

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN  
SUPERIOR DE ENSENADA



DIVISIÓN DE OCEANOLOGÍA  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

INFLUENCIA DE LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL Y LA FLUCTUACIÓN  
CLIMÁTICA EN LA COMUNIDAD DE PECES DEL SISTEMA LAGUNAR RÍO  
HUACH, SUR DE QUINTANA ROO, MÉXICO

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de

MAESTRÍA EN CIENCIAS

Presenta:

SILVIA AVILÉS TORRES

Ensenada, Baja California, México. Abril de 2002.

## **RECONOCIMIENTO**

Este trabajo fue posible gracias al apoyo de proyecto: “Distribución y Abundancia de la Ictiofauna Arrecifal en la Costa Sur de Quintana Roo”, con financiamiento del CONACYT (Clave: 41198T-9405), otorgado al Dr. Juan Jacobo Schmitter-Soto del ECOSUR-Chetumal.

## ***DEDICATORIA***

*A mi familia, por ser lo mejor que tengo*

*A la memoria de Lety*

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca-crédito otorgada.

Al Centro de Investigación Científica y Superior de Ensenada (CICESE).

A El Colegio de la Frontera Sur-Unidad Chetumal (ECOSUR), por el apoyo logístico proporcionado para el desarrollo de este trabajo.

A Juan Jacobo Schmitter-Soto, quién estimuló mi interés por la ictiofauna, él ha sido fuente de aprendizaje.

A Roberto C. Barrientos-Medina, por compartir generosamente sus amplios conocimientos y ofrecerme constantemente muestras de amistad y aprecio. A él dedico, agradecida este trabajo.

A Jorge Rosales, Eric Mellink Víctor Wong, por el interés que mostraron en el tema y sus atinadas observaciones.

A Roberto Herrera por su colaboración durante las campañas de muestreo, su apoyo y confianza fueron parte importante en la realización de este trabajo.

A Eduardo Suárez, Luis F. Carrera, Jennifer Ruíz, José Juan Oliva, Norma Emilia González, Erica Pimentel, Scott Monks, Griselda Pulido, Noemí Salas, Socorro García, Lourdes Vásquez, Mary Díaz, Julio Espinoza, Odilón Sánchez, Concepción Campos y Lizeth Quan por su invaluable ayuda en la identificación de material biológico; Humberto Bahena por el procesamiento del material fotográfico, Janneth Padilla por la elaboración del mapa y José Santos Gómez por su excelente servicio bibliotecario.

A mis queridísimas amigas por contar siempre y en todo momento con ellas: Alma Pelayo, Sandra Morales, Adriana Orozco, Blanca Ruíz, Mary Días, Ninel Téllez, Erica Pimentel, Marisol Martín y Adriana Zavala.

A la familia Martín Pelayo por brindarme su calor de hogar durante mi estancia en Chetumal, les estoy profundamente agradecida.

A mis compañeros de generación del CICESE.

A todos gracias.

**RESUMEN de la tesis de SILVIA AVILÉS TORRES, presentada como requisito parcial, para la obtención del grado de MAESTRÍA EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California, México. Abril de 2002.**

**INFLUENCIA DE LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL Y LA FLUCTUACIÓN CLIMÁTICA EN LA COMUNIDAD DE PECES DEL SISTEMA LAGUNAR RÍO HUACH, SUR DE QUINTANA ROO, MÉXICO**

**Aprobado por:**

---

**Dr. Jorge Adrián Rosales Casián**  
**Director de Tesis**

Las variaciones que se presentan en el ambiente, a diferentes escalas espaciales y temporales, influyen de manera notable en los organismos acuáticos. En el presente estudio se planteó evaluar la influencia de la heterogeneidad espacial y la fluctuación climática en la comunidad de peces que habita en un sistema lagunar de la costa sur de Quintana Roo. En cinco puntos de muestreo, ubicados a lo largo del sistema, se registraron diversas variables hidrológicas (salinidad, oxígeno disuelto, temperatura y profundidad), los tipos de sustrato y vegetación (circundante y sumergida), y se recolectaron los peces utilizando diversos artes de pesca (chinchorro playero, atarraya, red agallera y censos visuales). Las variables ambientales se utilizaron para caracterizar espacialmente el sistema y se consideraron como parámetros comunitarios la composición, diversidad y categorías ecofisiológicas (con base en la tolerancia a la salinidad) de las especies presentes. La ictiofauna del sistema lagunar está compuesta por 65 especies, de las cuales ocho constituyen nuevos registros para las aguas continentales del país; el sistema puede dividirse en tres zonas hidrológicas, en las cuales se encuentran cinco hábitats bien definidos, principalmente por el sustrato y la vegetación. El patrón espacial observado influye de manera significativa en la comunidad, en mayor medida que las fluctuaciones climáticas. *Atherinomorus stipes* y *Eucinostomus jonesi* fueron las especies dominantes, debido a su amplia distribución y permanencia en el sistema lagunar. De acuerdo con el análisis trófico (comparación de la dieta), basado en el estudio de los contenidos estomacales, estas especies y *Sphyraena barracuda* (uno de los depredadores tope) juegan un papel importante en la transferencia de energía del ecosistema. Como resultados anexos del mismo análisis, se destacan los nuevos registros de copépodos y parásitos; incluso, se espera en breve la descripción de una nueva especie de harpacticoideo. El presente trabajo constituye la primera referencia en la cual se evalúa, durante un ciclo climático, la dinámica espacial y temporal de la ictiofauna de las lagunas costeras de Quintana Roo.

Palabras clave: Zonificación espacial, variación temporal, composición, diversidad, categorías ecofisiológicas, análisis de la dieta, lagunas costeras, Quintana Roo.

ABSTRACT of the Thesis of SILVIA AVILÉS TORRES, present the partial requirement to obtain the MASTER IN SCIENCIAS degree in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, México. April 2002.

