

Variación temporal de la dieta de larvas de *Bregmaceros bathymaster* (Pisces: Bregmacerotidae) en las costas de Jalisco y Colima, México, durante un ciclo anual (1996)

Temporal variation of the larval diet of *Bregmaceros bathymaster* (Pisces: Bregmacerotidae) along the coast of Jalisco and Colima, Mexico, during one annual cycle (1996)

MP Siordia-Cermeño¹, L Sánchez-Velasco^{1*}, M Sánchez-Ramírez², MC Franco-Gordo³

¹ Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, Avenida Instituto Politécnico Nacional s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz, CP 23090, Baja California Sur, México. * E-mail: lsvelasc@ipn.mx

² Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Prolongación de Carpio y Plan de Ayala, México 11340, DF, México.

³ Centro de Ecología Costera, Melaque, Jalisco, México.

Resumen

Se analizó la variación temporal de la dieta de larvas de *Bregmaceros bathymaster* en las costas de Jalisco y Colima durante un ciclo anual (1996). Se detectó un incremento en la incidencia alimentaria de las larvas (de 10% en estadio preflexión a 80% en estadio transformación), en el espectro trófico (de 10 a 20 tipos de presas) y en el tamaño de presa (de 0.15 a 0.45 mm) en función de su desarrollo larvario. El índice de importancia relativa mostró que copépodos en diferentes estados de desarrollo dominaron la dieta de las larvas con más de 80% del total de las presas en las larvas en preflexión (nauplios y calanoideos) y más de 60% en transformación (*Euterpina* spp. y calanoideos). El índice de Morisita separó tres grupos de estaciones de muestreo a partir de la dieta larvaria y del zooplancton en el ambiente. En el grupo de invierno, los copépodos calanoideos *Euterpina* spp. y *Subeucalanus* spp. dominaron la dieta, coincidiendo con la dominancia de copépodos en el ambiente; en el de primavera, los cladóceros *Penilia avirostris* y los ostrácodos dominaron la dieta de las larvas y también en el zooplancton; y en el de verano/otoño, los copépodos calanoideos *Acrocalanus* spp. y los ostrácodos dominaron la dieta, mientras que el zooplancton estuvo dominado por ostrácodos y copépodos. Los resultados indican que los cambios temporales de la dieta de larvas de *B. bathymaster* están asociados a la variación en la composición del zooplancton, correspondiendo con las tres temporadas climáticas registradas en la zona de estudio.

Palabras clave: *Bregmaceros bathymaster*, larvas de peces, composición de la dieta, zooplancton, costas de Jalisco y Colima.

Abstract

Temporal variations in the larval diet of *Bregmaceros bathymaster* on the coast of Jalisco and Colima during 1996 were analyzed. An increase in feeding incidence (from 10% in preflexion stage to 80% in transformation stage), in trophic spectrum (from 10 to 20 prey items), and in prey size (from 0.15 to 0.45 mm) was observed in relation to larval development. The index of relative importance showed that copepods in different stages of development dominated the larval diet with >80% of the total prey in preflexion larvae (nauplii and calanoids) and >60% in larvae in transformation (*Euterpina* spp. and calanoids). The Morisita index defined three groups of sampling stations based on larval diet and zooplankton environment. In the winter group, calanoid copepods, *Euterpina* spp., and *Subeucalanus* spp. dominated the diet, coinciding with the predominance of copepods in the environment. In the spring group, the cladoceran *Penilia avirostris* and ostracods dominated the diet and the zooplankton. In the summer/autumn group, calanoid copepods, *Acrocalanus* spp., and ostracods dominated the diet, whereas ostracods and copepods dominated the zooplankton. The results indicate that the temporal changes in the larval diet of *B. bathymaster* are associated with the variation in zooplankton, corresponding to three climate periods that affect the study area.

Key words: *Bregmaceros bathymaster*, fish larvae, diet composition, zooplankton, coasts of Jalisco and Colima.

Introducción

La familia Bregmacerotidae, conformada por peces pelágicos costeros, se encuentra entre las diez familias más abundantes en todos los mares tropicales y subtropicales (Ahlstrom 1971, 1972; Moser 1996). En el Pacífico central mexicano, las larvas de *Bregmaceros bathymaster* (Jordan y Bollman 1890) constituyen más del 80% del ictioplancton durante el año (Franco-Gordo *et al.* 1999), siendo una especie clave en las cadenas tróficas marinas de la región.

Entre los principales procesos que afectan la supervivencia de las larvas de peces se encuentran la alimentación y la

Introduction

The family Bregmacerotidae, comprising coastal pelagic fish, is one of the ten most abundant families in all tropical and subtropical seas (Ahlstrom 1971, 1972; Moser 1996). The larvae of *Bregmaceros bathymaster* (Jordan and Bollman 1890) constitute more than 80% of the ichthyoplankton community in the Mexican Central Pacific throughout the year (Franco-Gordo *et al.* 1999) and are a key species in the trophic structure of the region.

Feeding and predation affect larval survival (Hunter 1981). Most fish larvae consume copepod nauplii, copepodites, and

depredación (Hunter 1981). Las larvas de peces se alimentan en su mayoría de copépodos de diferentes especies en estadios de nauplio, copepodito y adultos (Arthur 1976, Hunter 1981), aunque pueden consumir otros tipos de presas como cladóceros, tintínidos y larvas de moluscos (e.g., Jenkins 1987, Govoni *et al.* 1983, Sánchez-Velasco y Norbis 1997). La variación en la composición de la dieta de las larvas puede estar relacionada con cambios en su ontogenia, ya que sus requerimientos nutricionales pueden variar conforme las larvas crecen (Hunter 1981). Además, en larvas de especies con periodo de desove amplio, la dieta puede cambiar en función de la disponibilidad de alimento y variaciones en el ambiente (Sánchez-Velasco *et al.* 2000).

La comunidad ictioplanctónica de las costas del Pacífico central mexicano es una de las menos estudiadas del país (Sánchez-Velasco *et al.* 2003). Recientemente, Franco-Gordo (2001) describió la variación estacional de la comunidad ictioplanctónica durante un ciclo anual; sin embargo, no existen estudios sobre alimentación de larvas de peces en esta región que contribuyan al entendimiento de su supervivencia.

El objetivo del presente estudio es conocer la variación de la dieta de larvas de *B. bathymaster* en las costas de Jalisco y Colima durante un ciclo anual (1996), así como la relación que tiene esta dieta con la variación temporal del zooplancton y el ambiente.

