchez, J. F. (2023). "Bet hedging" against climate change in developing and adult animals: roles for stochastic gene expression, phenotypic plasticity, epigenetic inheritance and adaptation. *Frontiers in Physiology*, 14: 1-19. <https://doi.org/10.3389/fphys.2023.1245875>.

- Buser, T. J., Sidlauskas, B. L., y Summers, A. P. (2018). 2D or Not 2D? Testing the utility of 2D vs. 3D landmark data in geometric morphometrics of the sculpin subfamily Oligocottinae (Pisces; Cottoidea). *Anatomical Record*, 301(5): 806–818. <https://doi.org/10.1002/ar.23752>.
- Camarillo, H., Burrell, E. D., y Muñoz, M. M. (2024). Four-bar geometry is shared among ecologically divergent fish species. *Integrative Organismal Biology*, 6(1). <https://doi.org/10.1093/iob/obae019>.
- Campos, E. O., Vilhena, D., y Caldwell, R. L. (2012). Pleopod rowing is used to achieve high forward swimming speeds during the escape response of odontodactylus havanensis (Stomatopoda). *Journal of Crustacean Biology*, 32(2): 171–179. <https://doi.org/10.1163/193724011X615596>.
- Cantera, J. R., Neira, R., y Tovar, J. (1992). Efectos de la polución doméstica sobre la macrofauna bentónica de sustratos blandos en la costa pacífica colombiana. *Revista de Ciencias*, 7: 21–39.
- Cantera, J. R. y Blanco, J. F. (2001). The estuary ecosystem of Buenaventura Bay, Colombia. En *Coastal marine ecosystems of Latin America*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 265-280. doi: 10.1007/978-3-662-04482-7\_19.
- Cantera, J. R., Londoño-Cruz, E., Mejía-Ladino, L. M., Herrera-Orozco, L., Satizabal, C. A. y Uribe-Castañeda, N. (2013). Environmental issues of a marine protected area in a tectonic estuary in the Tropical Eastern Pacific: Uramba (Malaga Bay Colombia): context, biodiversity, threats and challenges. *Journal of Water Resource and Protection*, 05(11): 1037–1047. <https://doi.org/10.4236/jwarp.2013.511109>.
- Casanova Rosero, R. F., Celis Melo, C. N. y Bastidas Pantoja, G. D. (2008). Evaluación de los niveles de hidrocarburos aromáticos policíclicos en sedimentos de las principales Bahías del Pacífico colombiano. *Boletín Científico CCCP*, 15(15): 47-59. doi: 10.26640/01213423.15.47\_59.
- Castellanos-Galindo, G. A., y Zapata Padilla, L. A. (2018). Small-Scale fisheries on the Pacific coast of Colombia: historical context, current situation, and future challenges. En: *Viability and sustainability of small-scale fisheries in Latin America and the Caribbean*. Springer International Publishing, Cham, pp. 79-100.
- Castellanos-Galindo, G. A., Krumme, U., Rubio, E. A. y Saint-Paul, U. (2013). Spatial variability of mangrove fish assemblage composition in the tropical eastern Pacific Ocean. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 23(1): 69-86. doi: 10.1007/s11160-012-9276-4.
- Cattin, M-F., Bersier, L-F., Banašek-Richter, C., Baltensperger, R. y Gabriel, J-P. (2004). Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427(6977): 835-839. doi: 10.1038/nature02327.
- Chao, N. L., Carvalho-Filho, A. y de Andrade Santos, J. (2022). Five new species of Western Atlantic stardrums, *Stellifer* (perciformes: Sciaenidae) with a key to Atlantic *Stellifer* species. *Zootaxa*, 4991(3): 434-466. doi: 10.11646/zootaxa.4991.3.2.
- Clarke, T. M., Espinoza, M., Ahrens, R., y Wehrtmann, I. S. (2016). Elasmobranch bycatch associated with the shrimp trawl fishery off the pacific coast of Costa Rica, Central America. *Fishery Bulletin*, 114(1): 1–17. <https://doi.org/10.7755/fb.114.1.1>.
- Cloyed, C. S. y Eason, P. K. (2016). Different ecological conditions support individual specialization in closely related, ecologically similar species. *Evolutionary Ecology*, 30(3): 379–400. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9825-8>.

- Collyer, M. L., y Adams, D. C. (2018). RRPP: An R package for fitting linear models to high-dimensional data using residual randomization. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(7): 1772-1779.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application. Disponible en <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Correa, S. B., y Winemiller, K. O. (2014). Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology*, 95(1): 210–224. <https://doi.org/10.1890/13-0393.1>.
- Costa-Pereira, R., Rudolf, V. H. W., Souza, F. L. y Araújo, M. S. (2018). Drivers of individual niche variation in coexisting species. *Journal of Animal Ecology*, 87(5): 1452-1464. doi: 10.1111/1365-2656.12879.
- Costa-Pereira, R., Araújo, M. S., Souza, F. L., y Ingram, T. (2019). Competition and resource width shape niche variation and overlap in multiple trophic dimensions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1902). <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0369>.
- Crispo, E., y Chapman, L. J. (2011). Hypoxia drives plastic divergence in cichlid body shape. *Evolutionary Ecology*, 25(4): 949–964. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9445-7>.
- Cutwa, M. M. y Turingan, R. G. (2000). Intralocality variation in feeding biomechanics and prey use in *Archosargus probatocephalus* (Teleostei, Sparidae), with implications for the ecomorphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 59(2): 191-198.
- da Silva, T. F., Schneider, H., Sampaio, I., Angulo, A., Brito, M. F. G., Santos, A. C de A., de Andrade Santos, J., Carvalho-Filho, A. y Santos, S. (2018). Phylogeny of the subfamily Stelliferinae suggests speciation in *Ophioscion* Gill, 1863 (Sciaenidae: Perciformes) in the western South Atlantic. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 125: 51-61. doi: 10.1016/j.ympev.2018.03.025.
- Dag, O., Dolgun, A., y Konar, N. M. (2018). onewaytests: An R package for one-way tests in independent groups designs. R package version 1.5. *The R Journal*, 10(1): 175–199.
- Dantas, D. V., Barletta, M., Lima, A. R. A., de Assis Almeida Ramos, J., da Costa, M. F. y Saint-Paul, U. (2012). Nursery habitat shifts in an estuarine ecosystem: patterns of use by sympatric catfish species. *Estuaries and Coasts*, 35(2): 587-602. doi: 10.1007/s12237-011-9452-0.
- Dantas, D. V., Barletta, M., Almeida Ramos, J. A, Lima, A. R. A. y Ferreira da Costa, M. (2013). Seasonal diet shifts and overlap between two sympatric catfishes in an estuarine nursery. *Estuaries and Coasts*, 36(2): 237-256. doi: 10.1007/s12237-012-9563-2.
- Dantas, D. V., Barletta, M. y Costa, M. F. (2015). Feeding ecology and seasonal diet overlap between *Stellifer brasiliensis* and *Stellifer stellifer* in a tropical estuarine ecocline. *Journal of Fish Biology*, 86(2): 707-733. doi: 10.1111/jfb.12592.
- Deary, A. L. y Hilton, E. J. (2017). Influence of cladogenesis on feeding structures in drums (Teleostei: Sciaenidae). *Zoology*, 120: 53-61.
- Deary, A. L., Latour, R. J. y Hilton, E. J. (2017). Niche partitioning in early life history stage, estuarine-dependent fishes (Sciaenidae). *Estuaries and Coasts*, 40(6): 1757-1770. doi: 10.1007/s12237-017-0248-8.
- Des Roches, S., Pendleton, L. H., Shapiro, B. y Palkovacs, E. P. (2021). Conserving intraspecific variation for nature's contributions to people. *Nature Ecology and Evolution*, 5(5): 574–582. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01403-5>.

- Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., Schweitzer, J. A. y Palkovacs, E. P. (2018). The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology and Evolution*, 2(1): 57–64. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>.
- Díaz-Ochoa, J. A. y Quiñones, R. A. (2008). Relationship of precipitation, freshwater input, and sea level height with the abundance of the white shrimp (*Litopenaeus occidentalis*; Street, 1871) off Buenaventura, eastern tropical Pacific. *Fisheries Research*, 92(2–3): 148–161. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.01.002>.
- Duque, G. y Cogua, P. (2016). Mercurio en peces de la bahía de Buenaventura. *Ingenium*, 10(29): 11-17.
- Duque, G., Gamboa-García, D. E., Molina, A., y Cogua, P. (2022). Influence of water quality on the macroinvertebrate community in a tropical estuary (Buenaventura Bay). *Integrated Environmental Assessment and Management*, 18(3): 796–812. <https://doi.org/10.1002/ieam.4521>.
- Eklöv, P. y Svanbäck, R. (2006). Predation risk influences adaptive morphological variation in fish populations. *American Naturalist*, 167(3): 440-452. doi: 10.1086/499544.
- Elliott, E. A., Seth, S., Estes, J. A. y Tinker, M. T. (2015). The cost of reproduction: differential resource specialization in female and male California sea otters. *Oecologia*, 178: 17-29. doi: 10.1007/s00442-014-3206-1.
- Ferry, L. A., Paig-Tran, E. M., y Gibb, A. C. (2015). Suction, ram, and biting: deviations and limitations to the capture of aquatic prey. *Integrative and Comparative Biology*, 55(1): 97–109. <https://doi.org/10.1093/icb/icv028>.
- Forsbergh, E. D. (1969). On the climatology, oceanography and fisheries of the Panama Bight. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, 14(2): 46-385.
- Fox, J., y Weisberg, S. (2019). An R companion to applied regression. Sage Publications, Thousand Oaks, CA. Retrieved from <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>.
- Frehse, F. A., Valduga, M. O., Corrêa, M. F. M., Pinheiro, P. C. y Vitule, J. R. S. (2015). Feeding ecology and resource sharing patterns between *Stellifer rastrifer* (Jordan, 1889) and *S. brasiliensis* (Schultz, 1945) (Perciformes: Sciaenidae) along the coasts of Paraná and Santa Catarina, Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 31(3): 479-486. doi: 10.1111/jai.12768.
- Fruciano, C. (2016). Measurement error in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, 226(3): 139-158. doi: 10.1007/s00427-016-0537-4.
- Gamboa-García, D. E., Duque, G. y Cogua, P. (2018). Structural and compositional dynamics of macroinvertebrates and their relation to environmental variables in Buenaventura Bay. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 47(1): 67-83. doi: 10.25268/bimc.invemar.2018.47.1.738.
- Gamboa-García, D. E., Duque, G., Cogua, P. y Marrugo-Negrete, J. L. (2020). Mercury dynamics in macroinvertebrates in relation to environmental factors in a highly impacted tropical estuary: Buenaventura Bay, Colombian Pacific. *Environmental Science and Pollution Research*, 27(4): 4044–4057. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-06970-6>.
- García-Rentería, F. F., y González-Chirino, M. P. (2019). Effect of bathymetric changes on residence time in Buenaventura Bay (Colombia). *Dyna*, 86(211): 241–248. <https://doi.org/10.15446/dyna.v86n211.79649>.
- Giacomini, G., Scaravelli, D., Herrel, A., Veneziano, A., Russo, D., Brown, R.P. y Meloro, C. (2019). 3D photogrammetry of bat skulls: perspectives for macro-evolutionary analyses. *Evolutionary Biology*, 46(3): 249-259. doi: 10.1007/s11692-019-09478-6.