**INFLUENCE OF SPATIAL HETEROGENEITY AND CLIMATIC FLUCTUATION  
ON THE FISH COMMUNITY OF RIO HUACH LAGOON SYSTEM, SOUTH OF  
QUINTANA ROO, MÉXICO**

Environmental variations influence notably on aquatic organism at several scales, both spatial and temporal. The aim of this study was evaluate the influence of spatial heterogeneity and climatic fluctuation on the fish community which inhabit a coastal lagoon system, located in the southern region of Quintana Roo. In five sampling points through the system, hydrological variables (salinity, dissolved oxygen, temperature and depth), kinds of substrate and vegetation (both surrounding and submerged) were recorded and fishes were collected using several gear techniques (beach seine, throw net and visual census). Hydrological variables were used to characterize the system spatially and composition, diversity and ecophysiological types of the species were considered as community parameters. 65 species were recorded, eight of them are new records for Mexico's continental waters; the system was divided in three hydrological zones, which contain five well-defined habitats, mainly by substrate and vegetation types. This spatial pattern influence fish community in a high degree than climatic variations. *Atherinomorus stipes* and *Eucinostomus jonesi* were the dominant species of the system, due their wide distribution and permanence in the system. Trophic analysis (diet comparison), based on the examination of stomach contents, show that these species and *Sphyraena barracuda* (one of top predators) plays and important role in energy transfer through the system. As adjacent results, new records of copepods and parasites are highlighted; moreover, formal description of a new harpacticoid is await. Present work is the first study that deals with spatial and temporal dynamics of fish communities in coastal lagoons of Quintana Roo.

Key words: Spatial zonation, temporal variability, composition, diversity, ecophysiological categories, diet analysis, coastal lagoons, Quintana Roo.

## CONTENIDO

	Página
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	1
<b>II. OBJETIVOS</b>	4
II.1. Objetivo general	4
II.2. Objetivos específicos	4
<b>III. MARCO TEÓRICO</b>	5
III.1. Heterogeneidad ambiental	5
III.2. Influencia de la heterogeneidad espacial y temporal en las comunidades de peces	7
III.3. Enfoques de estudio de las comunidades de peces: sus alcances y limitaciones	8
<b>IV. MATERIAL Y MÉTODOS</b>	12
IV.1. Área de estudio	12
IV.2. Actividades de campo	15
IV.3. Actividades de laboratorio	16
IV.4. Análisis de datos	18
<b>V. RESULTADOS</b>	24
V.1. Heterogeneidad ambiental	24
V.2. Variables hidrológicas	25
V.3. La comunidad de peces: inventario íctico	27
V.4. Análisis de la comunidad de peces	30
V.5. Análisis trófico	32
<b>VI. DISCUSIÓN</b>	41
VI.1. Lagunas costeras	41
VI.2. Heterogeneidad espacial y fluctuaciones temporales	44
VI.3. Inventario íctico: nivel de precisión y nuevos registros	45
VI.4. Análisis de la comunidad de peces	51
VI.5. Análisis trófico	54
VI.6. Río Huach: entre el desarrollo y la conservación	63

<b>VII. CONCLUSIONES</b>	66
<b>RECOMENDACIONES</b>	68
<b>LITERATURA CITADA</b>	69
<b>ANEXO I</b>	93
<b>ANEXO II</b>	94
<b>ANEXO III</b>	97



## LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>	<u>Página</u>
1. Ubicación geográfica del sistema lagunar Río Huach, se incluyen los puntos de muestreo y las artes de pesca utilizadas.	23
2. Similitud entre las estaciones de muestreo, de acuerdo al análisis de conglomerados sobre las variables ambientales. Se señalan las tres zonas hidrológicas determinadas.	26
3. Efecto de la interacción época-hábitat en los valores promedio de la salinidad (A), oxígeno disuelto (B) y profundidad (C).	28
4. Curva de acumulación de especies registradas en el sistema lagunar Río Huach.	29
5. Grupos de especies de acuerdo con su distribución o permanencia en el sistema lagunar Río Huach. Se incluye la escala de similitud (S). I: especies de amplia distribución y permanencia, II: visitantes ocasionales, III: invasores arrecifales y IV: especies características de la zona de bajos.	35
6. Dominancia en nortes (A), secas (B) y lluvias (C), de acuerdo con el diagrama de Olmsted y Tukey. Los números corresponden a la secuencia en la que se enlistan las especies en el Anexo II.	36
7. Principales componentes de la dieta de <i>A. stipes</i> (A) y <i>E. jonesi</i> (B), de acuerdo con su frecuencia, número y área ocupada, todos en porcentaje.	37

## LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
I	Diferencias significativas de las variables hidrológicas consideradas, en términos de la interacción de los efectos de la época y los hábitats. Se incluye el cuadrado medio de los tratamientos ( $CM_t$ ), el cuadrado medio del error ( $CM_e$ ), sus respectivos grados de libertad (g.l), el valor del estadístico de prueba (F) y el nivel de significancia (P).	26
II	Familias más diversas, de acuerdo con su número de géneros y especies, del sistema lagunar Río Huach.	29
III	Matrices de similitud entre hábitats durante nortes (A), secas (B) y lluvias (C), en términos de la composición ictiofaunística.	34
IV	Diferencias significativas entre hábitats en la temporada de nortes (A), secas (B) y lluvias (C) en términos de la diversidad (índice de Shannon-Wiener). Las cifras corresponden al valor estadístico t de Hutcheson y $y^* = P < 0.001$ .	34
V	Número de especies por categoría ecofisiológica en cada hábitat en la temporada de nortes (A), secas (B) y lluvias (C). Las especies estenohalinas y eurihalinas corresponden al comportamiento marino.	35
VI	Número de componentes alimenticios por grupo taxonómico explotado por <i>A. stipes</i> y <i>E. jonesi</i> , respectivamente. Los componentes no necesariamente corresponden a géneros o especies de presas.	38
VII	Componentes de la dieta de <i>F. polyommus</i> ; se incluyen los porcentajes de frecuencia (F), abundancia (N) y área (A).	39
VIII	Componente de la dieta de <i>S. barracuda</i> ; se incluyen los porcentajes de frecuencia (F), abundancia (N) y área (A).	40

# INFLUENCIA DE LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL Y LA FLUCTUACIÓN CLIMÁTICA EN LA COMUNIDAD DE PECES DEL SISTEMA LAGUNAR RÍO HUACH, SUR DE QUINTANA ROO, MÉXICO

## I. INTRODUCCIÓN

Las lagunas costeras, por su comunicación permanente o efímera con el mar, poseen una serie de características particulares que las convierten en ecosistemas con alto potencial biótico (Contreras, 2000). Han sido reconocidas como biotopos complejos y variables con ciclos bioquímicos y cadenas tróficas complejas (Toledo, 1991; Benedetti-Cecchi *et al.*, 2001), donde la heterogeneidad espacial y la fluctuación temporal, al igual que en otros ambientes costeros, influyen de manera notable en la ecología de diversos grupos animales (Heydemann, 1979; Boero, 1994).