Material y métodos

El área de estudio comprende la franja de la plataforma continental desde Punta Farallón, en el estado de Jalisco (19°19'77" N, 105°00'28" W), hasta Cuyutlán, Colima (18°58'24" N, 104°13'51" W) (fig. 1). Allí se presentan tres condiciones ambientales durante el año, las cuales están influenciadas por la Corriente de California (CC), la Corriente del Golfo de California (CGC), la Corriente Norecuatorial (CN) y la Contracorriente Norecuatorial (CCN) (e.g., Wyrтки 1965, Pacheco-Sandoval 1991, Filonov *et al.* 2000). Durante el invierno, cuando los vientos dominantes provienen del norte, la zona es influenciada por las CC y CGC, lo que resulta en bajas temperaturas y altas concentraciones de nutrientes. En primavera, cesa la influencia de las corrientes del norte, la termoclina se hunde y la temperatura superficial del mar se incrementa. En el verano, los vientos provienen del sur y la zona es dominada por las bifurcaciones de la CN y la CCN, caracterizadas por aguas cálidas y oligotróficas (Wyrтки 1965, Filonov *et al.* 2000).

Las recolecciones de zooplancton se realizaron a bordo del buque de investigación *BIP-V* a lo largo de una red de seis estaciones de muestreo ubicadas sobre la isóbata de 100 m (fig. 1), durante los meses de febrero, mayo, julio y noviembre de 1996. Las muestras se recolectaron durante la noche (19:30 a 8:00 h), con una red bongo de diámetro de boca de 60 cm y mangas de 505 y 333 μ m de luz de malla, mediante arrastres

adult copepods of different species (Arthur 1976, Hunter 1981), though they can consume other prey items such as cladocerans, tintinids, and mollusk larvae (e.g., Jenkins 1987, Govoni *et al.* 1983, Sánchez-Velasco and Norbis 1997). Variations in diet composition may be related to changes during ontogeny because as larvae grow, their nutritional requirements change (Hunter 1981). Moreover, larvae of species with a long spawning period may change their diet in relation to food availability and environmental changes (Sánchez-Velasco *et al.* 2000).

The ichthyoplankton community along the Pacific coast of central Mexico is one of the lesser studied in the country (Sánchez-Velasco *et al.* 2003). Recently, Franco-Gordo (2001) described the seasonal variations of the ichthyoplankton community during one annual cycle; however, there are no studies on the feeding of fish larvae in this region that contribute to the knowledge of their survival.

Our objective was to determine the temporal variation of the larval diet of *B. bathymaster* along the coasts of Jalisco and Colima during one annual cycle (1996). The variations in the larval diet are discussed in relation to temporal variations of zooplankton and the environment.

Material and methods

The study area comprises the stretch of continental shelf between Punta Farallón, Jalisco (19°19'77" N, 105°00'28" W), and Cuyutlán, Colima (18°58'24" N, 104°13'51" W), Mexico (fig. 1). In this area, three climate periods occur throughout the year based on the influence of the California Current (CC), the Gulf of California Current (GCC), the Northequatorial Current (NC), and the Northequatorial Countercurrent (NCC) (e.g., Wyrтки 1965, Pacheco-Sandoval 1991, Filonov *et al.* 2000). During winter, when the winds blow from the north, the area is influenced by the CC and GCC, with low temperatures and high nutrient concentrations. In spring, the sinking of the thermocline and an increase in temperature mark the end of the influence of the northern currents. During the summer and

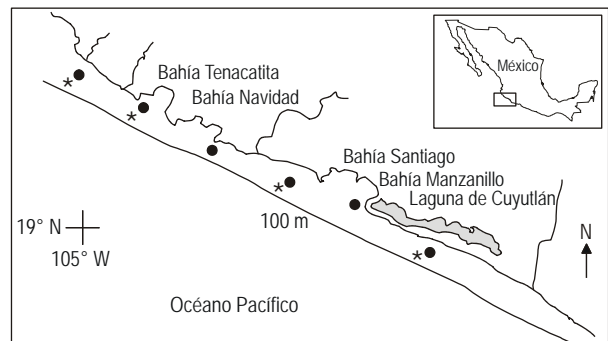


Figura 1. Área de estudio y localización geográfica de las estaciones de muestreo. * Estaciones en que se analizó el zooplancton.

Figure 1. Study area and location of the sampling stations. * Stations where zooplankton was analyzed.

oblicuos que variaron entre 40 y 87 m de profundidad (Smith y Richardson 1979). El material recolectado fue fijado con formalina al 4% neutralizada con una solución saturada de borato de sodio (Griffiths *et al.* 1976). Asimismo en cada estación de muestreo se obtuvieron datos de temperatura y salinidad mediante un CTD-SBE a 10 m de profundidad. Para probar la significancia estadística entre los periodos de muestreo se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis (Zar 1984).

Se separaron un total de 21,485 larvas de *B. bathymaster* de las muestras procedentes de la manga de 505 μm , de las cuales 11,305 correspondieron a invierno, 8,102 a primavera, 1,390 a verano y 688 a otoño. Se tomó aleatoriamente un máximo de 30 larvas con el tracto digestivo en buen estado de cada muestra. Se midió la longitud patrón de cada larva (L_p = longitud de la punta del hocico al extremo posterior del complejo hipural) y la longitud de la mandíbula inferior (LMI = punta de la mandíbula hasta la sínfisis posterior de la abertura bucal); y se disecaron con agujas de punta fina para extraer el contenido estomacal, el cual fue identificado hasta el taxón mínimo posible siguiendo los criterios de Rose (1933), Smith (1977) y Palomares-García *et al.* (1998).

La incidencia alimentaria fue expresada en términos de porcentaje considerando las larvas analizadas que contenían alimento entre el total de larvas disecadas por estado de desarrollo (preflexión, flexión, posflexión y transformación), según los criterios de Kendall *et al.* (1984).

Se obtuvo el ancho de las presas y el tamaño relativo de la boca de las larvas en función de la longitud patrón. El tamaño de la boca se calculó mediante el índice de Shirota (1970). Las gráficas obtenidas en ambos casos fueron ajustadas mediante una regresión lineal.

La composición de la dieta se representó mediante el índice de importancia relativa (IIR) de George y Hadley modificado por Townsend (1983), el cual considera la abundancia y frecuencia de cada tipo de presa consumido.

Para conocer la composición del zooplankton se analizaron alícuotas de cuatro de las seis muestras de la malla de 505 μm para cada época del año (fig. 1). Esta situación fue debida a problemas de disponibilidad de muestras. Los organismos fueron identificados al mínimo nivel taxonómico posible, siguiendo los criterios de Rose (1933), Smith (1977) y Palomares-García *et al.* (1998). Los valores de abundancia se normalizaron a número de organismos por 1000 m^3 .