- Gibert, J. P. y Brassil, C. E. (2014). Individual phenotypic variation reduces interaction strengths in a consumer-resource system. *Ecology and Evolution*, 4(18): 3703–3713. <https://doi.org/10.1002/ece3.1212>.
- Gibert, J. P. y DeLong, J. P. (2015). Individual variation decreases interference competition but increases species persistence. En: *Advances in Ecological Research*. 1ª ed. Elsevier Ltd., pp. 45–64. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.01.002>.
- Govaert, L., Hendry, A. P., Fattahi, F., y Möst, M. (2024). Quantifying interspecific and intraspecific diversity effects on ecosystem functioning. *Ecology*, 105(1): 1–16. <https://doi.org/10.1002/ecy.4199>.
- Haines, G. E., Stuart, Y. E., Hanson, D., Tasneem, T., Bolnick, D. I., Larsson, H. C. E. y Hendry, A. P. (2020). Adding the third dimension to studies of parallel evolution of morphology and function: An exploration based on parapatric lake-stream stickleback. *Ecology and Evolution*, 10(23): 13297–13311. doi: 10.1002/ece3.6929.
- Hartig, F. (2022). Package ‘DHARMA’. Vienna, Austria: R Development Core Team.
- Herczeg, G., Gonda, A., Balázs, G., Noreikiene, K., y Merilä, J. (2015). Experimental evidence for sex-specific plasticity in adult brain. *Frontiers in Zoology*, 12(1): 1–7. <https://doi.org/10.1186/s12983-015-0130-0>.
- Herrera Carmona, J. C., Selvaraj, J. J., y Giraldo, A. (2022). Dynamic regionalization of the Panama bight, eastern tropical pacific, using remote sensing data. *International Journal of Remote Sensing*, 43(9): 3131–3151. <https://doi.org/10.1080/01431161.2022.2063040>.
- Holmlund, C. M., y Hammer, M. (1999). Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics*, 29(2): 253–268. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00015-4](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00015-4).
- Houle, D., Jones, L. T., Fortune, R., y Sztepanacz, J. L. (2019). Why does allometry evolve so slowly? *Integrative and Comparative Biology*, 59(5): 1429–1440. <https://doi.org/10.1093/icb/icz099>.
- Howeth, J. G., Weis, J. J., Brodersen, J., Hatton, E. C. y Post, D. M. (2013). Intraspecific phenotypic variation in a fish predator affects multitrophic lake metacommunity structure. *Ecology and Evolution*, 3(15): 5031–5044. <https://doi.org/10.1002/ece3.878>.
- Hui, F. K. C. (2016). boral – Bayesian ordination and regression analysis of multivariate abundance data in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(6): 744–750. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12514>.
- Hui, F. K. C. (2024). boral: Bayesian Ordination and Regression Analysis. R package version 2.0.2. <https://CRAN.R-project.org/package=boral>.
- Hulsey, C. D., y Wainwright, P. C. (2002). Projecting mechanics into morphospace: Disparity in the feeding system of labrid fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1488): 317–326. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1874>.
- Jones, A. W. y Post, D. M. (2013). Consumer interaction strength may limit the diversifying effect of intraspecific competition: A test in alewife (*Alosa pseudoharengus*). *The American Naturalist*, 181(6): 815–826. <https://doi.org/10.1086/670197>.
- Jones, A. W. y Post, D. M. (2016). Does intraspecific competition promote variation? A test via synthesis. *Ecology and Evolution*, 6(6): 1646–1655. doi: 10.1002/ece3.1991.
- Kamilar, J. M., y Cooper, N. (2013). Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618): 20120341. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0341>.

- Klingenberg, C. P. (2014). Studying morphological integration and modularity at multiple levels: Concepts and analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1649). <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0249>.
- Knudsen, R., Amundsen, P. A., Primicerio, R., Klemetsen, A. y Sørensen, P. (2007). Contrasting niche-based variation in trophic morphology within Arctic charr populations. *Evolutionary Ecology Research*, 9(6): 1005–1021.
- Kolmann, M. A., Huber, D. R., Motta, P. J. y Grubbs, R. D. (2015). Feeding biomechanics of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, over ontogeny. *Journal of Anatomy*, 227(3): 341–351. <https://doi.org/10.1111/joa.12342>.
- Kondoh, M. (2003). Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science*, 299: 1388-1391.
- Kristjánsson, B. K., y Leblanc, C. A. (2018). Variation in the magnitude of morphological and dietary differences between individuals among populations of small benthic Arctic charr in relation to ecological factors. *Ecology and Evolution*, 8(3): 1573–1581. <https://doi.org/10.1002/ece3.3761>.
- Langerhans, R. B., Goins, T. R., Stemp, K. M., Riesch, R., Araújo, M. S. y Layman, C. A. (2021). Consuming costly prey: optimal foraging and the role of compensatory growth. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 1-14. doi: 10.3389/fevo.2020.603387.
- Lazić, M. M., Carretero, M. A., Crnobrnja-Isailović, J. y Kaliontzopoulou, A. (2015). Effects of environmental disturbance on phenotypic variation: an integrated assessment of canalization, developmental stability, modularity, and allometry in lizard head shape. *The American Naturalist*, 185(1): 44-58. doi: 10.1086/679011.
- Lessa, R. P., y Almeida, Z. (1998). Feeding habits of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from northern Brazil. *Cybium*, 22(4): 383-394.
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P. y Makowski, D. (2021). performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, 6(60).
- Lunghi, E., Manenti, R., Cianferoni, F., Ceccolini, F., Veith, M., Corti, C., Ficetola, G. F. y Mancinelli, G. (2020). Interspecific and interpopulation variation in individual diet specialization: Do environmental factors have a role? *Ecology*, 101(8): 1-13. doi: 10.1002/ecy.3088.
- MacArthur, R. H. (1969). Species packing, and what competition minimizes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 64(4): 1369-1371. doi: 10.1073/pnas.64.4.1369.
- Manlick, P. J., y Newsome, S. D. (2021). Adaptive foraging in the Anthropocene: can individual diet specialization compensate for biotic homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19(9): 510–518. <https://doi.org/10.1002/fee.2380>.
- Maldonado, K., Bozinovic, F., Newsome, S. D., y Sabat, P. (2017). Testing the niche variation hypothesis in a community of passerine birds. *Ecology*, 98(4): 903–908. <https://doi.org/10.1002/ecy.1769>.
- Marceniuk, A. P. (2007). Description of *Cathorops manglarensis*, a new species from the Colombian Pacific, with redescription of *Cathorops multiradiatus* (Siluriformes; Ariidae). *Zootaxa*, 1529(1): 33-48.
- Márquez-Velásquez, V., Navia, A. F., Rosa, R.S., Guimarães Jr., P. R. y Raimundo, R. L. G. (2021). Resource partitioning between fisheries and endangered sharks in a tropical marine food web. *ICES Journal of Marine Science*, 78(7): 2518-2527.

- Martinez, C. M., y Sparks, J. S. (2017). Malagasy cichlids differentially limit impacts of body shape evolution on oral jaw functional morphology. *Evolution*, 71(9): 2219–2229. <https://doi.org/10.1111/evo.13298>.
- Mateus, L., Ortega, J., Mendes, A. y Penha, J. (2016). Nonlinear effect of density on trophic niche width and between-individual variation in diet in a neotropical cichlid. *Austral Ecology*, 41(5): 492–500. doi: 10.1111/aec.12335.
- McGee, M. D., Schluter, D. y Wainwright, P. C. (2013). Functional basis of ecological divergence in sympatric stickleback. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1): 1–10. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-277>.
- Medina-Contreras, D., Cantera-Kintz, J. y Sánchez, A. (2021). Trophic structure of fish communities in mangrove systems subject to different levels of anthropogenic intervention, Tropical Eastern Pacific, Colombia. *Environmental Science and Pollution Research*, 29: 61608–61622. doi: 10.1007/s11356-021-16814-x.
- Medina-Contreras, D., Cantera, J., Escarria, E. y Mejía-Ladino, L. M. (2014). Distribución y densidad de ictioplancton en el Estuario de Bahía Málaga, Pacífico Colombiano (septiembre de 2009- febrero de 2010). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 43(1): 107–119. doi: 10.25268/bimc.invemar.2014.43.1.34.
- Mejía-Falla, P. A., Navia, A. F., y Cortés, E. (2012). Reproductive variables of *Urotrygon rogersi* (Batoidea: Urotrygonidae): A species with a triannual reproductive cycle in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology*, 80(5): 1246–1266. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03237.x>.
- Mejía-Falla, P. A. (2015). *Caracterización biológico-pesquera y socioeconómica de la pesquería artesanal de arrastre de camarón en el Pacífico vallecaucano*. Informe técnico. Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca. Cali, Colombia.
- Mendes, A., Fernandes, I. M., Penha, J. y Mateus, L. (2019). Intra and not interspecific competition drives intra-populational variation in resource use by a neotropical fish species. *Environmental Biology of Fishes*, 102(8): 1097–1105. doi: 10.1007/s10641-019-00892-5.
- Meuthen, D., Baldauf, S. A., Bakker, T. C. M. y Thünken, T. (2018). Neglected patterns of variation in phenotypic plasticity: Age- and sex-specific antipredator plasticity in a cichlid fish. *The American Naturalist*, 191(4): 475–490. doi: 10.1086/696264.
- Molina, A. y Mirmand, M. (1992). Estudio sedimentológico de la plataforma continental norpacífica colombiana (Bahía de Buenaventura-frontera con Panamá). *Boletín Científico CIOH*. 10: 27–36.
- Molina, A., Duque, G. y Cogua, P. (2020). Influences of environmental conditions in the fish assemblage structure of a tropical estuary. *Marine Biodiversity*, 50(1). doi: 10.1007/s12526-019-01023-0.
- Moosmann, M., Hudson, C. M., Seehausen, O., y Matthews, B. (2023). The phenotypic determinants of diet variation between divergent lineages of threespine stickleback. *Evolution*, 77(1): 13–25. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpac021>.
- Muñoz, M. M. (2019). The evolutionary dynamics of mechanically complex systems. *Integrative and Comparative Biology*, 59(3): 705–715. <https://doi.org/10.1093/icb/icz077>.
- Muriel-Hoyos, F. y Carmona-Guerra, A. F. (2020). Crecimiento, reproducción y hábitos alimentarios de *Stellifer melanocheir* (Sciaenidae) en el Golfo de Tortugas, Pacífico colombiano. *Acta Biológica Colombiana*, 25(2): 210–218.