Las comunidades de peces son parte importante de estos ambientes, debido a su participación en el flujo y transformación de la energía, no sólo a través del estuario sino también con ecosistemas vecinos (Yáñez-Arancibia y Nugent, 1977; Amezcua-Linares y Yáñez-Arancibia, 1980). De lo anterior se desprende la necesidad de estudiar diversos aspectos relacionados con las mismas, tales como la distribución, diversidad y abundancia relativa de las especies, conocimientos indispensables para su manejo racional y óptimo (Yáñez-Arancibia, 1975).

A lo largo de la costa de Quintana Roo se localiza una barrera arrecifal coralina, la cual constituye el elemento más importante que caracteriza geomorfológica y ecológicamente esta área (Lara-Domínguez *et al.*, 1993). Esto ha despertado el interés de estudiar la ecología de los peces que habitan en este tipo de sistemas, trabajos que constituyen el grueso de los realizados en el área (Álvarez-Guillén *et al.*, 1986; Garduño-

Andrade 1988; Díaz-Ruiz y Aguirre-León, 1991 y 1993; Fenner, 1991; Díaz Ruiz *et al.*, 1998).

Otras investigaciones con fuerte presencia en las costas de Quintana Roo son las relacionadas con el ictioplancton; éstas se han llevado a cabo particularmente en la zona costera del Caribe mexicano correspondiente a la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, en particular las bahías de la Ascensión y del Espíritu Santo las cuales ofrecen extensos hábitats potenciales para el desove de adultos y la crianza de juveniles de importancia económica y ecológica. Otros estudios ictioplanctonicos se han realizado en la zona arrecifal de Puerto Morelos y Banco Chinchorro (Vásquez-Yeomans, 1990, 2000; González-Malpica, 1991; Álvarez-Cadena y Ordóñez-López, 1992; Vásquez-Yeomans *et al.*, 1992; Gasca *et al.*, 1994; Vásquez-Yeomans y Richards, 1999; Ordóñez-López *et al.*, 2000; Ramírez-Ávila y Ordóñez-López, 2000).

En el caso particular de la parte sur de Quintana Roo, las investigaciones han estado enfocadas, de manera principal, al estudio de las comunidades de peces en ambientes arrecifales (Carranza-Sánchez *et al.*, 1996; Caballero-Vázquez, 1998; Castro-Pérez, 1998; Núñez-Lara y Arias-González, 1998; Schmitter-Soto *et al.*, 1998). También se han realizado estudios de cobertura general, en los cuales se consideran otros ambientes influenciados por las condiciones marinas (Schmitter-Soto *et al.*, 2000). Finalmente, existen estudios intensivos, en los cuales se ha buscado destacar la fauna de peces que habita en lugares característicos de la zona y que se consideran como áreas naturales protegidas, como es el caso de la Bahía de Chetumal (Pimentel-Cadena, 2001; Schmitter-Soto *et al.*, 2001).

Son escasos los estudios ictiológicos que se han realizado en las lagunas costeras, y el esfuerzo se ha concentrado en el litoral norte de Quintana Roo (Reséndez-Medina, 1975,

1979; Jordán *et al.*, 1978). Schmitter-Soto y Gamboa-Pérez (1996) fueron los primeros que incluyeron los peces de las lagunas de la costa sur de Quintana Roo en un estudio sobre la composición y distribución de las especies. El único antecedente directo del presente estudio es el trabajo realizado por Avilés-Torres *et al.* (2001), quienes efectuaron un análisis de los patrones espaciales de la riqueza íctica de ocho lagunas costeras del sur de Quintana Roo, entre las que se encuentra el sistema lagunar Río Huach.

Al ser el litoral sur de Quintana Roo, también conocido como “Costa Maya”, una región donde predominan ecosistemas de gran importancia, como los humedales, resulta importante estudiar la dinámica de las comunidades de peces que habitan allí. Estos estudios son particularmente necesarios, sobre todo porque ha comenzado a implementarse el llamado turismo de “bajo impacto”, el cual al demandar infraestructura y servicios diversos, puede ocasionar una fuerte presión sobre los ecosistemas y la biota que albergan.

Por ejemplo, recientemente el Instituto Nacional de Ecología autorizó la construcción de un complejo turístico, con lo cual se está modificando la franja costera en perjuicio de los humedales que se encuentran detrás de la duna costera (Herrera-Pavón, *com. pers*). Esto es relevante, ya que la falta de conocimiento sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas costeros, aunado a la nula o deficiente aplicación de estrategias de planeación y manejo, puede tener repercusiones trascendentales en el estado ecológico de la zona costera (Yáñez-Arancibia, 1986).

Por lo arriba expuesto, el presente trabajo aborda de manera detallada la dinámica espacial y temporal de las comunidades de peces que habitan en las lagunas costeras de Quintana Roo.

## **II. OBJETIVOS**

### **II.1 Objetivo general**

Estudiar la dinámica espacial y temporal de la comunidad de peces que habita en el sistema lagunar Río Huach, considerando diversos atributos (composición, distribución, diversidad y categorías ecológicas, establecidas con base en la tolerancia a la salinidad), resaltando la influencia de la heterogeneidad espacial y la fluctuación climática en dichos atributos.