Para evaluar la variación temporal de la dieta de las larvas y del zooplankton, se realizó una matriz de datos considerando las cuatro épocas de muestreo en cada caso. Estas matrices fueron transformadas a raíz-raíz ($X'_{ij} = X_{ij}^{1/4}$) para homogeneizar las varianzas (Clifford y Stephenson 1975). Posteriormente se aplicó el índice de Morisita (Mathews 1986, Krebs 1989), el cual es recomendado para estudios de análisis trófico por su independencia del tamaño de la muestra (Wolda 1981). Las agrupaciones de estaciones se definieron mediante dendrogramas realizados por el método de unión flexible ($\beta = -0.25$) con apoyo del programa ANACOM (De la Cruz-Agüero 1994).

autumn, the winds come from the south and the region is dominated by the bifurcations of the NC and NCC, which are characterized by warm and oligotrophic waters (Wyrki 1965, Filonov *et al.* 2000).

The zooplankton collections were made on board the research vessel *BIP-V* at six sampling stations located on the 100-m isobath (fig. 1), during February, May, July, and November 1996. The samples were collected at night (19:30 to 08:00) by oblique hauls with bongo nets of 60-cm diameter and 505- μm and 333- μm mesh size at depths between 40 and 87 m (Smith and Richardson 1979). The samples were fixed in 4% formalin buffered with a saturated solution of sodium borate (Griffiths *et al.* 1976). In addition, temperature and salinity data were obtained at each sampling station using a CTD-SBE at 10 m depth. The Kruskal-Wallis test (Zar 1984) was used to assess the statistical significance among the sampling periods (Zar 1984).

A total of 21,485 larvae of *B. bathymaster* were sorted from the samples of the 505- μm -mesh net, of which 11,305 were collected in winter, 8,102 in spring, 1,390 in summer, and 688 in autumn. A maximum of 30 larvae with stomachs in good condition were randomly selected from each sample. The standard length (from the tip of the snout to the tip of the hypural complex) and the length of the lower jaw (from the tip of the lower jaw to angle end) of each larva were measured. Larvae were dissected with fine needles and the stomach extracted. Prey items were identified to the lowest possible taxon according to the criteria of Rose (1933), Smith (1977), and Palomares-García *et al.* (1998).

The feeding incidence was calculated as the percentage of larvae with food in the stomach compared with the total number of larvae examined for each developmental stage (pre-flexion, flexion, postflexion, and transformation) (e.g., Kendall *et al.* 1984).

Prey size and relative mouth size were analyzed in relation to the standard length. The relative mouth size was calculated using Shirota's (1970) index. The graphs obtained in both cases were adjusted using linear regression.

Diet composition was represented by George and Hadley's index of relative importance (IRI) modified by Townsend (1983), which considers the abundance and frequency of each prey item consumed.

Owing to problems associated with the availability of samples, to determine the zooplankton composition we analyzed aliquots of four of the six samplings (505 μm) for each sampling period (fig. 1). The organisms were identified to the lowest possible taxon following the criteria of Rose (1933), Smith (1977), and Palomares-García *et al.* (1998). The abundances were standardized to the number of organisms per 1000 m^3 .

To examine the temporal variations in the larval diet and zooplankton, a data matrix including the four sampling periods was used in each case. These matrices were root-root ($X'_{ij} = X_{ij}^{1/4}$) transformed to homogenize the variances (Clifford and Stephenson 1975). The Morisita index (Mathews 1986, Krebs

Resultados

Los valores de temperatura y salinidad registrados a 10 m de profundidad tienden a mostrar homogeneidad espacial en cada muestreo y cambios significativos entre los meses analizados ($P < 0.001$) (fig. 2). En febrero se observan los menores valores de temperatura (22°C) y los mayores de salinidad (34.6 ppm) del ciclo anual. En mayo se observa un fuerte incremento de la temperatura (24.3°C), conservándose los valores altos de salinidad. En julio y noviembre se registran las mayores temperaturas (28–29°C) y las menores salinidades del ciclo anual (34.3–33.8 ppm).

Se analizó el contenido estomacal de un total de 698 larvas de *B. bathymaster*. La incidencia alimentaria fue <20% en las larvas en estado preflexión y >45% en las larvas en estado de transformación durante las cuatro épocas del año (tabla 1).

El tamaño de la boca de la larva se incrementó de 1.8 mm durante la fase de preflexión a 2.3 mm en transformación y el ancho de la presa de 0.15 mm en larvas en preflexión a 0.45 mm en larvas en transformación (fig. 3).

El análisis del contenido estomacal indicó que la dieta se incrementa de 10 categorías alimentarias en las larvas en

1989) was calculated from each matrix; this is recommended for trophic analyses because of its independence from sample size (Wolda 1981). The groups of sampling station were defined by dendrograms obtained with the method of flexible union ($\beta = -0.25$), using the ANACOM computer program (De la Cruz-Agüero, 1994).

Results

The temperature and salinity values at 10 m depth tended to show spatial homogeneity in each period and significant changes among the months analyzed ($P < 0.001$) (fig. 2). The lowest temperatures (22°C) and highest salinities (34.6 ppm) of the annual cycle occurred in February. A strong increase in temperature (24.3°C) with similar salinity values was observed in May. The highest temperatures (28–29°C) and lowest salinities (34.3–33.8 ppm) were recorded in July and November.

A total of 698 *B. bathymaster* larvae were analyzed. The feeding incidence was <20% in preflexion stage and >45% in transformation stage during the four sampling periods (table 1).

The mouth size of larvae increased from 1.8 mm in preflexion stage to 2.3 mm in transformation stage, and the prey width increased from 0.15 mm in preflexion stage to 0.45 mm in transformation stage (fig. 3).

The analysis of stomach content showed that the dietary breadth increased from 10 prey items in preflexion larvae to 20 in postflexion larvae. According to the IRI, copepod nauplii (42%) and calanoid copepods (20%) were the most important prey in the diet of preflexion larvae; calanoid copepods (36%) and *Oncaea* spp. (31%) in the diet of flexion larvae; calanoid copepods (29%), *Acrocalanus* spp. (16%), and cladocerans (*Penilia avirostris* Dana 1849) (12%) in the diet of postflexion larvae; and *Euterpina* spp. (17%), calanoid copepods (16%),

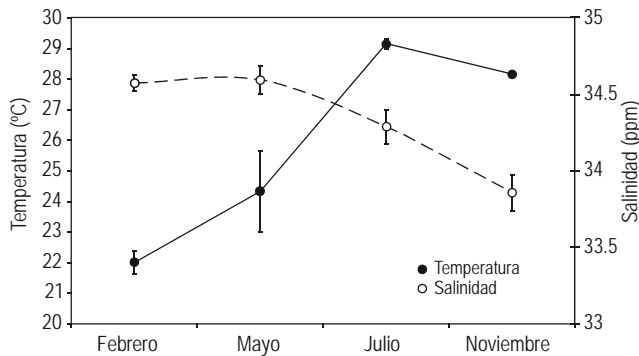


Figura 2. Promedios de temperatura y salinidad registrados a 10 m de profundidad en las costas de Jalisco y Colima en 1996.