- Navia, A. F., Torres, A., Mejía-Falla, P. A. y Giraldo, A. (2011). Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects on the diet of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: Myliobatiformes). *Journal of Fish Biology*, 78(4): 1213–1224. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02931.x>.
- Navia, A. F., y Mejía-Falla, P. A. (2016). Fishing effects on elasmobranchs from the Pacific Coast of Colombia. *Universitas Scientiarum*, 21(1): 9–22. <https://doi.org/10.11144/Javeriana.SC21-1.feoe>.
- Navia, A. F., Cruz-Escalona, V. H., Giraldo, A., y Barausse, A. (2016). The structure of a marine tropical food web, and its implications for ecosystem-based fisheries management. *Ecological Modelling*, 328: 23–33. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.02.009>.
- Navia, A. F., Maciel-Zapata, S. R., González-Acosta, A. F., Leaf, R. T. y Cruz-Escalona, V. H. (2019). Importance of weak trophic interactions in the structure of the food web in La Paz Bay, southern Gulf of California: A topological approach. *Bulletin of Marine Science*, 95(2): 199–215. doi: 10.5343/bms.2018.0043.
- Neves, M. P., Costa-Pereira, R., Delariva, R. L. y Fialho, C. B. (2021). Seasonality and interspecific competition shape individual niche variation in co-occurring tetra fish in Neotropical streams. *Biotropica*, 53(1): 329–338. doi: 10.1111/btp.12879.
- Neves, M. P., Delariva, R. L., Perkins, D. M., Fialho, C. B., y Kratina, P. (2024). Trophic plasticity of omnivorous fishes in natural and human-dominated landscapes. *Limnology and Oceanography*, 69(1): 189–202. <https://doi.org/10.1002/lno.12467>.
- Nishio, M., Edo, K., Kawakami, R., Kawamoto, T., y Yamazaki, Y. (2020). Morphological changes and habitat shifts with growth of endangered floodplain fish: Possible adaptations to fluctuating environments. *Ecology of Freshwater Fish*, 29(2): 197–209. <https://doi.org/10.1111/eff.12506>.
- Nosil, P., y Reimchen, T. E. (2005). Ecological opportunity and levels of morphological variance within freshwater stickleback populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(3): 297–308. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00517.x>.
- Novak, M. y Tinker, M. T. (2015). Timescales alter the inferred strength and temporal consistency of intraspecific diet specialization. *Oecologia*, 178(1): 61–74. doi: 10.1007/s00442-014-3213-2.
- Olalla-Tárraga, M., González-Suárez, M., Bernardo-Madrid, R., Revilla, E., y Villalobos, F. (2017). Contrasting evidence of phylogenetic trophic niche conservatism in mammals worldwide. *Journal of Biogeography*, 44(1): 99–110. <https://doi.org/10.1111/jbi.12823>.
- Olsen, A. (2019). linkR: 3D lever and linkage mechanism modeling. Disponible en <https://aaronolsen.github.io/software/linkr.html>.
- Olsen, A. M., y Westneat, M. W. (2015). StereoMorph: an R package for the collection of 3D landmarks and curves using a stereo camera set-up. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(3): 351–356. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12326>.
- Olsen, A. M., Hernández, L. P., Camp, A. L. y Brainerd, E. L. (2019). Channel catfish use higher coordination to capture prey than to swallow. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1901). doi: 10.1098/rspb.2019.0507.
- Osorio-Cardoso, J. S. (2019). *Comunidad fitoplanctónica de tres áreas portuarias del Pacífico colombiano y su relación con algunas variables ambientales, inclusive el tráfico marino*. Tesis de Maestría. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Departamento de Ciencias Biológicas y Ambientales, Bogotá.

- Palacios, M. L. y Cantera, J. R. (2017). Mangrove timber use as an ecosystem service in the Colombian Pacific. *Hydrobiologia*, 803(1): 345–358. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3309-x>.
- Panesso, M. (2017). *Influencia de las variables ambientales en la estructura de las comunidades bentónicas y su relación con el flujo de mercurio en la bahía de Buenaventura*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Ingeniería, Palmira, Valle del Cauca.
- Parsons, K. J., y Robinson, B. W. (2007). Foraging performance of diet-induced morphotypes in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) favours resource polymorphism. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2): 673–684. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01249.x>.
- Piersma, T., y Drent, J. (2003). Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(5): 228–233. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00036-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00036-3).
- Pfennig, D. W y Pfennig, K. S. (2012). *Evolution's wedge: Competition and the Origins of Diversity*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles.
- Pfennig, D. W. (2021). *Phenotypic plasticity and evolution: causes, consequences, controversies*. CRC Press, Taylor and Francis, Boca Raton, FL.
- Pombo, M., Denadai, M. R. y Turra, A. (2013). Seasonality, dietary overlap and the role of taxonomic resolution in the study of the diet of three congeneric fishes from a tropical bay. *PLoS ONE*, 8(2): 1-10. doi: 10.1371/journal.pone.0056107.
- Post, D. M., Palkovacs, E. P., Schielke, E. G. y Dodson, S. I. (2008). Intraspecific variation in a predator affects community structure and cascading trophic interactions. *Ecology*, 89(7): 2019–2032. <https://doi.org/10.1890/07-1216.1>.
- Raffard, A., Santoul, F., Cucherousset, J. y Blanchet, S. (2019). The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: a meta-analysis. *Biological Reviews*, 94(2): 648–661. <https://doi.org/10.1111/brv.12472>.
- Restrepo, J. D. y Kjerfve, B. (2000). Water discharge and sediment load from the western slopes of the Colombian Andes with focus on Rio San Juan. *The Journal of Geology*, 108(1): 17–33. <https://doi.org/10.1086/314390>.
- Reyes-Ramírez, H., Florido, R., Álvarez-Pliego, N., Sánchez, A. J. y Salcedo, M. A. (2017). Hábitos alimenticios de *Cathorops aguiladulce* (Siluriformes: Ariidae) en un ecosistema estuarino al sur del golfo de México. *Hidrobiologica*, 27(2): 163-173. doi: 10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2017v27n2/florido.
- Rhoda, D., Segall, M., Larouche, O., Evans, K., y Angielczyk, K. D. (2021). Local superimpositions facilitate morphometric analysis of complex articulating structures. *Integrative and Comparative Biology*, 61(5): 1892–1904. <https://doi.org/10.1093/icb/icab031>.
- Riascos V, J. M. (2006). Effects of El Niño-Southern oscillation on the population dynamics of the tropical bivalve *Donax dentifer* from Málaga bay, Colombian Pacific. *Marine Biology*, 148(6): 1283–1293. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0165-4>.
- Richardson, J. L., Urban, M. C., Bolnick, D. I. y Skelly, D. K. (2014). Microgeographic adaptation and the spatial scale of evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 29(3): 165-176. doi: 10.1016/j.tree.2014.01.002.
- Riverón, S., Raoult, V., Baylis, A. M. M., Jones, K. A., Slip, D. J., y Harcourt, R. G. (2021). Pelagic and benthic ecosystems drive differences in population and individual specializations in

- marine predators. *Oecologia*, 196(3): 891–904. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04974-z>.
- Robinson, B. W., y Parsons, K. J. (2002). Changing times, spaces, and faces: Tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(11): 1819–1833. <https://doi.org/10.1139/f02-144>.
- Rolfe, S., Pieper, S., Porto, A., Diamond, K., Winchester, J., Shan, S., Kirveslahti, H., Boyer, D., Summers, A. y Maga, A. M. (2021). SlicerMorph: An open and extensible platform to retrieve, visualize and analyse 3D morphology. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10): 1816–1825. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13669>.
- Rojas-Vélez, S., Tavera, J. y Acero P, A. (2023). Is lionfish ontogenetic dietary change mediated by morphological functionality? *Hydrobiologia*, 851: 447–456. doi: 10.1007/s10750-023-05254-y.
- Ross, S. T. (1986). Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies. *Copeia*, 1986 (2): 352-388. <https://doi.org/10.2307/1444996>.
- Roughgarden, J. (1974). Niche width: biogeographic patterns among Anolis lizard populations. *The American Naturalist*, 108(962): 429-442.
- Ruehl, C. B., y DeWitt, T. J. (2005). Trophic plasticity and fine-grained resource variation in populations of western mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Evolutionary Ecology Research*, 7(6): 801–819.
- Ruehl, C. B., y DeWitt, T. J. (2007). Trophic plasticity and foraging performance in red drum, *Sciaenops ocellatus* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 349(2): 284–294. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.017>.
- Ruehl, C. B., Shervette, V., y Dewitt, T. J. (2011). Replicated shape variation between simple and complex habitats in two estuarine fishes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(1): 147–158. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01626.x>.
- Sánchez-Hernández, J., Nunn, A. D., Adams, C. E., y Amundsen, P. A. (2019). Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: A global synthesis using fish models. *Biological Reviews*, 94(2): 539–554. <https://doi.org/10.1111/brv.12468>.
- Scharnweber, K. (2020). Morphological and trophic divergence of lake and stream minnows (*Phoxinus phoxinus*). *Ecology and Evolution*, 10(15): 8358–8367. <https://doi.org/10.1002/ece3.6543>.
- Schindler, D. E., Hilborn, R., Chasco, B., Boatright, C. P., Quinn, T. P., Rogers, L. A. y Webster, M. S. (2010). Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature*, 465: 609-612.
- Sheffield, G., Fay, F. H., Feder, H. y Kelly, B. P. (2001). Laboratory digestion of prey and interpretation of walrus stomach contents. *Marine Mammal Science*, 17(2): 310-330. doi: 10.1111/j.1748-7692.2001.tb01273.x.
- Shiple, O. N., Kelly, J. B., Bizzarro, J. J., Olin, J. A., Cerrato, R. M., Power, M., y Frisk, M. G. (2021). Evolution of realized Eltonian niches across Rajidae species. *Ecosphere*, 12(2): e03368. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3368>.
- Skúlason, S., Parsons, K. J., Svanbäck, R., Räsänen, K., Ferguson, M. M., Adams, C. E., et al (2019). A way forward with eco evo devo: an extended theory of resource polymorphism with postglacial fishes as model systems. *Biological Reviews*, 94(5): 1786–1808. <https://doi.org/10.1111/brv.12534>.