### **II.2 Objetivos específicos**

- Elaborar el inventario ictiofaunístico del sistema y determinar la riqueza y composición de especies.
- Identificar la heterogeneidad espacial del sistema, con base en características hidrológicas, de sustrato y de vegetación.
- Evaluar la influencia de esta heterogeneidad ambiental y de la fluctuación climática (establecida con base en el análisis del comportamiento de la precipitación y la temperatura) en los atributos comunitarios considerados.
- Analizar y comparar la dieta de las especies más representativas, para obtener la estructura trófica general de la comunidad.

### **III. MARCO TEÓRICO**

#### **III.1 Heterogeneidad ambiental**

No existe una única escala natural a la cual los fenómenos ecológicos puedan ser estudiados. Los sistemas generalmente muestran una variabilidad característica en una amplitud de escalas espaciales, temporales y de organización. Por lo tanto, el observador impone un sesgo de percepción, un filtro a través del cual enfoca el estudio del sistema. De esta manera, abordar el problema de la escala es de fundamental importancia, pues cuando observamos el ambiente, necesariamente lo hacemos dentro de un límite de percepción. Al cambiar la escala, se puede pasar de casos impredecibles e irrepetibles a grupos de casos cuyo patrón se vuelve más regular y por lo tanto, nos permite hacer generalizaciones sobre el mismo (Levin, 1992).

La heterogeneidad que se presenta en ambas escalas afecta la distribución y las actividades de los organismos, generando respuestas diferentes para enfrentar la variación ambiental (Heydemann, 1979). Por ejemplo, si bien es cierto que en las regiones tropicales se mantienen casi constantes la temperatura y la radiación solar, las precipitaciones son temporales; la alternancia de épocas húmedas y secas ocasiona diferentes condiciones de turbidez y entrada de nutrimentos en las aguas costeras. Dichas fluctuaciones son suficientemente fuertes como para provocar un cambio en las condiciones físicas y químicas, afectando las características biológicas de los ambientes costeros (Boero, 1994).

La teoría ecológica clásica asume una homogeneidad espacial para facilitar la simplicidad analítica; sin embargo, el descubrimiento reciente de la importancia de la variación espacial en los procesos ecológicos ha forzado una inspección de este supuesto que forma la base teórica y conceptual de buena parte de la ecología (Buskirk y Ostfeld,

1998). El espacio, por lo tanto, debe ser considerado como una variable independiente, ya que diversos fenómenos y procesos ecológicos pueden ser modificados o influidos por hábitats espacialmente estructurados (Dens y Van-Impe, 2001). Por supuesto, el patrón espacial de interés y la escala a la cual se manifiesta, son aspectos que se deben tener presentes, porque la información contenida a un nivel de resolución puede aparecer como un ruido a otro nivel (Dutilleul, 1993).

Con base a lo anterior, podemos decir que la heterogeneidad espacial puede afectar casi cualquier aspecto ecológico, desde los organismos hasta la ecología del paisaje, pasando por la dinámica poblacional, las interacciones bióticas y la estructura comunitaria; sin embargo algunos aspectos han recibido más atención que otros (Codeco y Gruver, 2001).

Entre los aspectos más estudiados o sobre los cuales se ha llamado más la atención, en relación con la influencia que pudiera ejercer la heterogeneidad espacial, se encuentran la distribución de los organismos (Shiyomi y Yoshimura, 2000), la coexistencia de las especies y los procesos de especiación (Kareiva, 1994; Svenning, 2001), la colonización, extinción y competencia (Molles, 1978), la herbivoría y la depredación (Andrew, 1993), la dinámica metapoblacional (Petrovskii y Li, 2001), las asociaciones de especies, los gradientes de riqueza específica y diversidad (Roth, 1976; Menge *et al.*, 1985; Escofet *et al.*, 1990; McGuinness, 2000), los procesos de sucesión (Ekschmitt y Brecklin, 1994) y la función de los ecosistemas (Legendre, 1993).



### **III.2. Influencia de la heterogeneidad espacial y temporal en las comunidades de peces**

Explicar la variación espacial y temporal en los atributos de las comunidades, como la composición, la estructura y la función, es un objetivo fundamental de los estudios ecológicos. Las comunidades naturales representan conjuntos importantes y significativos de organismos (al igual que las poblaciones o asociaciones) por lo que señalar el número, identidad y características de las especies que coexisten en un solo lugar, aunado a las diferencias que se presenten en su abundancia numérica y distribución, puede llevar a comprender los patrones ecológicos que se presenten a diferentes escalas espaciales y temporales. El análisis de las comunidades frecuentemente supone que existen diferentes “óptimos” ecológicos y puede realizarse desde puntos de vista, más o menos distintos: función, ubicación y composición biótica (Hairston, 1959; Peterson y Gale, 1991; Kodric-Brown y Brown, 1993; Ornellas y Coutinho, 1998).

Existen trabajos en los que se reconoce la importancia de la interacción espacio-temporal (Ault y Johnson, 1998; Potter y Hyndes, 1999; Paperno *et al.*, 2001; Slavík y Bartos, 2001), otros hacen hincapié en la heterogeneidad de hábitats (González-Malpica, 1991; Kodric-Brown y Brown, 1993; Pusey *et al.*, 1993; Núñez-Lara y Arias-González, 1998; Stella y Garzón-Ferreira, 2000; Paterson y Whitfield, 2000) y algunos más realzan la importancia de los cambios temporales, principalmente climáticos (McArthur, 1975; Amezcua-Linares *et al.*, 1987; López-López *et al.*, 1991; Rooker y Dennis, 1991; Medeiros y Maltchick, 2001).

En este punto particular conviene señalar que la costa de Quintana Roo, al igual que otras regiones, se encuentra sometida a los huracanes, de efectos altamente variables (debido

a diversos factores topográficos y biológicos) y cuya influencia en la estructura y función de las comunidades puede ser amplia (Boose *et al.*, 2001).

### **III.3. Enfoques de estudio de las comunidades de peces: alcance y limitaciones**

Las comunidades se pueden estudiar, no solamente a diferentes escalas espaciales y temporales, sino considerando diversos atributos de las mismas: riqueza, composición, diversidad, dominancia, estructura y dinámica trófica.