Figure 2. Mean temperature and salinity values recorded at 10 m depth off the coasts of Jalisco and Colima in 1996.

Tabla 1. Incidencia alimentaria por etapa de desarrollo de las larvas de *Bregmaceros bathymaster* en las costas de Jalisco y Colima durante un ciclo anual (1996). IT = intervalo de talla, LA = larvas analizadas y IA = incidencia alimentaria.

Table 1. Feeding incidence per stage of development of *Bregmaceros bathymaster* larvae on the coasts of Jalisco and Colima during one annual cycle (1996). IT = size range, LA = larvae analyzed, and IA = feeding incidence.

Etapa de desarrollo	IT (mm)	LA	IA (%)
Preflexión	3.6–4.2	234	12
Flexión	4.3–5.2	133	11
Postflexión	5.3–13.0	302	38
Transformación	>13	29	79

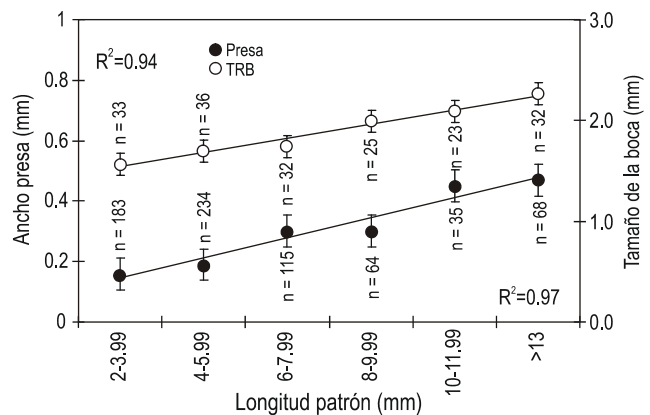


Figura 3. Relación ancho de la presa y tamaño de la boca en función de la longitud patrón (milímetros) de las larvas de *Bregmaceros bathymaster* en las costas de Jalisco y Colima durante un ciclo anual (1996). TRB = tamaño relativo de la boca, PF = preflexión, F = flexión, PT = postflexión y T = transformación.

Figure 3. Prey size and mouth size in relation to the standard length (millimeters) of *Bregmaceros bathymaster* larvae on the coasts of Jalisco and Colima during one annual cycle (1996). TRB = relative mouth size, PF = preflexion, F = flexion, PT = postflexion, and T = transformation.

Tabla 2. Índice de importancia relativa (% IIR) de las categorías alimentarias de las larvas de *Bregmaceros bathymaster* analizadas por etapa de desarrollo en las costas de Jalisco y Colima durante un ciclo anual (1996). PF = preflexión, F = flexión, PT = postflexión y T = transformación.**Table 2.** Index of relative importance (% IIR) of the food categories of *Bregmaceros bathymaster* larvae analyzed per stage of development on the coasts of Jalisco and Colima during one annual cycle (1996). PF = preflexion, F = flexion, PT = postflexion, and T = transformation.

Categoría alimentaria	PF	Categoría alimentaria	F	Categoría alimentaria	PT	Categoría alimentaria	T
Nauplio	42.0	Calanoideos	36.0	Calanoideos	29.0	<i>Euterpina</i> spp.	16.7
Calanoideos	20.0	<i>Oncaea</i> spp.	31.0	<i>Acrocalanus</i> spp.	16.0	Ostrácodos	16.4
<i>Corycaeus</i> spp.	9.0	<i>Corycaeus</i> spp.	11.0	<i>Penilia avirostris</i>	12.0	Calanoideos	16.0
<i>Acrocalanus</i> spp.	5.4	Crustáceos	6.3	<i>Oncaea</i> spp.	7.4	<i>Oncaea</i> spp.	14.0
Crustáceos	5.4	<i>Acrocalanus</i> spp.	4.2	<i>Corycaeus</i> spp.	6.5	<i>Corycaeus</i> spp.	12.0
Huevos crustáceo	5.4	Huevos crustáceo	4.2	<i>Euterpina</i> spp.	6.3	<i>Penilia avirostris</i>	6.5
<i>Oncaea</i> spp.	4.8	<i>Penilia avirostris</i>	3.3	<i>Subeucalanus</i> spp.	5.4	<i>Subeucalanus</i> spp.	4.0
<i>Euterpina</i> spp.	2.7	<i>Euterpina</i> spp.	2.1	Ostrácodos	4.8	Gasterópodos	2.2
<i>Penilia avirostris</i>	2.7	Ostrácodos	2.1	Huevos crustáceo	3.6	Bilvalvos	2.2
Huevos de peces	2.7			Crustáceos	2.2	<i>Coscinodiscus</i> spp.	2.2
				Nauplio	1.5	Huevos crustáceo	1.8
				<i>Eucalanidae</i> spp.	1.0	<i>Acrocalanus</i> spp.	1.5
				<i>Labidocera</i> spp.	1.0	<i>Centropages</i> spp.	1.5
				<i>Temora</i> spp.	0.9	Crustáceos	1.5
				<i>Oithona</i> spp.	0.8	<i>Temora</i> spp.	1.1
				Huevos de peces	0.6	<i>Oithona</i> spp.	0.7
				<i>Pseudocalanus</i> spp.	0.3		
				<i>Euchaeta</i> spp.	0.3		
				<i>Centropages</i> spp.	0.3		
				<i>Coscinodiscus</i> spp.	0.3		

Tabla 3. Promedio de abundancia porcentual (ab) y frecuencia de aparición (fr) de las categorías alimentarias identificadas por medio del análisis de contenido estomacal por grupos de estaciones definidos por el índice de Morisita y método de ligamento flexible.**Table 3.** Percent mean abundance (ab) and frequency of occurrence (fr) of the food categories identified through stomach content analysis per group (winter, spring, summer/autumn) identified by the Morisita index and method of flexible union.