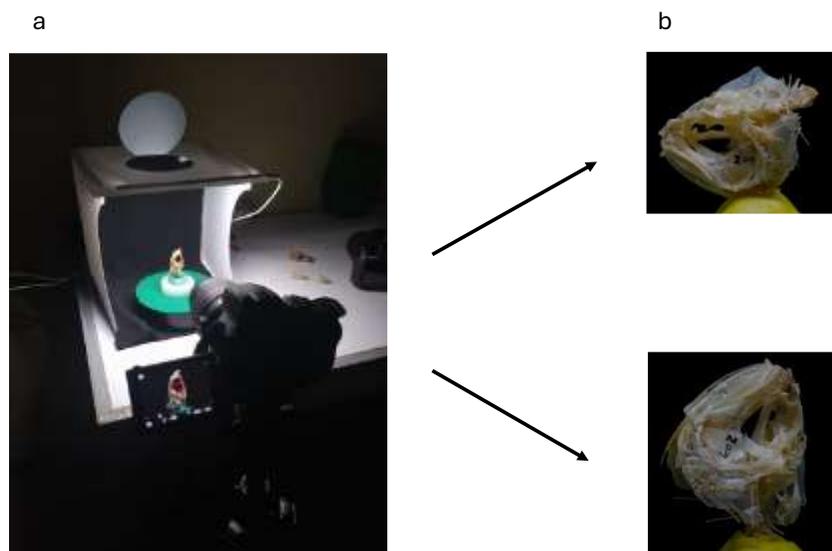
- Smith, T. B. y Skúlason, S. (1996). Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 111–133. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.111>.
- Snowberg, L. K., Hendrix, K. M. y Bolnick, D. I. (2015). Covarying variances: more morphologically variable populations also exhibit more diet variation. *Oecologia*, 178(1): 89-101. doi: 10.1007/s00442-014-3200-7.
- Sousa-Baena, M. S., Garcia, L. C. y Peterson, A. T. (2014). Completeness of digital accessible knowledge of the plants of Brazil and priorities for survey and inventory. *Diversity and Distributions*, 20(4): 369-381.
- Svanbäck, R. y Bolnick, D. I. (2005). Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: An optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research*, 7(7): 993-1012.
- Svanbäck, R., y Bolnick, D. I. (2007). Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1611): 839–844. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0198>.
- Svanbäck, R. y Persson, L. (2009). Population density fluctuations change the selection gradient in eurasian perch. *American Naturalist*, 173(4): 507–516. <https://doi.org/10.1086/597223>.
- Svanbäck, R., Quevedo, M., Olsson, J. y Eklöv, P. (2015). Individuals in food webs: the relationships between trophic position, omnivory and among-individual diet variation. *Oecologia*, 178(1): 103-114. doi: 10.1007/s00442-014-3203-4.
- Thompson, C. J., Ahmed, N. I., Veen, T., Peichel, C. L., Hendry, A. P., Bolnick, D. I. y Stuart, Y. E. (2017). Many-to-one form-to-function mapping weakens parallel morphological evolution. *Evolution*, 71(11): 2738-2749. doi: 10.1111/evo.13357.
- Thompson, M. J., Capilla-Lasheras, P., Dominoni, D. M., Réale, D. y Charmantier, A. (2022). Phenotypic variation in urban environments: mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*, 37(2): 171–182. doi: 10.1016/j.tree.2021.09.009.
- Tilley, A., Herrón, P., Espinosa, S., Angarita, J. L., y Box, S. (2018). Predicting vulnerability to management changes in data-limited, small-scale fisheries. *Marine Policy*, 94: 39–45. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.04.013>.
- Toscano, B. J., Pulcini, D., Costa-Pereira, R., Newsome, W. B. y Griffen, B. D. (2022). Polymorphism promotes edge utilization by marsh crabs. *Oecologia*, 198(4): 1031-1042. doi: 10.1007/s00442-022-05147-2.
- Troia, M. J. y McManamay, R. A. (2017). Completeness and coverage of open-access freshwater fish distribution data in the United States. *Diversity and Distributions*, 23(12): 1482-1498. doi: 10.1111/ddi.12637.
- Turingan, R. G., Beck, J. L., Krebs, J. M., y Licamele, J. D. (2005). Development of feeding mechanics in marine fish larvae and the swimming behavior of zooplankton prey: implications for rearing marine fishes. En: *Copepods in Aquaculture*. Blackwell Publishing Professional, Ames, Iowa, USA, pp. 119–132. doi: 10.1002/9780470277522.ch10.
- Valencia, B., Lavaniegos, B., Giraldo, A. y Rodríguez-Rubio, E. (2013). Temporal and spatial variation of hyperiid amphipod assemblages in response to hydrographic processes in the Panama Bight, eastern tropical Pacific. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 73: 46–61. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2012.11.009>.
- Valencia, B., Giraldo, A., Rivera-Gómez, M., Izquierdo-Peña, V., y Cuellar-Chacón, A. (2019). Effects of seasonal upwelling on hydrography and mesozooplankton communities in a pacific

- tropical cove off Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 67(4): 945–962. <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i4.35489>.
- Valencia, B., Rivera-Gómez, M., Jerez-Guerrero, M., y Giraldo, A. (2024). Surface mesozooplankton communities along an environmental gradient in the northern Pacific coast of Colombia. *Regional Studies in Marine Science*, 77: <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2024.103657>.
- Wainwright, P. C. y Richard, B. A. (1995). Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44(1–3): 97–113. <https://doi.org/10.1007/BF00005909>.
- Wainwright, P. C., Alfaro, M. E., Bolnick, D. I. y Hulsey, C. D. (2005). Many-to-one mapping of form to function: A general principle in organismal design? *Integrative and Comparative Biology*, 45(2): 256–262. doi: 10.1093/icb/45.2.256.
- Wang, Y., Naumann, U., Wright, S. T. y Warton, D. I. (2012). Mvabund- an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3): 471–474. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00190.x.
- Wang, Y., Naumann, U., Wright, S., y Warton, D. (2022). mvabund: statistical methods for analysing multivariate abundance data. R package version 4.2.1, <https://CRAN.R-project.org/package=mvabund>.
- Warton, D. I. y Hui, F. K. (2011). The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92(1): 3–10.
- Warton, D. I., Blanchet, F. G., O’Hara, R. B., Ovaskainen, O., Taskinen, S., Walker, S. C., y Hui, F. K. C. (2015). So many variables: Joint modeling in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(12): 766–779. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.007>.
- Wearmouth, V. J. y Sims, D. W. (2008). Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals. behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Advances in Marine Biology*, 54(08): 107–170. doi: 10.1016/S0065-2881(08)00002-3.
- Wehrtmann, I., y Dittel, A. (1990). Utilization of bating mangrove leaves as a transport mechanism of estuarine organisms, with emphasis on decapod Crustacea. *Marine Ecology Progress Series*, 60: 67–73. <https://doi.org/10.3354/meps060067>.
- Weller, H. I., Olsen, A. M., Camp, A. L., Manafzadeh, A. R. y Hernandez, L. P. (2020). An XROMM study of food transport and swallowing in channel catfish. *Integrative Organismal Biology*, 2(1). doi: 10.1093/iob/obaa018.
- West-Eberhard, M. J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual review of ecology and systematics*, 20: 249–278. doi: 10.1146/annurev.es.20.110189.001341.
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.
- Westneat, M. W. (1994). Transmission of force and velocity in the feeding mechanisms of labrid fishes (Teleostei, Perciformes). *Zoomorphology*, 114(2): 103–118. <https://doi.org/10.1007/BF00396643>.
- Westneat, M. W. (2005). Skull biomechanics and suction feeding in fishes. En: *Fish Biomechanics*. Elsevier Academic Press, San Diego, CA., pp. 29–75.
- Whitfield, A. K., Able, K. W., Blaber, S. J. M., Elliott, M., Franco, A., Harrison, T. D. y Houde, E. D. (2022). Feeding ecology and trophic dynamics. En: *Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective*. Blackwell, Oxford, pp. 255–331.
- Wickham, H. (2011). Ggplot2. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 3(2): 180–185. <https://doi.org/10.1002/wics.147>.

- Wielgus, J., Zeller, D., Caicedo-Herrera, D., y Sumaila, R. (2010). Estimation of fisheries removals and primary economic impact of the small-scale and industrial marine fisheries in Colombia. *Marine Policy*, 34(3): 506–513. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2009.10.006>.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M. y Stephens, P.R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10): 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>.
- Winkler, N. S., Paz-Goicoechea, M., Lamb, R. W., y Pérez-Matus, A. (2017). Diet reveals links between morphology and foraging in a cryptic temperate reef fish. *Ecology and Evolution*, 7(24): 11124–11134. <https://doi.org/10.1002/ece3.3604>.
- Yanos, C. L., Haanstra, E. P., Colgan Carey, F., Passmore, S. A., Eklöf, J. S., Bergström, U., Hansen, J. P., Fontaine, M. C., Maan, M. E. y Eriksson, B. K. (2021). Predator biomass and vegetation influence the coastal distribution of threespine stickleback morphotypes. *Ecology and Evolution*, 11(18): 12485-12496. doi: 10.1002/ece3.7993.
- Yen, J., Murphy, D. W., Fan, L., y Webster, D. R. (2015). Sensory-motor systems of copepods involved in their escape from suction feeding. *Integrative and Comparative Biology*, 55(1): 121–133. <https://doi.org/10.1093/icb/icv051>.
- Zaccarelli, N., Bolnick, D. I. y Mancinelli, G. (2013). RInSp: An r package for the analysis of individual specialization in resource use. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(11): 1018–1023. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12079>.
- Zango, L., Navarro-Herrero, L., García-Vendrell, M., Safi, K. y González-Solís, J. (2020). Niche partitioning and individual specialization among age, breeding status and sex classes in a long-lived seabird. *Animal Behaviour*, 170: 1-14. doi: 10.1016/j.anbehav.2020.10.001
- Zelditch, M., Swiderski, D., y Sheets, H. D. (2012). *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. 2<sup>nd</sup>ed. Elsevier, Amsterdam.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. y Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.

## 11. ANEXOS

**Anexo A. Escenario fotográfico empleado para la toma de fotografías de las estructuras morfológicas (a). Ejemplo de las dos perspectivas usadas para la creación de los modelos 3D (b).**