En el caso de los sistemas estuarinos, en el proceso de evaluación de la riqueza íctica se debe implementar un diseño de muestreo que contemple el empleo de la mayor variedad de artes de pesca posible, recolectar en todos los microhábitats posibles y seleccionar una medida de esfuerzo de recolecta que permita obtener la mayor representatividad faunística (Pérez-Hernández y Torres-Orozco, 2000).

Sin embargo, a pesar de las consideraciones anteriores, por lo general las listas de ictiofauna no son evaluadas con rigor. Poseer una base teórica para entender la relación entre el esfuerzo de recolecta y el número de especies acumuladas puede ser útil porque proporciona formalidad a los estudios faunísticos al permitir comparaciones cuantitativas y más rigurosas. Una de las herramientas aplicables en este tipo de situaciones son las curvas de acumulación de especies, ya que además de proveer de un sentido formal a la evaluación de la riqueza, pueden aplicarse en la planificación de las campañas de campo (Soberón y Llorente, 1993).

Entre los principales aspectos que deben tomarse en consideración al utilizar este tipo de herramientas, destaca el seleccionar una ecuación o modelo que se ajuste mejor a los supuestos de colecta que describan de manera más precisa la situación particular, la unidad de esfuerzo a utilizar y tomar en cuenta la heterogeneidad de hábitat, la cual está relacionada

con el esfuerzo de recolecta requerido bajo diferentes condiciones y por ende, con la estimación adecuada de la riqueza de especies (Moreno y Halffter, 2000).

El análisis de composición, basado en datos de presencia y ausencia, presenta la ventaja de no incluir la proporción de especies en el ambiente, la cual puede estar influida por factores extrínsecos al medio: problemas de muestreo, preservación, enumeración o simplemente por el hecho de que el concepto de individualidad no es claro (algas o animales coloniales) o incomparable, como en el caso de las herbáceas y arbustos, por ejemplo (Legendre y Legendre, 1983). Además, puede proporcionar información acerca de factores ambientales de interés, ya sea directa o indirectamente; puede ser relevante tanto para monitoreos prospectivos como retrospectivos y puede ser comparada entre grupos de sitios a un mismo tiempo, considerar la magnitud y la dirección de cambio entre dos épocas en un grupo de sitios y las tendencias de cambio progresivo a través de una serie de fechas y entre sitios (Philippe *et al.*, 1998). Sin embargo, puede dar el mismo peso a especies con distintas abundancias y por ende, importancia dentro de la estructura comunitaria.

En cuanto a la diversidad, considerada como una función de la riqueza de especies presentes y el reparto de la abundancia (número de individuos) entre cada una de ellas, puede servir como una medida no sólo de la estructura de la comunidad sino de su heterogeneidad (Krebs, 1985). El índice por sí solo puede enmascarar varios factores, por lo que usualmente se interpreta en comparación con una diversidad máxima, para obtener la equitatividad de la muestra. No todas las especies tienen la misma jerarquía o importancia dentro de la comunidad. Por lo tanto, determinar su grado de influencia o dominancia puede proporcionar información acerca de la organización comunitaria (López-López y Serna-Hernández, 1999).

Por otro lado, los estudios sobre alimentación en los peces incluyen la selectividad (como resultado de la preferencia por el alimento y la disponibilidad de las presas) y las relaciones de competencia entre especies que coexisten. En el primer caso, se requiere de un conocimiento aproximado de la abundancia relativa de las presas en el ambiente, mientras que el segundo supone un conocimiento detallado de la composición y abundancia de los artículos alimentarios de las especies en el contenido estomacal (Arenas-Granados y Acero, 1992).

El enfoque sobre las relaciones de competencia (tanto intra como interespecífica) es el más abordado, pues permite no sólo diferenciar y caracterizar los distintos gremios tróficos en los cuales puede dividirse la comunidad (Vega-Cendejas *et al.*, 1994) proporcionando una medida más de la diversidad de la misma a través de la estructura trófica, sino que además la variación sistemática de la dieta a lo largo de un gradiente longitudinal puede distinguir sitios con base a su calidad de hábitat (Ley *et al.*, 1994) o bien, determinar la manera en la cual los patrones de maduración y la intensidad de alimentación se encuentran correlacionados (Link y Burnett, 2001).

Sin embargo y a pesar de la utilidad de dichos estudios, es necesario reconocer que presentan algunas limitaciones, tanto conceptuales como metodológicas. Entre las primeras, destacan que los contenidos estomacales representan el alimento consumido dentro de un corto periodo de tiempo y dentro de un área pequeña, por lo que no reflejan de manera concluyente si la repartición alimentaría es la excepción o la regla; la incertidumbre de si todos los contenidos estomacales observados se asimilan de la misma manera, o si algunos componentes no son digeribles; finalmente, hay quien opina que es falso generalizar acerca de los hábitos alimentarios de los peces sin hacer referencia a la cantidad de presas

disponible, pues ciertas características (contenido de materia orgánica, tamaño de partícula y cobertura vegetal en el sedimento, por ejemplo) pueden influir en la cantidad y calidad de hábitat disponible y por ende, en la abundancia de las presas (Brook, 1977; Bootsma *et al.*, 1996; Laurel *et al.*, 2001).

En este estudio, se decidió abordar el problema desde dos perspectivas: una espacial, en la cual se consideró la variación que se presenta dentro del sistema, a partir de puntos de muestreo situados a lo largo del mismo y una temporal, en la que se tomó en cuenta la influencia que pudieran ejercer los cambios estacionales (climáticos) en las características biológicas del sistema, en particular la comunidad de peces que en él habita.