Grupo invierno			Grupo primavera			Grupo verano/otoño		
Categoría	% ab	% fr	Categoría	% ab	% fr	Categoría	% ab	% fr
Calanoideos	59	100	<i>Penilia avirostris</i>	45	100	Calanoideos	29	100
<i>Euterpina</i> spp.	9	80	<i>Oncaea</i> spp.	15	100	<i>Acrocalanus</i> spp.	25	67
<i>Subeucalanus</i> spp.	7	40	<i>Euterpina</i> spp.	9	100	<i>Oncaea</i> spp.	9	83
Nauplio	6	40	Ostrácodos	8	50	<i>Corycaeus</i> spp.	9	83
<i>Oncaea</i> spp.	4	100	Nauplios	6	50	Ostrácodos	8	100
<i>Corycaeus</i> spp.	4	60	Huevos crustáceo	5	100	<i>Euterpina</i> spp.	5	83
Crustáceos	2	40	<i>Corycaeus</i> spp.	4	100	<i>Subeucalanus</i> spp.	5	33
<i>Oithona</i> spp.	1	20	<i>Temora</i> spp.	3	100	<i>Temora</i> spp.	2	33
<i>Eucalinidae</i> spp.	1	20	Calanoideos	3	100	Crustáceos	2	50
<i>Pseudocalanus</i> spp.	1	20	<i>Subeucalanus</i> spp.	1	100	Huevos crustáceo	2	67
Ostrácodos	1	20	<i>Pseudocalanus</i> spp.	1	50	<i>Oithona</i> spp.	1	33
Huevos crustáceo	1	20	Huevos de peces	1	50	Gasterópodos	1	17
<i>Penilia avirostris</i>	1	20				Bilvalvos	1	33
Gasterópodos	1	20						

preflexión a 20 en postflexión (tabla 2). Según el IIR los nauplios de copépodos (42%) y los copépodos calanoideos (20%) fueron las presas más importantes en la dieta de las larvas en preflexión; los copépodos calanoideos (36%) y *Oncaea* spp. (31%) en las larvas en flexión; los copépodos calanoideos

and ostracods (16%) in the diet of transformation larvae (table 2).

The Morisita index defined three groups (winter, spring, and summer/autumn) at the 0.85 level based on prey and the zooplankton collected at the sampling stations (fig. 4).

(29%), *Acrocalanus* spp. (16%) y cladóceros (*Penilia avirostris* Dana, 1849) (12%) en las larvas en postflexión y los copépodos *Euterpina* spp. (17%), calanoideos y ostrácodos (16%, cada uno) en las larvas en transformación.

El índice de Morisita definió tres agrupaciones de estaciones de muestreo a un nivel de corte de 0.85, tanto en el caso de las presas de las larvas como en el del zooplancton. Las agrupaciones fueron denominadas como invierno, primavera y verano/otoño (fig. 4).

En el caso de las presas, la agrupación de invierno se conformó por cuatro estaciones de muestreo de la temporada de invierno y una de otoño, con los copépodos calanoideos (59%), *Euterpina* spp. (9%) y *Subeucalanus* spp. (7%) como las presas más importantes (tabla 3). La agrupación de primavera se formó con dos estaciones de muestreo de primavera, siendo el cladóceros *P. avirostris* (45%), *Oncaea* spp. (15%), *Euterpina* spp. (9%) y ostrácodos (8%) las presas principales. La agrupación de verano/otoño se formó por tres estaciones de la temporada de verano, dos de otoño y una de primavera, y los copépodos calanoideos (29%), *Acrocalanus* spp. (25%), *Oncaea* spp. y *Corycaeus* spp. (9%, cada uno) y ostrácodos (8%) fueron las presas principales.

En cuanto al zooplancton, la agrupación de invierno se formó por las cuatro estaciones de muestreo de invierno, en las cuales los copépodos (64%) y ostrácodos (16%) fueron los grupos más importantes. Dentro del grupo de los copépodos las especies *Pseudocalanus elongatus* Boeck, 1865 (27%), *Centropages furcatus* Dana, 1849 (13%) y *Oithona* spp. (9%) fueron las más abundantes y frecuentes (tabla 4). La agrupación de primavera incluyó las cuatro estaciones de muestreo de primavera, dominando los ostrácodos (55%) y los cladóceros *Penilia avirostris* (36%). La agrupación de verano/otoño se formó de las estaciones de muestreo de verano y otoño, donde dominaron los ostrácodos (52%) y copépodos (19%). Dentro del grupo de los copépodos, *Pseudocalanus elongatus* (31%), *Euchaeta longicornis* Giesbrecht, 1888 (15%) y *Temora discaudata* Giesbrecht, 1892 (13%) fueron los más abundantes y frecuentes.

Discusión

Los resultados de este estudio muestran que las larvas de *B. bathymaster* incrementaron la incidencia y amplitud alimentaria (tipos y tamaños de presa consumida) en función de su nivel de desarrollo. Esta situación coincide con lo descrito para las larvas de otras especies de peces (e.g., Jenkins 1987, Sánchez-Velasco 1998), en donde se menciona que el desarrollo de estructuras anatómicas y sensoriales les permiten tener mayor visión y capacidad de movimiento para acceder a presas de mayor tamaño y a una dieta más diversa (Chao y Musick 1977, Hunter 1981, Sánchez-Velasco et al. 1999).

A pesar de que en este trabajo no se recolectaron muestras de zooplancton durante horas de luz, el hecho de que las larvas de *B. bathymaster* presentaran una alta incidencia alimentaria al anochecer, disminuyendo hacia el amanecer, refleja que las larvas se alimentaron al menos durante el anochecer. Esta

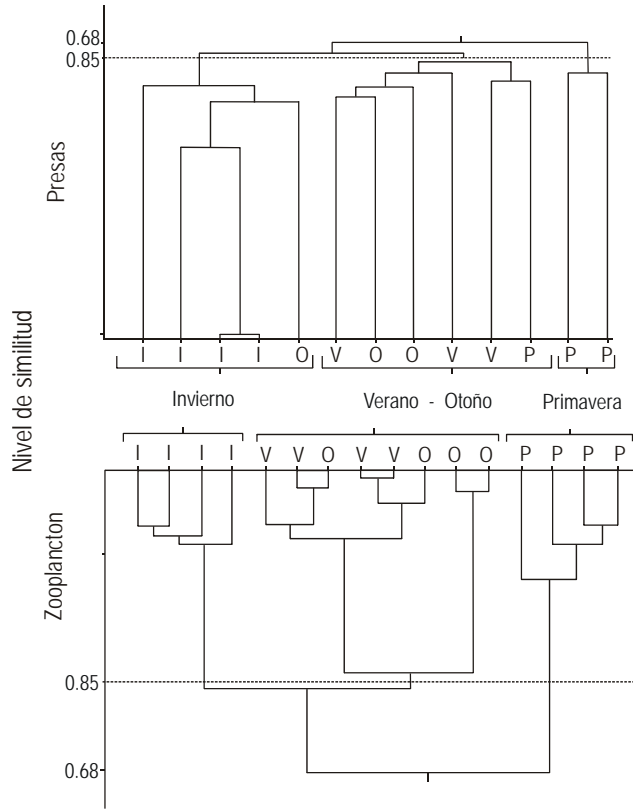


Figura 4. Dendrogramas de los grupos de estaciones a partir de la matriz de datos de las presas y del zooplancton obtenidos mediante el índice de Morisita y el método de ligamento flexible. I = invierno, P = primavera, V = verano y O = otoño.