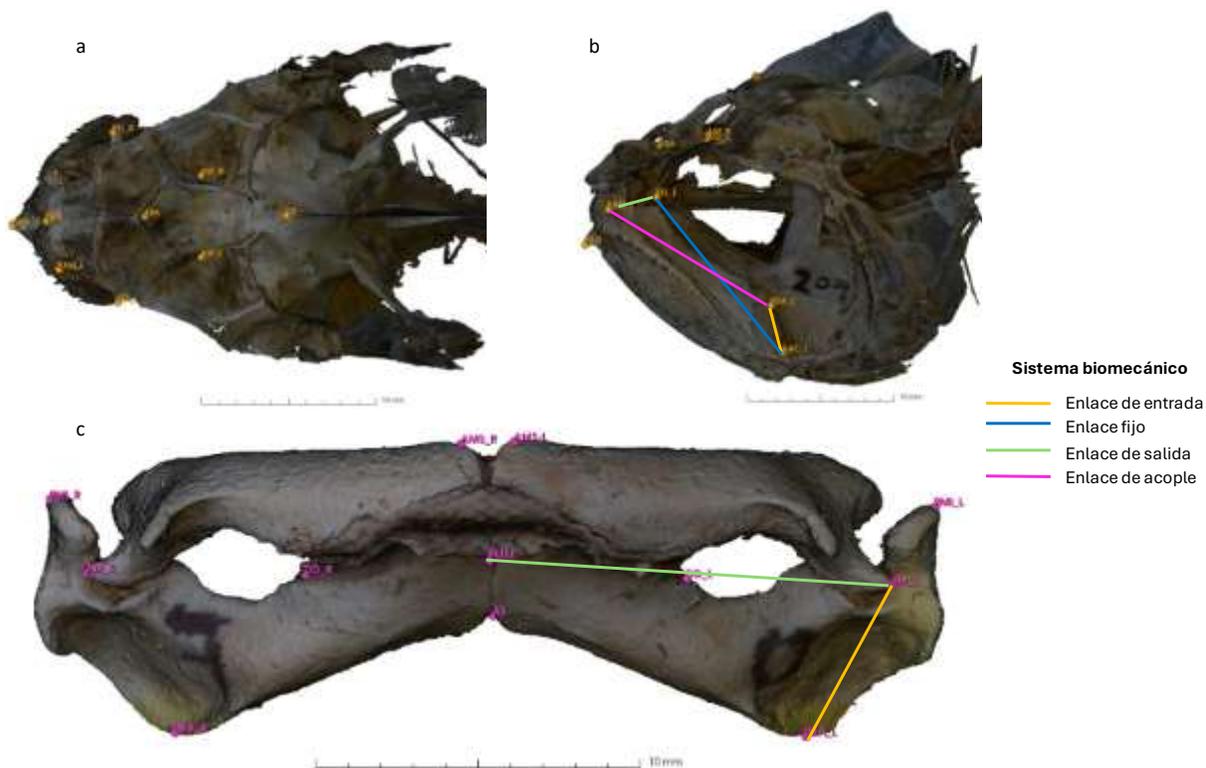


**Anexo B. Configuración de marcas anatómicas usado en las especies de *Stellifer* y *Urotrygon rogersi***

Especie	Marca Anatómica	Etiqueta	Descripción
<i>Stellifer</i> spp.	1	PAD	Punto anterior dentario
	2	PRM	Unión Premaxila
	3	ASA	Origen del arco Supraorbital Accesorio
	4	CS	Origen de la cresta Supraoccipital
	5	ASF_L	Unión arco Supraorbital al Frontal izquierdo
	6	AAC_L	Articulación Articular-Cuadrado izquierdo
	7	PDA_L	Punto dorsal del Articular izquierdo
	8	PEL_L	Punta de Etmoides lateral izquierdo
	9	PAM_L	Punto anterior Maxila izquierdo
	10	ASF_R	Unión arco Supraorbital al Frontal derecho
	11	AAC_R	Articulación Articular-Cuadrado derecho
	12	PDA_R	Punto dorsal del Articular derecho
	13	PEL_R	Punta de Etmoides lateral derecho
	14	PAM_R	Punto anterior Maxila derecho
<i>Urotrygon rogersi</i>	1	IMA_R	Punto inserción músculo aductor derecho
	2	DD_R	Punto distal dentición derecho
	3	AS	Altura de sínfisis
	4	PMM	Punto medio de mordida
	5	DD_L	Punto distal dentición izquierdo
	6	IMA_L	Punto inserción músculo aductor izquierdo
	7	PMI_L	Punto posterior mandíbula inferior izquierdo
	8	AM_L	Articulación mandibular izquierdo

9	AMS-L	Punto anterior mandíbula superior izquierdo
10	AMS_R	Punto anterior mandíbula superior derecho
11	AM_R	Articulación mandibular derecho
12	PMI_R	Punto posterior mandíbula inferior derecho

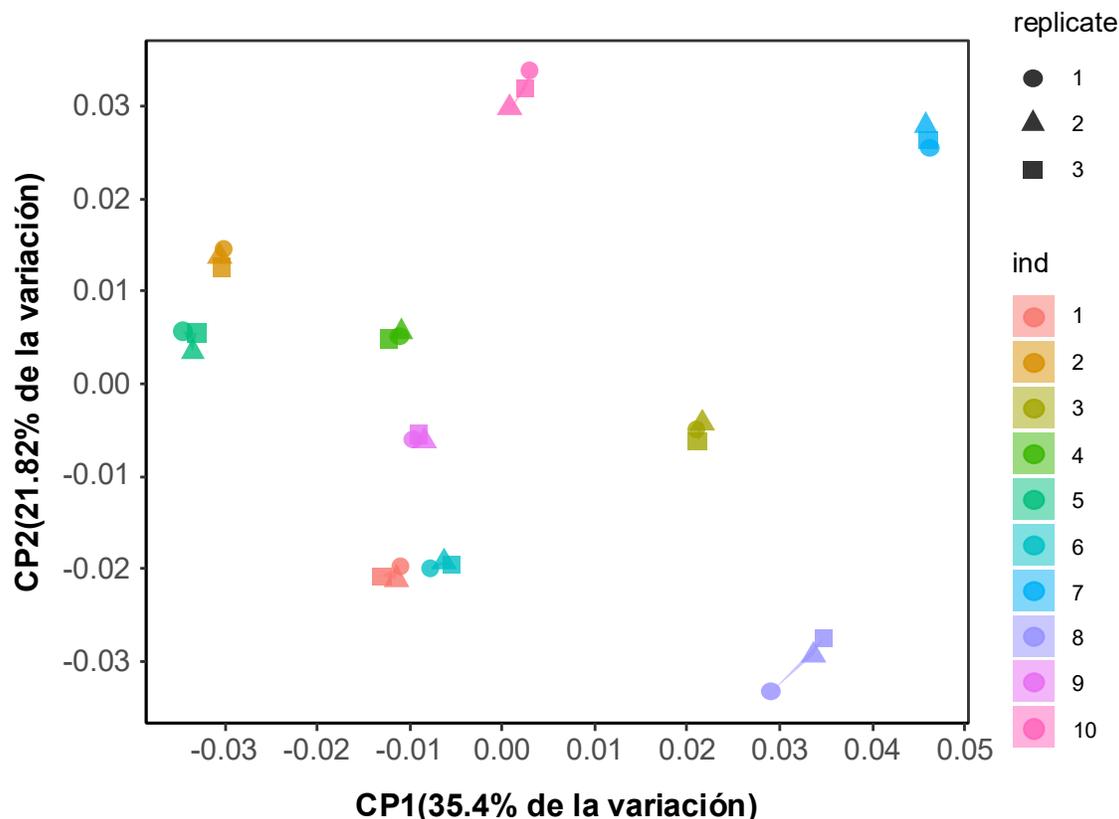
**Anexo C. Marcas anatómicas usadas para el análisis de variación morfológica y funcional en cráneos de *Stellifer* spp. en vista dorsal (a) y lateral (b), y mandíbulas de *Urotrygon rogersi* (c).**



**Anexo D. Tamaños de muestra por sexo, estadio de vida y época para cada especie en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM). La completitud del muestreo de cada subgrupo se muestra en paréntesis. ND = sexo no determinado. Lt = Longitud total**

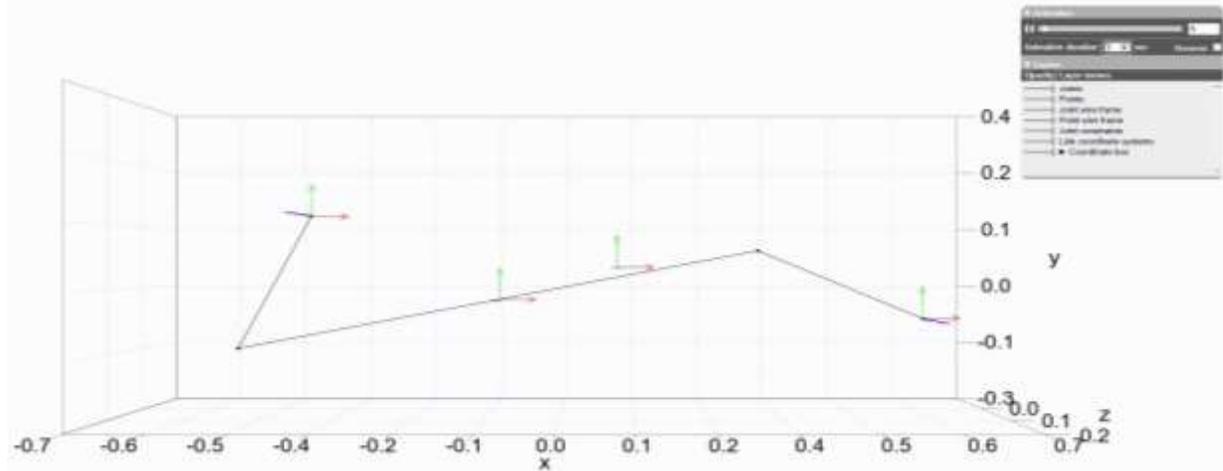
Especie (Intervalo de tallas)	Localidad	N	Sexo			Estadio de vida		Época	
			Hembra	Macho	ND	Juvenil	Adulto	Seca	Lluviosa
<i>S. ericymba</i>	Total	216	176	40		50	166	87	129
5 - 14 cm Lt (11.47 ± 1.62)	BB	137	126 (0.75)	11 (0.59)	--	16 (0.59)	121 (0.76)	57 (0.80)	80 (0.80)
5 - 14.50 cm Lt (10.50 ± 1.63)	BM	79	50 (0.84)	29 (0.52)	--	34 (0.85)	45 (0.87)	30 (0.81)	49 (0.80)
<i>S. melanocheir</i>	Total	387	185	202		101	286	152	235
7 - 15.50 cm Lt (12.16 ± 1.54)	BB	312	170 (0.90)	142 (0.80)	--	87 (0.80)	225 (0.71)	131 (0.61)	181 (0.86)
7.60 - 18.10 cm Lt (13.22 ± 1.53)	BM	75	15 (0.42)	60 (0.59)	--	14 (0.68)	61 (0.66)	21 (0.81)	54 (0.56)
<i>S. zestocarus</i>	Total	346	251	69		143	203	138	208
6.20 - 13.80 cm Lt (10.86 ± 1.44)	BB	209	179 (0.70)	13 (1)	17	70 (0.62)	139 (0.79)	81 (0.77)	128 (0.78)
5.10 - 13.80 cm Lt (10.44 ± 1.45)	BM	137	72 (0.74)	56 (0.61)	9	73 (0.75)	64 (0.81)	57 (0.79)	80 (0.95)
<i>L. argenteus</i>	Total	206	80	45		187	19	49	157
9.80 - 16.90 cm Lt (13 ± 2.81)	BB	38	22 (0.84)	9 (0.84)	7	36 (0.83)	2	11 (0.78)	27 (0.87)
4.20 - 21.70 cm Lt (11.04 ± 2.78)	BM	168	58 (0.70)	36 (0.70)	74	151 (0.69)	17 (0.60)	38 (0.83)	130 (0.74)
<i>C. manglarensis</i>	Total	441	219	83		323	118	227	214
7.60 - 25.60 cm Lt (15.96 ± 3.40)	BB	256	126 (0.86)	51 (0.94)	79	176 (0.76)	80 (0.79)	152 (0.91)	104 (0.80)
6.80 - 25.10 cm Lt (14.72 ± 3.45)	BM	185	93 (0.78)	32 (0.62)	60	147 (0.61)	38 (0.72)	75 (0.73)	110 (0.64)
<i>U. rogersi</i>	Total	214	117	97		23	191	87	127
13.30 - 34 cm Lt (24.49 ± 3.84)	BB	53	32 (0.76)	21 (0.82)	--	11 (0.82)	42 (0.81)	24 (0.70)	29 (0.92)
12.50 - 36.20 cm Lt (26.96 ± 4.69)	BM	161	85 (0.92)	76 (0.97)	--	12 (0.53)	149 (0.99)	63 (0.97)	98 (0.97)
<i>S. strabo</i>	BB	--	--	--	--	--	--	--	--
6.60 - 17.60 cm Lt (12.84 ± 2.10)	BM	193	103 (0.90)	80 (0.80)	10	66 (0.85)	127 (0.96)	71 (0.55)	122 (0.88)
<i>N. troschelii</i>	BB	--	--	--	--	--	--	--	--
7.20 - 25.20 cm Lt (13.40 ± 3.86)	BM	201	5	3	193	--	--	75 (0.51)	126 (0.6)

**Anexo E. Análisis de componentes principales mostrando los ejes de mayor variación morfológica de 10 individuos de *S. zestocarus* y sus respectivas réplicas. Nótese el agrupamiento de las réplicas por cada individuo sin sobreposición con réplicas de otro individuo dentro del morfoespacio, indicando una precisión adecuada en la ubicación de las marcas anatómicas**