## IV. MATERIAL Y MÉTODOS

### IV.1 Área de estudio

El sistema lagunar Río Huach se localiza en la península de Xcalak, en la costa sur de Quintana Roo. Al Este limita con el mar Caribe y al Oeste con la bahía de Chetumal, Santuario del Manatí (Fig. 1). El canal permanente, de aproximadamente 1.5 km de longitud, conecta a la laguna interior con el mar Caribe entre los  $18^{\circ}25'19''$  N y  $87^{\circ}45'52''$  W y los  $18^{\circ}24'07''$  N y  $87^{\circ}46'41''$  W; el canal cubre  $58,331 \text{ m}^2$  y tiene un volumen de  $541,841.4 \text{ m}^3$ . El área aproximada de la laguna interior es de  $148,058 \text{ m}^2$ ; su parte más interna se localiza a los  $18^{\circ}24'07''$  N y  $87^{\circ}46'41''$  W (INEGI, 1987).

De acuerdo con su geomorfología, la zona de estudio se divide en cuatro unidades topográficas paralelas a la costa que van de Este a Oeste: 1) complejo de barrera y planicie litoral, compuestas por arena y grava, conformadas por la playa, dunas y una planicie a los lados de la desembocadura del canal; 2) humedales y lagunas costeras, con manglares; 3) planicie baja con presencia de zona de “bajos” y selva que se eleva gradualmente hasta alcanzar la última unidad y, 4) cordillera lineal o zona más elevada, que alcanza los cinco metros sobre el nivel del mar (Shaw *et al.*, 1997). En la parte oriental del área de estudio se encuentra una barrera arrecifal y el espacio entre la línea de costa y la barrera es la laguna arrecifal de aguas someras y fondos arenosos, ricas en fanerógamas, principalmente pastos marinos. También existen en dicha laguna arrecifal, formaciones coralinas aisladas a modo de parches o cabezos.

El área de estudio se encuentra en la región hidrológica 33, llamada “Yucatán Este”, en la subcuenca denominada “varias”, perteneciente a la cuenca Bahía de Chetumal (INEGI, 1985). La hidrología superficial en la zona de Río Huach incluye cuerpos de agua

conectados por canales y zonas de “bajos” con otras lagunas costeras como Tanquilá, Santa Rosa y Santa Julia y con el mar Caribe por medio de un amplio canal de comunicación permanente. El único aporte de agua dulce con que cuenta el sistema es la precipitación pluvial, aporte que se puede incrementar con la presencia de fenómenos meteorológicos (como huracanes o tormentas tropicales).

Los suelos de el área se dividen en tres tipos, de acuerdo con la clasificación FAO/UNESCO (1974). El suelo arenoso de las dunas y playas cercanas a Río Huach es de tipo regosol-calcáreo, con alto contenido de  $\text{CaCO}_3$  (dado por los elementos conculíferos, coralinos y algunas rocas calcáreas) y alta permeabilidad. Otro tipo de suelo es el *solonchak* (gleysol), caracterizado por su alto contenido de arcilla y materia orgánica, en donde se desarrolla la vegetación de manglar y la selva baja inundable. Las rendzinas-litsoles se encuentran de 1 a 3 km del mar tierra adentro; son limo-arcillosos y en ellos se desarrolla la selva mediana y baja (UQROO, 1998).

De acuerdo con la clasificación de Köppen, modificada por García (1973), el clima es de tipo Aw (X')<sub>i</sub>, es decir cálido subhúmedo con régimen de lluvias en verano y parte del invierno. La precipitación media anual es de 1400 mm, con oscilaciones de 753 a 3783 mm. La temperatura promedio es de 26.5 °C; la máxima se registra de junio a agosto y la más baja de diciembre a febrero. La oscilación térmica es de 5°C (UQROO, 1998). En función de lo anterior, la oscilación climática se manifiesta en tres épocas al año: secas (marzo-junio), lluvias (julio-octubre) y nortes (noviembre-febrero), aunque no hay límites precisos entre ellas (Merino y Otero, 1991).

En los meses de enero a mayo los vientos dominantes son del Sureste y de junio a octubre dominan los del Este. La velocidad media es de 3 a 3.5 m/s de marzo a junio y de

septiembre a diciembre de 2.5 m/s (UQROO, 1998). Al igual que el resto de la costa de Quintana Roo, Río Huach se encuentra en la trayectoria de las tormentas y huracanes que se originan en las aguas del Atlántico y el Caribe, por lo general en dirección de Este-Oeste. Su formación se debe a la energía térmica acumulada en las aguas tropicales (Carranza-Sánchez *et al.*, 1996). La temporada de huracanes se presenta de junio a noviembre, siendo septiembre y octubre los meses más vulnerables (Secretaría de Marina, 1978; Merino y Otero, 1991). De noviembre a enero la costa se ve afectada por los denominados “nortes”, cuyo origen es continental extratropical e invernal y se presentan con fuertes vientos del noroeste de 50 a 80 km/h, con lluvias esporádicas y descensos de temperatura (UQROO, 1998).

Entre las comunidades vegetales destaca la presencia de manglar y duna costera. El sistema lagunar se encuentra rodeado de un manglar, cuya especie más abundante es el mangle rojo (*Rhizophora mangle*), que en algunos puntos se encuentra asociada con el botoncillo (*Conocarpus erectus*), mangle negro (*Avicennia germinans*) y mangle blanco (*Laguncularia racemosa*). Entre las raíces de mangle existe una gran cantidad de materia orgánica en descomposición. La vegetación sumergida la conforman *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme*. La duna costera se caracteriza por la presencia de vegetación arbustiva como *Sessuvium portulacastrum*, *Canavalia rosea*, *Ipomoea pes-caprae*, *Ambrosia hispida*; cerca de la desembocadura del canal se encuentran palmas de coco (*Cocos nucifera*) y algunos árboles de almendro (*Terminalia cattapa*) (Olivera-Gómez, 1996).



## IV.2 Actividades de campo

Se realizaron recolectas de peces en forma estacional durante 1998, incluyéndose las épocas de nortes (enero y febrero), secas (marzo, mayo y junio), lluvias (agosto, septiembre y octubre); también se incluyeron los meses de octubre y noviembre de 2000. El establecimiento de las épocas de 1998 tuvo como base los datos de precipitación pluvial total mensual y temperatura media para la zona sur de Quintana Roo, obtenidos de la Comisión Nacional del Agua (Anexo I).