Figure 4. Dendrogram of the groups defined by the Morisita index and method of flexible union based on a data matrix of the prey and zooplankton collected at the sampling stations. I = winter, P = spring, V = summer, and O = autumn.

For prey, the winter group was formed by four stations sampled in winter and one in autumn, and calanoid copepods (59%), *Euterpina* spp. (9%), and *Subeucalanus* spp. (7%) were the most important prey (table 3). The spring group was formed by two spring sampling stations, with the cladoceran *P. avirostris* (45%), *Oncaea* spp. (15%), *Euterpina* spp. (9%), and ostracods (8%) as the main prey. The summer/autumn group was formed by one spring, three summer, and two autumn stations, with calanoid copepods (29%), *Acrocalanus* spp. (25%), *Oncaea* spp. (9%), *Corycaeus* spp. (9%), and ostracods (8%) as the main prey.

For zooplankton, the winter group was formed by four winter sampling stations, and copepods (64%) and ostracods (16%) were the most important groups. *Pseudocalanus elongatus* Boeck 1856 (27%), *Centropages furcatus* Dana 1849 (13%) and *Oithona* spp. (9%) were the most abundant and frequent copepod species (table 4). The spring group included four spring sampling stations dominated by ostracods (55%) and *Penilia avirostris* (36%). The summer-autumn group was formed by the summer and autumn sampling stations, dominated by ostracods (52%) and copepods (19%). *Pseudocalanus elongatus* (31%), *Euchaeta longicornis* Giesbrecht 1888 (15%)

Tabla 4. Promedio de abundancia porcentual (ab) y frecuencia de aparición (fr) de los taxa de zooplancton por grupos de estaciones definidos por el índice de Morisita y método de ligamentos flexible.

Table 4. Percent mean abundance (ab) and frequency of occurrence (fr) of zooplankton taxa per group (winter, spring, summer/autumn) defined by the Morisita index and method of flexible union.

Grupo invierno			Grupo primavera			Grupo verano/otoño		
Taxa	% ab	% fr	Taxa	% ab	% fr	Taxa	% ab	% fr
Copépodos ^a	63.7	100	Ostrácodos	55.2	100	Ostrácodos	52.3	100
Ostrácodos	16.0	100	Cladóceros	35.6	100	Copépodos ^c	19.3	100
Eufausidos	6.9	100	Copépodos ^b	5.2	100	Poliquetos	4.1	100
Quetognatos	2.4	100	Poliquetos	0.9	100	Sifonóforos	4.0	100
Moluscos	2.0	100	Sifonóforos	0.7	100	Decápodos	2.8	100
Poliquetos	2.0	100	Moluscos	0.6	100	Salpas	2.4	100
Sifonóforos	1.7	100	Decápodos	0.6	100	Moluscos	1.5	100
Cladóceros	1.6	100	Ictioplancton	0.3	100	Quetognatos	1.4	100
Apendicularias	1.3	100	Quetognato	0.3	100	Eufausidos	1.3	100
Salpas	1.1	100	Eufausidos	0.2	100	Medusas	0.9	88
Decápodos	0.8	100	Anfípodos	0.2	100	Anfípodos	0.8	63
Medusas	0.2	100	Medusas	0.1	100	Cladóceros	0.4	50
Ictioplancton	0.1	100	Salpas	0.1	100	Ictioplancton	0.2	88
Anfípodos	0.1	75	Apendicularias	0.01	50	Apendicularias	0.1	75
Isópodos	0.01	25	Estomatópodos	0.01	25	Estomatópodos	0.1	50
Estomatópodos	0.01	25				Misidáceos	0.03	13

^a Most abundant and frequent copepods: *Pseudocalanus elongatus*, *Centropages furcatus*, *Oithona* spp; ^b *P. elongatus*, *C. furcatus*, *Temora discaudata*; ^c *P. elongatus*, *Euchaeta longicornis*, *T. discaudata*, *C. furcatus*.

situación se enmarca en los registros para la mayoría de larvas de peces marinos, en donde se menciona que éstas son depredadoras visuales con uno o dos picos de alimentación, al amanecer y al anochecer (Arntz 1974, Last 1978, Hunter 1981, Young y Davis 1992).

El análisis de la dieta de las larvas de *B. bathymaster* indicó que los copépodos en sus diferentes estados de desarrollo son dominantes ya que conforman más del 80% del total de las presas en las larvas en preflexión y más del 60% en la etapa de transformación. Este resultado correspondió con lo registrado para larvas de *B. atlanticus* Goode y Bean, 1886 en la Corriente de Florida y *B. cantori* Milliken y Houde, 1984 en el sur del Golfo de México, donde las larvas pequeñas ingieren principalmente copépodos en estadio copepodito y al crecer consumen básicamente copépodos adultos (Clancey 1956, Zavala-García y Flores-Coto 1994).

La variación temporal de la dieta de larvas de *B. bathymaster* coincidió de manera general con la variación del zooplancton y con las tres temporadas climáticas identificadas para la región del Pacífico central mexicano (Wyrcki 1965, Pacheco-Sandoval 1991, Filonov *et al.* 2000). En la temporada de invierno, los copépodos calanoideos *Euterpina* spp. y *Subeucalanus* spp. fueron dominantes en el contenido estomacal de las larvas correspondiendo con la dominancia del grupo de copépodos en el zooplancton, aunque a nivel específico las especies abundantes y frecuentes fueron *P. elongatus* y *C. furcatus*. La dominancia de los copépodos se asocia con la influencia de la CC y CGC en el área de estudio, cuando se

and *Temora discaudata* Giesbrecht 1892 (13%) were the most abundant and frequent copepod species.

Discussion

The results showed an increase in feeding incidence, in trophic spectrum, and in prey size consumed by *B. bathymaster* larvae in relation to their level of development. This coincides with that reported in the literature for larvae of diverse fish species (e.g., Jenkins 1987, Sánchez-Velasco 1998). It has been reported that the development of anatomic and sensory structures allows better vision and movement to catch prey of larger size and a more diverse diet (Chao and Musick 1977, Hunter 1981, Sánchez-Velasco *et al.* 1999).

Although in this study zooplankton samples were not collected during light hours, the fact that the *B. bathymaster* larvae had a high feeding incidence at nightfall, decreasing towards sunrise, showed that they at least fed at nightfall. Other studies on marine fish larvae mention that these organisms are visual predators and have one or two feeding peaks, at sunrise and at nightfall (Arntz 1974, Last 1978, Hunter 1981, Young and Davis 1992).