**Anexo F. Análisis de varianza Procrustes (ANOVAp) mostrando el efecto de la asimetría direccional (factor lado), asimetría fluctuante (lado X individuo) y error de medición (lado X individuo X réplica) en la morfología de 10 individuos de *S. zestocarus*. Se muestran los grados de libertad (GL), suma de cuadrados (SC), media de suma de cuadrados (MS), coeficiente de determinación ( $R^2$ ), estadístico F y Z, y el valor de probabilidad.**

Predictor/Estadístico	GL	SC	MS	$R^2$	F	Z	p
Individuo	9.0	0.0662	0.0074	0.6183	1.9978	-1.2085	0.887
Lado	1.0	0.0044	0.0044	0.0413	1.2014	0.4935	0.319
Individuo X Lado	9.0	0.0331	0.0037	0.3095	44.4806	11.9523	<b>0.001</b>
Individuo X Lado X Réplica	40.0	0.0033	0.0001	0.0309			
Total	59.0	0.1071					

**Anexo G. Ejemplo de simulación biomecánica del sistema de 4 barras utilizado en *Stellifer* spp.**

**Anexo H. Valores del índice de importancia relativa específico de la presa (%PSIRI) de los ítems de presa y las categorías de presa (en negrita) encontrados en los contenidos estomacales de cada especie en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM).**

Categoría de presa	<i>S. ericymba</i>		<i>S. melanocheir</i>		<i>S. zestocarus</i>		<i>L. argenteus</i>		<i>C. manglarensis</i>		<i>U. rogersi</i>		<i>S. strabo</i>	<i>N. troschelii</i>
	BB	BM	BB	BM	BB	BM	BB	BM	BB	BM	BB	BM	BM	BM
<b>Phylum Annelida</b>														
<b>Class Polychaeta</b>	<b>0.54</b>	--	<b>2.04</b>	<b>1.33</b>	<b>1.26</b>	<b>1.46</b>	--	<b>0.42</b>	<b>33.02</b>	<b>6.41</b>	<b>33.48</b>	<b>32.81</b>	<b>28.61</b>	<b>7.45</b>
n.i. Polychaeta	0.54	--	2.04	1.33	1.26	1.46	--	0.42	30.71	6.41	14.08	8.51	28.61	7.45
Eunicidae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3.36	2.77	--	--
Glyceridae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3.20	--	--
Iospillidae	--	--	--	--	--	--	--	--	0.28	--	--	--	--	--
Nereidae	--	--	--	--	--	--	--	--	0.64	--	6.12	8.09	--	--
Onuphidae	--	--	--	--	--	--	--	--	0.48	--	6.19	5.46	--	--
Phyllodocidae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3.72	4.78	--	--
Sabellidae	--	--	--	--	--	--	--	--	0.91	--	--	--	--	--
<b>Phylum Chordata</b>														
<b>Class Osteichthyes</b>														
<b>Subclass Actinopterygii</b>	<b>2.19</b>	<b>3.80</b>	<b>1.69</b>	<b>10.00</b>	<b>1.38</b>	<b>4.18</b>	<b>5.28</b>	<b>33.29</b>	<b>1.34</b>	<b>1.40</b>	--	--	<b>1.66</b>	<b>9.62</b>
n.i. Actinopterygii	--	--	--	--	--	--	1.32	--	--	--	--	--	--	3.51
n.i. Actinopterygii larvae	2.19	3.80	1.69	10.00	1.38	4.18	3.97	31.10	1.30	1.40	--	--	1.21	5.11
Anguilliforme larvae	--	--	--	--	--	--	--	0.21	--	--	--	--	0.17	0.50
Pleuronectiforme larvae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.50
Batrachoididae larvae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.27	--
Paralychthidae larvae	--	--	--	--	--	--	--	--	0.04	--	--	--	--	--
Scianidae larvae	--	--	--	--	--	--	--	0.99	--	--	--	--	--	--
<i>Anchoa</i> sp.	--	--	--	--	--	--	--	0.40	--	--	--	--	--	--
<i>Anchoa</i> sp. Larvae	--	--	--	--	--	--	--	0.60	--	--	--	--	--	--
<b>Phylum Mollusca</b>	--	<b>0.63</b>	--	--	--	--	--	--	<b>16.26</b>	<b>47.35</b>	--	<b>1.54</b>	<b>6.83</b>	<b>0.82</b>
<b>Class Bivalvia</b>	--	--	--	--	--	--	--	--	<b>11.65</b>	<b>44.33</b>	--	<b>1.54</b>	<b>6.83</b>	<b>0.50</b>
n.i. Bivalvia	--	--	--	--	--	--	--	--	10.84	--	--	1.54	6.83	0.50
Donacidae	--	--	--	--	--	--	--	--	0.81	--	--	--	--	--

Nuculanidae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	43.59	--	--	--	--
Pteriidae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.73	--	--	--	--
<b>Class Gastropoda</b>	--	<b>0.63</b>	--	--	--	--	--	--	<b>4.61</b>	<b>3.02</b>	--	--	--	<b>0.32</b>
n.i. Gastropoda	--	0.63	--	--	--	--	--	--	2.71	0.58	--	--	--	0.32
Buccinidae	--	--	--	--	--	--	--	--	0.40	--	--	--	--	--
Naticidae	--	--	--	--	--	--	--	--	0.29	--	--	--	--	--
Olividae	--	--	--	--	--	--	--	--	0.16	0.18	--	--	--	--
Potamididae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.57	--	--	--	--
Terebridae	--	--	--	--	--	--	--	--	1.05	--	--	--	--	--
Turridae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1.68	--	--	--	--
<b>Phylum Arthropoda</b>														
<b>Class Insecta</b>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	<b>0.11</b>	--	--	--	<b>0.34</b>
Hymenoptera	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.11	--	--	--	--
n.i. insecta larvae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.34
<b>Subclass Copepoda</b>	<b>70.12</b>	<b>52.14</b>	<b>72.87</b>	<b>46.62</b>	<b>68.19</b>	<b>42.55</b>	<b>30.77</b>	<b>20.32</b>	<b>4.56</b>	<b>1.76</b>	--	--	<b>3.72</b>	--
n.i. Copepoda	65.01	52.14	64.42	40.34	62.72	39.99	25.50	19.27	4.56	1.76	--	--	3.72	--
Calanoida	--	--	2.32	1.33	0.48	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Pontellidae	--	--	--	0.31	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>Acartia (Odontacartia) erythraea</i>	--	--	0.26	0.86	0.89	1.46	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>Labidocera lubbocki</i>	4.02	--	4.81	3.78	4.10	1.09	5.26	1.04	--	--	--	--	--	--
<i>Pseudodiaptomus wrighti</i>	1.08	--	1.04	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
<b>Order Amphipoda</b>	<b>11.97</b>	<b>2.64</b>	<b>7.65</b>	<b>7.19</b>	<b>10.54</b>	<b>4.38</b>	<b>2.63</b>	<b>2.10</b>	<b>18.76</b>	<b>25.45</b>	<b>4.23</b>	<b>5.61</b>	<b>19.87</b>	<b>14.07</b>
n.i. Amphipoda	9.42	2.64	5.46	7.19	8.62	4.38	--	2.10	18.76	24.19	4.23	5.61	19.10	11.49
Gammaridea	--	--	--	--	--	--	2.63	--	--	--	--	--	0.78	2.58
Amphiloichidae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.29	--	--	--	--
Cyphocarididae	--	--	0.31	--	0.49	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Eusiridae	2.55	--	1.89	--	1.43	--	--	--	--	0.97	--	--	--	--
<b>Order Cumacea</b>	<b>0.37</b>	--	<b>0.39</b>	--	<b>0.64</b>	--	<b>2.63</b>	<b>0.23</b>	<b>14.78</b>	<b>6.26</b>	--	--	<b>0.86</b>	--
n.i. Cumacea	0.37	--	0.39	--	0.64	--	2.63	0.23	14.78	6.17	--	--	0.86	--
Bodotridae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.09	--	--	--	--
<b>Order Decapoda</b>	<b>5.66</b>	<b>21.88</b>	<b>7.13</b>	<b>19.85</b>	<b>13.47</b>	<b>30.55</b>	<b>40.82</b>	<b>28.75</b>	<b>5.96</b>	<b>7.24</b>	<b>48.94</b>	<b>50.36</b>	<b>14.97</b>	<b>45.94</b>

n.i. Shrimp larvae	1.16	5.70	2.00	1.33	0.54	2.19	1.73	5.88	0.49	--	--	--	2.33	0.24
<b>Infraorder Achelata</b>	--	--	<b>0.32</b>	--	--	<b>1.46</b>	--	<b>0.03</b>	--	<b>0.17</b>	--	--	<b>0.49</b>	--
n.i. Achelata larva	--	--	0.32	--	--	1.46	--	0.03	--	0.17	--	--	0.49	--
<b>Infraorder Anomura</b>	--	--	--	--	--	--	--	<b>1.03</b>	--	--	--	--	<b>2.98</b>	<b>5.50</b>
n.i. Anomura	--	--	--	--	--	--	--	0.44	--	--	--	--	1.08	1.85
n.i. Anomura larvae	--	--	--	--	--	--	--	0.60	--	--	--	--	--	--
Diogenidae larvae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.86	3.65
<i>Emerita</i> sp.	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1.04	--
<b>Infraorder Axiidea</b>	--	--	<b>0.16</b>	--	<b>0.48</b>	--	--	--	--	<b>1.04</b>	--	--	<b>0.76</b>	--
Callianasidae larvae	--	--	0.16	--	--	--	--	--	--	1.04	--	--	0.76	--
<i>Neotrypaea</i> sp. larvae	--	--	--	--	0.48	--	--	--	--	--	--	--	--	--
<b>Infraorder Brachyura</b>	<b>0.73</b>	<b>5.73</b>	<b>3.02</b>	<b>7.74</b>	<b>10.84</b>	<b>24.28</b>	<b>1.63</b>	<b>8.98</b>	<b>3.84</b>	<b>3.53</b>	<b>3.04</b>	<b>1.16</b>	<b>5.24</b>	<b>21.99</b>
n.i. Brachyura	--	--	--	--	0.03	2.62	--	--	1.66	0.20	--	--	1.31	10.63
n.i. Brachyura larvae	0.73	5.73	3.02	7.74	10.57	20.63	1.63	6.53	1.78	3.17	--	--	3.93	6.18
Calappidae	--	--	--	--	--	--	--	--	0.40	--	3.04	1.16	--	0.50
Leucosiidae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.50
Pinnotheridae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.34
Portunidae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1.95
Portunidae larvae	--	--	--	--	0.24	1.03	--	2.44	--	--	--	--	--	0.50
Xanthidae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.39
<i>Cancer johngerthi</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.50
<i>Grapsus grapsus</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.16	--	--	--	--
<i>Hepatus kossmanni</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.50
<b>Infraorder Caridea</b>	<b>0.19</b>	<b>0.89</b>	--	<b>1.84</b>	<b>0.48</b>	<b>1.46</b>	--	<b>0.39</b>	--	<b>0.98</b>	<b>27.56</b>	<b>25.43</b>	<b>2.28</b>	<b>1.00</b>
n.i. Caridea	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.52	1.00
Alpheidae	--	--	--	1.33	--	0.73	--	--	--	--	--	--	--	--
Ogyridae	0.19	--	--	--	0.48	--	--	--	--	0.82	--	--	1.76	--
Palaemonidae	--	0.89	--	0.51	--	0.73	--	--	--	--	3.77	2.58	--	--
Pandalidae	--	--	--	--	--	--	--	0.39	--	--	--	--	--	--
Pasiphaeidae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.16	1.36	8.42	--	--
<i>Ambidexter panamensis</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3.25	0.85	--	--