Se eligieron cinco sitios fijos de recolección con chinchorro y atarraya, con base en las diferencias en el tipo de fondo, profundidad, salinidad, distancia al mar y presencia/ausencia de vegetación. Se añadieron dos puntos adicionales, el primero en el canal para realizar censos visuales y el segundo a la mitad de la laguna interior para capturar ejemplares de mayor tamaño con la red agallera. En el caso de los censos visuales (buceo libre), se realizó uno en sentido circadiano, en el cual se realizaron observaciones durante 10 minutos cada tres horas, en un ciclo de 24 horas.

Las actividades se realizaron durante el día. Los peces se capturaron con un chinchorro playero con bolsa de 20 m de largo, 1.5 de caída y 1 cm de luz de malla, se efectuaron dos lances por estación, cubriendo un área aproximada de 400 m<sup>2</sup> en un tiempo promedio de 10 minutos de arrastre. Como complemento, se utilizaron una atarraya de tres metros de diámetro, uno de altura y un centímetro de luz de malla, así como una red agallera de 75 m de largo, 1.5 m de caída y 8.9 cm de luz de malla. Inmediatamente después de la captura los peces fueron fijados en formol neutralizado con agua del sitio al 10% y se transportaron en bolsas etiquetadas contenidas en cubetas de 20 lts.

La posición geográfica de cada estación se determinó mediante un geoposicionador por satélite. La temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), salinidad (ppm) y oxígeno disuelto ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ) se midieron con un termohalinoconductímetro Orion y un sensor YSI portátil, respectivamente. La profundidad se determinó con una sonda marcada en cm. El registro de estas variables se justifica por la relación que guardan con la fisiología y conducta de los peces, así como por su facilidad y accesibilidad de evaluación (Moncayo-Estrada, 1996).

### **IV.3 Actividades de laboratorio**

El material recolectado se lavó con agua corriente por 48 h, para su posterior conservación con etanol al 70% (Cailliet *et al.*, 1987). La identificación de los peces se realizó con literatura especializada (Guitart, 1977; Matheson y McEachran, 1984; Randall, 1986; Whitehead *et al.*, 1988; Greenfield y Thomerson, 1997; Schmitter-Soto, 1998; Humann, 1999), después de lo cual ingresó a la Colección Ictiológica de ECOSUR (ECO-CH P), depositándolo con sus respectivas etiquetas y número de registro en el catálogo de la colección.

Para obtener una visión general de la estructura trófica de la comunidad, además de un esbozo del flujo de materia y energía dentro del sistema lagunar, se determinó el contenido estomacal de algunas especies, elegidas con base en su dominancia o persistencia dentro del sistema.

Para el análisis de la dieta se extrajo el tracto digestivo completo y se disectó la pared, separando el contenido por fracciones y por grandes grupos para facilitar la identificación y cuantificación de los componentes de la dieta, con un microscopio estereoscópico Zeiss (0.8-5.0 x). La identificación se efectuó hasta el mínimo taxón posible, utilizando principalmente las claves y trabajos de Barnes (1984), Olivera-Rivera y Jiménez-

Cueto (1992) e Ibáñez-Bernal (1992). Además, se contó con el auxilio y la asesoría de especialistas que trabajan con los diferentes grupos (ver Agradecimientos).

Para el análisis cuantitativo de los hábitos alimentarios se consideraron tres diferentes métodos: el de frecuencia de aparición, el numérico y el de área, ya que el uso de un solo método no permite maximizar la cantidad de información obtenida y por lo tanto, obtener una representación completa de la dieta (Bowen, 1989). El método de frecuencia de aparición se basa en el porcentaje de individuos de la muestra que contiene el *i*-ésimo componente alimenticio:

$$FA_i = (n/N)100 \quad (1)$$

Donde  $FA_i$  es la frecuencia de aparición (en porcentaje), del *i*-ésimo componente, *n* es el número de estómagos en los que se encontró dicho componente y *N* el número de estómagos totales (Prejs y Colomine, 1981).

En el caso del método numérico, se utiliza el número de individuos de cada componente alimenticio como expresión del número total de individuos de todos los componentes de la dieta:

$$N_i = (n/N)100 \quad (2)$$

Donde  $N_i$  es el porcentaje del *i*-ésimo componente, *n* es el número de individuos de dicho componente y *N* el número de individuos totales, correspondientes a todos los componentes (Bowen, 1989).

Como medida de la importancia relativa de cada tipo de alimento, y en forma conjunta al método numérico, se midió el área ocupada por cada uno (en  $\text{mm}^2$ ), para lo cual se esparció cada grupo homogéneamente sobre una superficie graduada y se expresó la relación en términos porcentuales:

$$A_i = (a_i/A_t)100 \quad (3)$$

Donde  $A_i$  es el porcentaje de área ocupada por el  $i$ -ésimo componente,  $a_i$  es el área ocupada por dicho componente en la muestra y  $A_t$  es el área ocupada por todos los componentes en la muestra. Este método permite extraer información valiosa cuando se presentan diferencias entre los componentes alimentarios en términos de tamaño (rotíferos y copépodos por un lado, juveniles y adultos de peces por otro), así como a la alta frecuencia en la cual el material aparece con un grado alto de digestión (Hellawell y Abel, 1971; Chumba-Segura, 1995).

Para determinar la fracción de estómagos vacíos se consideró el índice de vacuidad:

$$V(\%) = (n_e/N_t)100 \quad (4)$$

Donde  $V$  es el índice de vacuidad,  $n_e$  es el número de estómagos vacíos y  $N_t$  el número de estómagos analizados (Navarro-Mendoza, 1988).