The larval diet of *B. bathymaster* was dominated by copepods of different developmental stages. Copepods comprised more than 80% of the total prey in preflexion larvae and more than 60% of the prey in transformation stage. These results agree with the feeding habits of larvae of *B. atlanticus* Goode and Bean, 1886 in the Florida Current and of *B. cantori*

registraron las menores temperaturas del ciclo anual. En la temporada de primavera, los cladóceros *Penilia avirostris*, y en menor medida los copépodos *Oncaea* spp. y *Euterpina* spp. y los ostrácodos, dominaron la dieta larvaria coincidiendo con la presencia abrumadora de cladóceros y ostrácodos en el zooplancton. La dominancia de estos grupos en el zooplancton se asocia con el debilitamiento de la influencia de las corrientes del norte y el incremento de temperatura en la zona. La proliferación de cladóceros en el área de estudio coincide con los registros de Brinton *et al.* (1986) para el Golfo de California en esta misma época del año. En la temporada verano/otoño, los copépodos calanoideos *Acrocalanus* spp. y ostrácodos, entre otros, dominaron la dieta y los ostrácodos y copépodos *Pseudocalanus elongatus* y *E. longicornis* el zooplancton. Esta temporada está bajo la influencia de la CN y CCN, en la que se registraron las mayores temperaturas del año. Lo anterior permite señalar que la dieta de *B. bathymaster* varía en función de los cambios en la dominancia del zooplancton y la temperatura, siendo su capacidad para alimentarse de distintos tipos de presa un factor que favorece su gran abundancia a lo largo del ciclo anual, como ha sido reportado por Franco-Gordo *et al.* (1999).

El hecho de que las especies de copépodos *P. elongatus* y *C. furcatus* fueron las más abundantes en el medio durante el año y no se encontraron en la dieta de las larvas de *B. bathymaster*, puede ser debido a la gran ornamentación del cefalotórax característico de estos géneros (Palomares-García *et al.* 1998), lo cual los hace menos atractivos para el depredador. Por el contrario, el consumo de presas como *Euterpina* spp. y *Subeucalanus* spp. en invierno, *Oncaea* spp. en primavera y *Acrocalanus* spp. en verano y otoño, los cuales son copépodos de tamaño pequeño, cuerpo delgado y/o poco ornamentado (Palomares-García *et al.* 1998), muestra una evidente preferencia hacia este tipo de presas.

Los resultados de este trabajo muestran que los cambios temporales en la dieta de larvas de *B. bathymaster* están fuertemente asociados a cambios en el ambiente, tales como la variación en la composición del zooplancton y la interacción de las corrientes en la región del Pacífico central mexicano.

Agradecimientos

Los autores agradecen al personal de la Estación de Ecología en Melaque de la Universidad de Guadalajara, Jalisco, y especialmente Bernabé Palomino el suministro de las muestras de zooplancton. MPSC agradece al proyecto CONACYT 26420-T y LSV y MSR agradecen al SNI-CONACYT y al IPN (COFAA y EDI) los estímulos otorgados durante la realización de este trabajo.

Referencias

Ahlstrom EH. 1971. Kinds and abundance of fish larvae in the eastern tropical Pacific, based on collections made on EASTROPAC I. Fish. Bull. 69: 3–77.

Milliken and Houde, 1984 in the southern Gulf of Mexico, where small larvae consume mainly copepodites and larger larvae eat copepod adults (Clancey 1956, Zavala-García and Flores-Coto 1994).

In general, temporal variations of the larval diet of *B. bathymaster* showed correspondence with zooplankton variations and the three annual climate periods identified for the Mexican Central Pacific (Wyrski 1965, Pacheco-Sandoval 1991, Filonov *et al.* 2000). In winter, calanoid copepods, *Euterpina* spp., and *Subeucalanus* spp. were dominant in larval stomachs, concurring with the dominance of the copepod group in zooplankton. At species level, *P. elongatus* and *C. furcatus* were the most frequent and abundant copepod species in the environment. The copepod dominance is associated with the influence of the CC and CGC in the study area, causing the lowest temperatures of the annual cycle. In spring, the cladoceran *Penilia avirostris*, and to a lesser extent the copepods *Oncaea* spp. and *Euterpina* spp. and ostracods dominated the larval diet, coinciding with the overwhelming presence of cladocerans and ostracods in the zooplankton. The dominance of these groups is associated with the attenuation of the influence of the northern currents and an increase in temperature in the region, coinciding with a cladoceran bloom in the study area and with the records of Brinton *et al.* (1986) for the Gulf of California in the same period. In summer/autumn, the calanoid copepods, *Acrocalanus* spp., and ostracods dominated the diet, and the ostracods and copepods *Pseudocalanus elongatus* and *E. longicornis* dominated the zooplankton. This period is under the influence of the CN and CCN and has the highest temperatures of the annual cycle. The larval diet of *B. bathymaster* varied in relation to the changes in the dominance of the zooplankton and changes in temperature. Larvae have the ability to feed on different prey items, a factor that favours larval abundance during the year, as recorded by Franco-Gordo *et al.* (1999).

The fact that the the copepod species *P. elongatus* and *C. furcatus* were the most abundant in the environment throughout the year but were not found in the diet may be related to the highly ornamented cephalothorax characteristic of these genera (Palomares-García *et al.* 1998), causing them to be less attractive to the predator. The consumption of prey such as *Euterpina* spp. and *Subeucalanus* spp. in winter, *Oncaea* spp. in spring, and *Acrocalanus* spp. in summer/autumn, all of which are small and thin copepods with little ornamentation (Palomares-García *et al.*, 1998), indicated an evident preference for these prey.

The results of this study reflect that the temporal changes in the diet of *B. bathymaster* larvae are strongly associated with environmental changes, such as the variation in zooplankton and the interaction of currents in the Mexican Central Pacific region.

Acknowledgements

The authors thank the staff at the Melaque Station of Ecology of the University of Guadalajara, Jalisco, especially