Lysiosquillidae	--	1.27	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.86	0.50
Squillidae	0.73	--	0.32	2.67	0.27	0.32	--	1.35	--	--	--	--	2.83	2.63
Squillidae larvae	--	--	--	--	--	--	--	0.60	--	--	--	--	--	--
<i>Cloridopsis dubia</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.81
<i>Lysiosquilla</i> sp.	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>Meiosquilla dawsoni</i>	--	--	--	--	--	0.73	--	--	--	--	--	--	--	2.77
<i>Neogonodactylus stanschi</i>	--	--	--	--	--	--	--	1.19	--	--	--	--	--	--
<i>Squilla panamensis</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3.43	3.61	--	--
<i>Squilla parva</i>	0.53	--	--	--	--	--	--	--	--	--	4.26	1.52	0.81	1.21
<i>Squilla</i> sp.	--	0.87	--	0.83	--	0.30	--	--	--	0.33	--	--	4.53	--
<b>Phylum Sipuncula</b>														
<b>Class Sipunculidea</b>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	<b>0.52</b>	<b>1.99</b>
Sipunculidae	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.52	1.99

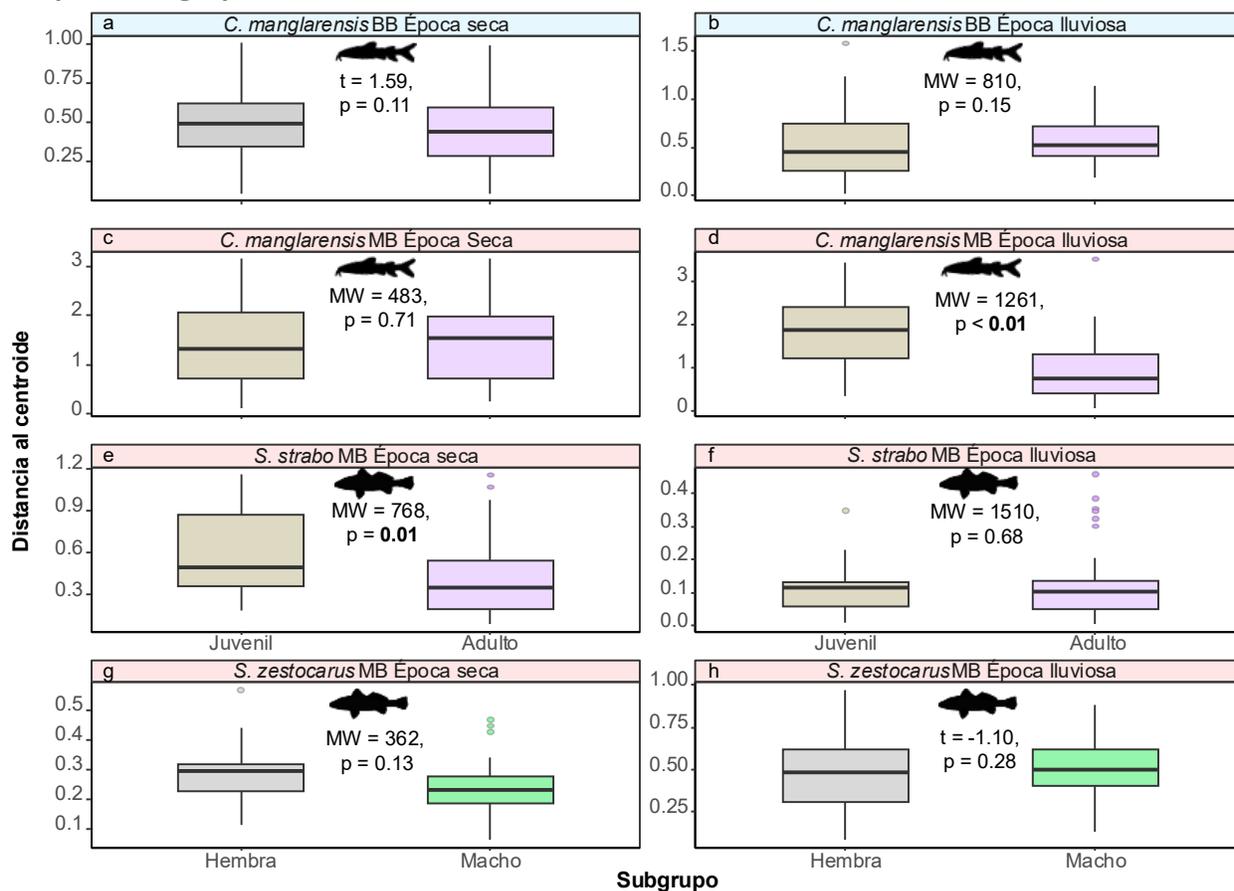
**Anexo I. Categorías de presa que contribuyeron significativamente al efecto del predictor dentro de cada bahía, así como la devianza proporcional de cada presa. Negrita indica valores estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ). Dev: devianza.**

Especie	Bahía	Predictor	Estadístico	Presa							
				Actinopterygii	Amphipoda	Copepoda	Decapoda	Mysidiacea	Mollusa	Stomatopoda	Polychaeta
<i>S. ericymba</i>	BB	Época	Dev	--	58.65%	--	--	--	--	--	--
			p	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	--	--	--	--
<i>S. melanocheir</i>	BB	Época	Dev	--	42.09%	22.56%	--	--	--	--	17.950
			p	--	<b>&lt; 0.01</b>	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	--	--	<b>&lt; 0.01</b>
<i>S. zestocarus</i>	BB	Época	Dev	--	59.20%	22.37%	--	--	--	--	--
			p	--	<b>&lt; 0.01</b>	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	--	--	--
	BM	Época	Dev	--	--	--	47.18%	--	--	--	--
			p	--	--	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	--	--
	BM	Sexo	Dev	--	--	--	40.60%	--	--	19.00%	--
			p	--	--	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	0.160	--
<i>L. argenteus</i>	BB	Época	Dev	--	--	35.52%	--	--	--	--	--
			p	--	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	--	--	--
	BM	Época	Dev	59.77%	14.61%	--	--	22.77%	--	--	--
			p	<b>&lt; 0.01</b>	<b>0.02</b>	--	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	--
<i>C. manglarensis</i>	BB	Época	Dev	--	--	57.24%	--	--	--	--	--
			p	--	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	--	--	--
	BB	Estadio de vida	Dev	--	--	--	--	--	--	--	61.72%
			p	--	--	--	--	--	--	--	<b>&lt; 0.01</b>
	BM	Época	Dev	--	30.48%	--	--	--	22.62%	--	--
			p	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--
BM	Estadio de vida	Dev	--	--	--	--	--	38.16	--	--	
		p	--	--	--	--	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	

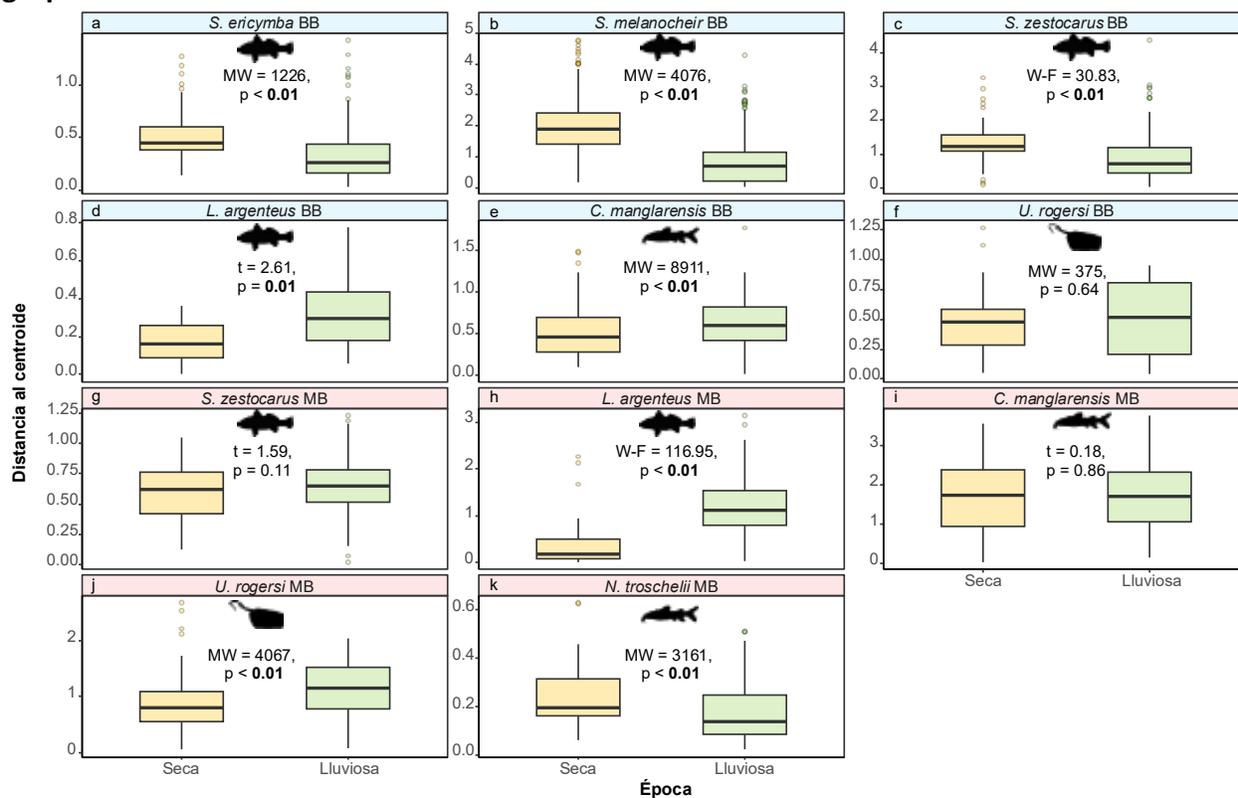
<i>U. rogersi</i>	BB	Época	Dev	--	--	--	--	--	--	40.80%	35.40%
			p	--	--	--	--	--	--	0.13*	0.13*
	BM	Época	Dev	--	--	--	--	--	37.80%	--	--
			p	--	--	--	--	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--
<i>S. strabo</i>	BM	Estadio de vida	Dev	--	22.90%	--	--	--	--	--	--
			p	--	<b>0.030</b>	--	--	--	--	--	--
<i>N. troscheli</i>	BM	Época	Dev	--	54.80%	--	--	--	--	--	--
			p	--	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	--	--	--	--

\*Nótese que los valores no son estadísticamente significativos; sin embargo, se muestran las dos presas de mayor contribución con base en el gráfico de ordenación.

Anexo J. Variación de la amplitud del nicho trófico (distancia de los miembros individuales al centroide del grupo; distancia al centroide) según el estadio de vida (juveniles = recuadros marrones; adultos = recuadros morados) y el sexo (hembras = recuadros grises; machos = recuadros verdes) de las especies consumidoras en BB (paneles azules) y MB (paneles rojos). En cada panel se muestra el estadístico y el valor p (valores significativos en negrita) de las pruebas univariadas (t = prueba t-student, MW = prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney) utilizadas para comparar los grupos.