- Ahlstrom EH. 1972. Kinds and abundance of fish larvae in the eastern tropical Pacific on the second multivessel EASTROPAC II survey and observations on the annual cycle of larval abundance. *Fish. Bull.* 70: 1153–1292.
- Arntz WE. 1974. Die Nahrung juveniler Dorsche in der Kieler Bucht. *Ver. Dt. Wiss. Kommn Meeres-forsch.* 23: 97–120.
- Arthur DK. 1976. Food and feeding of larvae of three fishes in the California Current: *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax* and *Trachurus symmetricus*. *Fish. Bull.* 74: 517–530.
- Brinton E, Fleminger A, Causey DS. 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *CalCOFI Rep.* 27: 228–266.
- Chao L, Musick J. 1977. Life history, feeding habits, and functional morphology of juvenile sciaenid fishes in the York River Estuary, Virginia. *Fish. Bull.* 75: 657–702.
- Clancey JF. 1956. Contribution to the life history of the fish, *Bregmaceros atlanticus* Goode and Bean, from the Florida Current. *Bull. Mar. Sci.* 6: 233–260.
- Clifford HT, Stephenson W. 1975. An Introduction to Numerical Classification. Academic Press, London, 229 pp.
- De la Cruz-Agüero G. 1994. ANACOM: Un sistema para el análisis de comunidades en computadoras personales. Ver. 3.0. Manual del usuario. ISBN, México, xi + 99 pp.
- Filonov AE, Tereshchenko E, Monzón CO, González-Ruelas ME, Godínez-Domínguez E. 2000. Variabilidad estacional de los campos de temperatura y salinidad en la zona costera de los estados de Jalisco y Colima. *Cienc. Mar.* 25: 303–321.
- Franco-Gordo C. 2001. Asociaciones de larvas de peces en aguas costeras el Pacífico central mexicano. Tesis de doctorado, Universidad de Colima, México, 175 pp.
- Franco-Gordo C, Flores-Vargas R, Navarro-Rodríguez C, Funes-Rodríguez R, Saldierna-Martínez R. 1999. Ictioplancton de las costas de Jalisco y Colima, México. (Diciembre de 1995 a Diciembre de 1996). *Cienc. Mar.* 25: 107–118.
- Govoni JJ, Hoss DE, Chester J. 1983. Comparative feeding of three species of larval fishes in the northern Gulf of México: *Brevoortia patronus*, *Leiostomus xanthurus* and *Micropogonias undulatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51: 19–33.
- Griffiths FB, Fleminger BK, Vannucci M. 1976. Shipboard and curating techniques. In: Steadman HF (ed.), *Zooplankton Fixation and Preservation*. UNESCO, pp. 17–31.
- Horn HM. 1980. Diversity and ecological roles of non-commercial fishes in California marine habitats. *CalCOFI Rep.* 21: 37–47.
- Hunter JR. 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker R. (ed.), *Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology and Relation to Fisheries*. Sea Grant Program, Seattle, pp. 34–77.
- Jenkins GP. 1987. Comparative diets, prey selection, and predatory impact of co-occurring larvae of two flounder species. *J. Exp. Mar. Biol.* 110: 147–170.
- Kendall AW Jr., Ahlstrom EH, Moser HG. 1984. Early life history of fishes and their characters. In: Moser HG, Richards WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall AW, Richardson SL (eds.), *Ontogeny and Systematics of Fishes*. Am. Assoc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. No. 1, pp. 11–22.
- Krebs CJ. 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row, New York, 550 pp.
- Last JM. 1978. The food of four species of pleuronectiform larvae in the Eastern English Channel and Southern North Sea. *Mar. Biol.* 45: 359–368.
- Mathews WS. 1986. Fish fauna structure in an Ozark stream: Stability persistence and a catastrophic flood. *Copeia*: 388–397.
- Moser HG. 1996. The early stages of fishes in the California Current Region. *CalCOFI Atlas No. 33*. Allen Press, Lawrence, Kansas, 1505 pp.
- Bernabé Palomino, for supplying the zooplankton samples. PSC acknowledges CONACYT project 26420-T, and LSV and MSR thank SNI-CONACYT and IPN (COFAA and EDI) for their support. Thanks to Ellis Glazier for editing the English-language text.
-
- Pacheco-Sandoval P. 1991. Pacífico Tropical Mexicano. Cabo Corrientes a la frontera con Guatemala. Corrientes y circulación En: De la Lanza-Espino G. (comp.), *Oceanografía de los Mares Mexicanos*. AGT Editor, México, pp. 162–168.
- Palomares-García R, Suárez-Morales E, Hernández-Trujillo S. 1998. Catálogo de los Copépodos (Crustacea) Pelágicos del Pacífico Mexicano. Litografía Regina de los Ángeles, México, DF, 352 pp.
- Rose M. 1933. Copépodes Pelagiques. *Faune de France* 26, Paris, 372 pp.
- Sánchez-Velasco L. 1998. Diet composition and feeding habits of fish larvae of two co-occurring species (Pisces: Callionymidae and Bothidae) in the northwestern Mediterranean. *ICES J. Mar. Sci.* 55: 299–308.
- Sánchez-Velasco L, Norbis W. 1997. Comparative diets and feeding habits of *Boops boops* and *Diplodus sargus* larvae, two sparid fishes co-occurring in the northwestern Mediterranean (May 1992). *Bull. Mar. Sci.* 61: 821–835.
- Sánchez-Velasco L, Contreras-Arredondo I, Esqueda-Escárcega, G. 1999. Diet composition of *Euthynnus lineatus* and *Auxis* sp. larvae (Pisces: Scombridae) in the Gulf of California. *Bull. Mar. Sci.* 65: 687–698.
- Sánchez-Velasco L, Shirasago B, Cisneros-Mata M, Ávalos-García C. (2000). Spatial distribution of small pelagic fish larvae in the Gulf of California and its relation to the Niño 1997–1998. *J. Plankton Res.* 22: 1611–1618.
- Sánchez-Velasco L, Green-Ruiz Y, Juárez-Olvera C, Jacob-Cervantes M. 2003. Estado del conocimiento del ictioplancton en la región del Pacífico noroccidental mexicano. En: Barreiro-Güemes MT, Meave del Castillo ME, Signoret-Poillon M, Figueroa-Torres MG (eds.), *Planctología Mexicana*. Sociedad Mexicana de Plantología, pp. 239–251.
- Shirota A. 1970. Studies on the mouth size of fish larvae. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 36: 353–368.
- Smith DL. 1977. *A Guide to Marine Coastal Plankton and Marine Invertebrate Larvae*. Kendall/Hunt Publ. Co., Iowa, 161 pp.
- Smith PE, Richardson SL. 1979. Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos. *FAO Fish Tech. Paper No.* 175, 100 pp.
- Townsend DW. 1983. The relations between larval fishes and zooplankton in two inshore areas of the Gulf of Maine. *J. Plankton Res.* 5: 145–169 p.
- Wolda H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia* 50: 296–306.
- Wyrski K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* IX: 271–304.
- Young JW, Davis TL. 1992. Feeding ecology and interannual variations in diet of larval jack mackerel, *Trachurus declivis* (Pisces: Carangidae), from coastal waters of eastern Tasmania. *Mar. Biol.* 113: 11–20.
- Zar JH. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2nd ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.
- Zavala-García F, Flores-Coto C. 1994. Abundancia y distribución de larvas de Bregmacerotidae (Pisces) en la Bahía de Campeche, México. *Cienc. Mar.* 20: 219–241.

Recibido en septiembre de 2003;
 recibido en su forma actual en enero de 2004;
 aceptado en julio de 2005