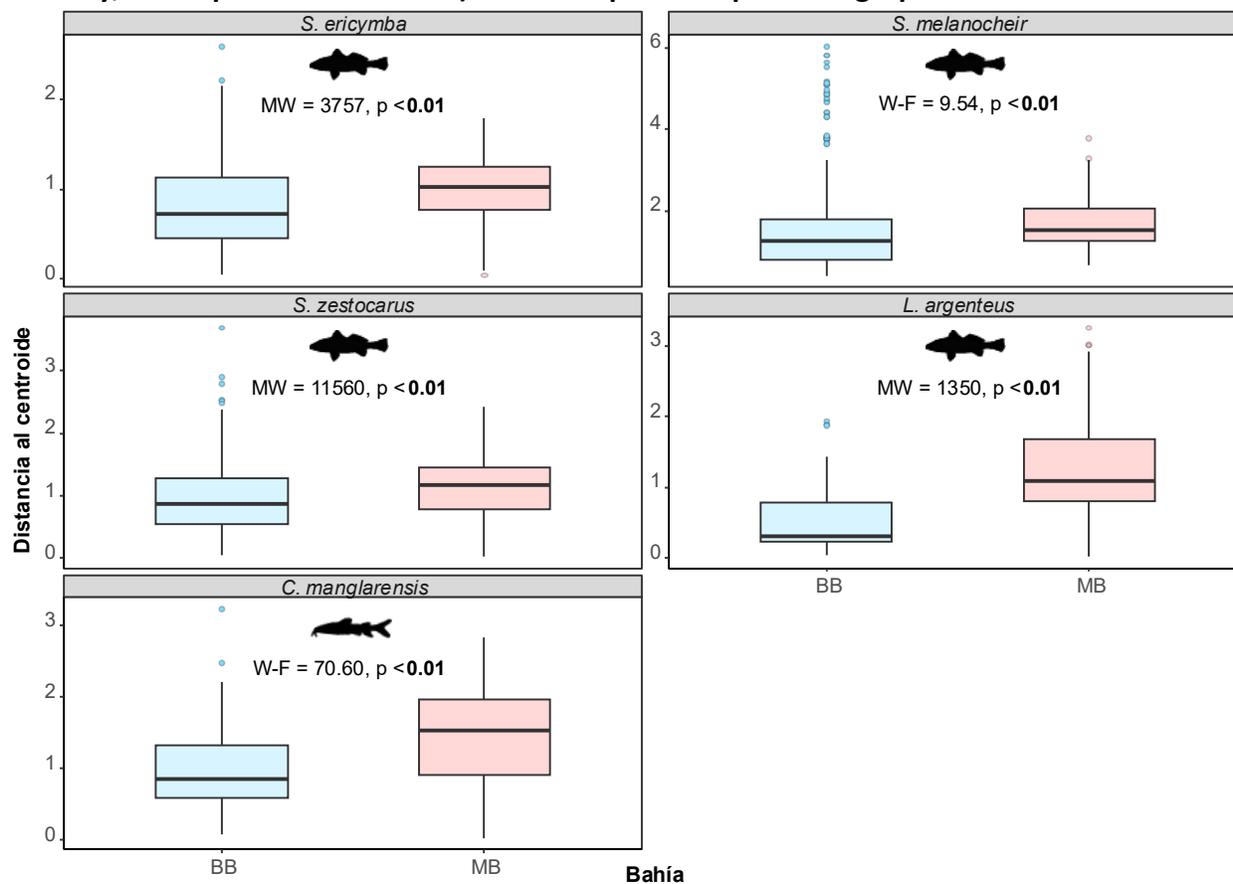
**Anexo K. Variación en la amplitud del nicho trófico (distancia de los miembros individuales al centroide del grupo; distancia al centroide) de las especies consumidoras en la Bahía de Buenaventura (BB; paneles azules) y la Bahía de Málaga (MB; paneles rojos) durante las épocas seca (puntos amarillos) y lluviosa (puntos verdes). En cada panel se muestra el estadístico y el valor p (valores significativos en negrita) de las pruebas univariadas (t = prueba t-student, MW = prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney, W-F = prueba F de Welch) utilizadas para comparar los grupos.**



**Anexo L. Resultados del MLG multivariado para evaluar el efecto de la Bahía en la dieta de las especies. Para cada especie se muestran las categorías de presa que contribuyeron significativamente al efecto del predictor, así como la devianza proporcional de cada presa. **Negrita** indica valores estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ). Dev: devianza.**

Especie	Estadístico	Bahía	Categoría de presa					
			Actinopterygii	Amphipoda	Copepoda	Decapoda	Mollusa	Polychaeta
<i>S. ericymba</i>	Dev	34.23	--	29.42%	--	38.65%	--	--
	p	<b>&lt; 0.01</b>	--	0.03	--	< 0.01	--	--
<i>S. melanocheir</i>	Dev	43.75	22.22%	--	19.91%	18.51%	--	--
	p	<b>&lt; 0.01</b>	0.03	--	0.04	0.04	--	--
<i>S. zestocarus</i>	Dev	57.73	--	26.69%	35.91%	--	--	--
	p	<b>&lt; 0.01</b>	--	< 0.01	< 0.01	--	--	--
<i>L. argenteus</i>	Dev	46.33	47.44%	--	29.96%	--	--	--
	p	<b>&lt; 0.01</b>	< 0.01	--	< 0.01	--	--	--
<i>C. manglarensis</i>	Dev	165.67	--	--	--	--	57.90%	29.70%
	p	<b>&lt; 0.01</b>	--	--	--	--	< 0.01	< 0.01
<i>U. rogersi</i>	Dev	8.18	--	--	--	--	--	--
	p	0.27	--	--	--	--	--	--

Anexo M. Variación de la amplitud del nicho trófico (distancia de los miembros individuales al centroide del grupo; distancia al centroide) para las especies consumidoras entre BB (recuadros azules) y MB (recuadros rojos). En cada panel se muestra el estadístico y el valor p (valores significativos en **negrita**) de las pruebas univariadas (MW = prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney, W-F = prueba F de Welch) utilizadas para comparar los grupos.



**Anexo N. Valores mensuales del índice de especialización medio Vobs y el valor nulo medio Vexp para cada especie en Bahía de Buenaventura (BB) y Bahía Málaga (BM). Valores en negrita indican un Vobs significativamente diferente de la distribución nula. También se muestra el tamaño de muestra (N) de los individuos y de las presas (en paréntesis) usado para estimar el Vobs.**

Localidad	Mes	<i>S. ericymba</i>		<i>S. melanocheir</i>		<i>S. zestocarus</i>		<i>L. argenteus</i>		<i>C. manglarensis</i>		<i>U. rogersi</i>		<i>S. strabo</i>		<i>N. troschelii</i>	
		<i>V<sub>obs</sub></i> ( <i>V<sub>exp</sub></i> )	N														
BB	Ene	--	--	<b>0.62(0.49)</b>	22(6)	0.5(0.44)	14(4)	--	--	<b>0.73(0.58)</b>	41(11)	--	--	--	--	--	--
BB	Mar	<b>0.24(0.13)</b>	20(7)	<b>0.36(0.21)</b>	26(11)	<b>0.44(0.27)</b>	26(8)	--	--	<b>0.42(0.24)</b>	27(7)	--	--	--	--	--	--
BB	May	--	--	<b>0.25(0.17)</b>	41(7)	0.2(0.19)	13(3)	--	--	<b>0.54(0.46)</b>	31(7)	<b>0.78(0.53)</b>	16(10)	--	--	--	--
BB	Jun	0.38(0.24)	16(3)	<b>0.32(0.19)</b>	42(7)	0.24(0.23)	28(4)	--	--	<b>0.72(0.65)</b>	47(14)	--	--	--	--	--	--
BB	Jul	<b>0.39(0.19)</b>	16(6)	<b>0.14(0.09)</b>	55(8)	<b>0.46(0.26)</b>	11(3)	0.56(0.39)	11(5)	<b>0.63(0.53)</b>	38(11)	--	--	--	--	--	--
BB	Ago	--	--	0.22 (0.16)	14 (3)	0.27(0.23)	15(3)	--	--	0.58(0.48)	9(6)	--	--	--	--	--	--
BB	Sep	0.30(0.28)	11 (4)	<b>0.23(0.1)</b>	31(6)	<b>0.48(0.35)</b>	23(3)	0.7(0.59)	9(8)	0.61(0.52)	15(9)	<b>0.65(0.53)</b>	19(9)	--	--	--	--
BB	Oct	0.39(0.35)	28(6)	0.22(0.16)	50(7)	0.25(0.21)	54(9)	--	--	<b>0.65(0.48)</b>	24(11)	--	--	--	--	--	--
BB	Nov	0.16 (0.11)	23(2)	<b>0.30(0.19)</b>	22(6)	0.31(0.22)	25(6)	--	--	<b>0.53(0.29)</b>	15(6)	--	--	--	--	--	--
BM	Ene	--	--	--	--	<b>0.77(0.67)</b>	22(10)	--	--	<b>0.53(0.36)</b>	23(8)	--	--	--	--	<b>0.80(0.74)</b>	23(12)
BM	Mar	--	--	--	--	--	--	--	--	0.34(0.30)	30(13)	<b>0.82(0.65)</b>	22(12)	<b>0.74(0.68)</b>	32(10)	0.70(0.65)	44(12)
BM	Abr	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	<b>0.85(0.65)</b>	26(13)	--	--	--	--
BM	May	0.46(0.40)	21(6)	0.72(0.63)	10(5)	0.47(0.38)	28(6)	<b>0.63(0.54)</b>	26(6)	<b>0.31(0.23)</b>	22(7)	--	--	0.65(0.61)	36(11)	--	--
BM	Jul	<b>0.69(0.50)</b>	10(4)	0.21(0.13)	14(5)	0.35(0.26)	16(3)	<b>0.48(0.22)</b>	66(11)	<b>0.63(0.48)</b>	20(11)	--	--	0.78(0.75)	31(12)	<b>0.81(0.77)</b>	48(12)
BM	Ago	<b>0.37(0.18)</b>	21(5)	<b>0.38(0.17)</b>	16(5)	<b>0.61(0.53)</b>	30(7)	<b>0.72(0.60)</b>	9(6)	<b>0.14(0.09)</b>	36(9)	0.58(0.53)	15(6)	<b>0.80(0.76)</b>	48(16)	0.82(0.78)	32(11)
BM	Sep	0.60(0.55)	8(5)	<b>0.82(0.73)</b>	16(9)	<b>0.77(0.68)</b>	24(10)	<b>0.76(0.63)</b>	27(9)	<b>0.34 (0.13)</b>	25 (4)	<b>0.78(0.63)</b>	13(15)	0.61(0.57)	9(5)	<b>0.80(0.74)</b>	35(12)
BM	Nov	0.43(0.37)	10(5)	<b>0.59(0.36)</b>	8(5)	<b>0.71(0.54)</b>	10(7)	<b>0.47(0.32)</b>	28(8)	<b>0.75(0.64)</b>	19(12)	<b>0.74(0.59)</b>	23(11)	0.67(0.68)	34(16)	0.75(0.63)	11(8)
BM	Dic	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	<b>0.67(0.59)</b>	41(15)	--	--	--	--