#### **IV.4 Análisis de datos**

Para determinar la heterogeneidad espacial del sistema lagunar, se realizó un análisis de clasificación por conglomerados con los valores promedio de las variables hidrológicas por sitio de muestreo (con excepción del tipo de fondo, codificado como variable multiestado), al no encontrarse diferencias significativas entre distintas fechas de recolecta en una misma época ( $t$  para muestras pareadas o análisis de varianza en bloques,  $P > 0.05$  en ambos casos). Como medidas de asociación y agrupación se utilizaron la distancia euclidiana y el método UPGMA respectivamente, previa estandarización de los datos (Legendre y Legendre, 1983). La importancia de cada uno de los parámetros registrados en la variación total observada se determinó a través del análisis de componentes principales o PCA (Pla, 1986), efectuándose los cálculos con los paquetes MVSP (Kovach, 1995) y

NTSYS (Rohlf, 1988). Este análisis permitió zonificar el sistema lagunar, caracterizando una serie de hábitats dentro del mismo.

Además, se consideró en el análisis el efecto de los cambios climáticos en la región (patrón nortes-secas-lluvias), por lo que las variables físicas y químicas se sometieron a un ANOVA de dos factores (época climática y hábitats definidos).

Para probar la confiabilidad del inventario íctico, se comparó la curva de acumulación de especies obtenida en función del esfuerzo de recolecta (horas-hombre), con los valores estimados por una ecuación exponencial:

$$S(t) = a/b (1 - \exp(-bt)) \quad (5)$$

Donde  $S(t)$  es el número de especies a la unidad de esfuerzo  $t$ ,  $a$  es la tasa de incremento al inicio de la colecta,  $b$  es la tasa de incremento por unidad de esfuerzo y la asíntota está determinada por  $a/b$ . Esta ecuación es utilizada cuando se muestrean áreas pequeñas, grupos bien conocidos o ambos (Soberón y Llorente, 1993).

El efecto del patrón espacial obtenido y de la fluctuación temporal sobre la comunidad de peces se evaluó considerando la composición de especies, la diversidad y los grupos ecológicos que se presentaron. La afinidad entre sitios por composición fue evaluada con el índice de Jaccard (Legendre y Legendre, 1983); para determinar la existencia de diferencias significativas entre las épocas climáticas se realizó un ANOVA de un factor, en el cual la variable de respuesta estuvo compuesta por los valores de las matrices triangulares de similitud obtenidas para cada época, con excepción de aquellos localizados sobre la diagonal de cada matriz. Este enfoque, similar al análisis de infracomunidades común en parasitología, permite conservar en perspectiva las variaciones espaciales y las inferencias se realizan con la premisa de que las similitudes entre sitios son semejantes en cada época.

Para medir la diversidad se empleó el índice de Shannon-Wiener, en bits/ individuo (Krebs, 1999). En este caso, con el objeto de determinar diferencias significativas entre sitios, se utilizó la prueba t de Hutcheson (Zar, 1984). En el caso de las comparaciones entre épocas, se aplicó un ANOVA de una vía para medidas repetidas, considerando como variable de respuesta el valor de diversidad obtenido para cada hábitat en cada una de las épocas. Se siguió esta estrategia pues sólo hay un valor de diversidad por hábitat en cada época. Es decir, cada hábitat fue considerado como una unidad muestral en la cual se midió la misma variable (diversidad) en distintos períodos de tiempo. Debido a lo anterior, no fue posible evaluar directamente la interacción espacio-tiempo utilizando un ANOVA de dos vías: no existen repeticiones en los valores de diversidad por hábitat. Las diferencias (entre sitios y hábitats) se explicaron en función de la riqueza de especies y la equitatividad (medida con el índice de Pielou).

La categorización ecofisiológica de las especies registradas se realizó de acuerdo con los criterios señalados por Castro-Aguirre *et al.* (1999). Para probar la hipótesis nula de que el tipo de especies por categoría ecofisiológica no depende del tipo de hábitat, se utilizó una prueba ji-cuadrada de independencia tipo Monte Carlo, para una tabla de contingencias de cuatro (categorías) por cinco (sitios o hábitats), con 5000 aleatorizaciones (Romesburg y Marshall, 1985). Cuando hubo diferencias significativas, se recurrió al análisis de los residuos ajustados con el fin de detectar las celdas más informativas, con respecto a la desviación del supuesto de independencia, entre tipos ecofisiológicos y de hábitats (Everitt, 1995). El mismo procedimiento se realizó considerando los totales por época.

Para caracterizar a las especies en términos de su distribución en los hábitats definidos y de su representatividad en las épocas climáticas consideradas, se realizó un

análisis de clasificación inverso (modo R) basado en la presencia/ausencia de las especies en cada uno de los hábitats por época. Como medidas de asociación y de agrupamiento se utilizaron el índice de Jaccard y el método UPGMA, respectivamente.

Para determinar la importancia relativa de cada una de las especies dentro de la comunidad, en términos de su frecuencia de aparición y su abundancia total, se utilizó una versión simplificada del diagrama de asociación de Olmstead y Tukey (1947) para dos variables continuas. Las especies se ubicaron en cuatro categorías (dominantes, constantes, ocasionales y raras) de acuerdo con estos criterios (frecuencia de aparición y logaritmo de la abundancia total). La discriminación se realizó con base en las medianas de cada uno de ellos. La interpretación de los diagramas (uno por cada época climática) se efectuó con base en los comentarios de López-López y Serna-Hernández (1999), así como en los de Barrientos-Medina y Navarro-Alberto (*en prep.*)

En el caso de las preferencias alimenticias, la importancia de cada contenido alimenticio en la dieta de las especies analizadas se determinó con la inspección visual de un diagrama de tres dimensiones o ejes; cada una representa la frecuencia de aparición, el porcentaje numérico y el porcentaje de área de cada componente.

Como complemento a lo anterior, también se realizó un análisis de la amplitud de la dieta y el traslape de nicho trófico de las especies dominantes. La amplitud de la dieta se analizó a través del porcentaje de área ocupada por cada componente alimenticio. Para ello, se utilizó el índice propuesto por Smith (Krebs, 1999):

$$FT = \sum (p_j a_j)^{1/2} \quad (6)$$

Donde FT es el índice de Smith,  $p_j$  es la proporción del  $j$ -ésimo componente y  $a_j$  es la proporción esperada (la misma para todos los componentes). La ventaja de este índice es que toma en cuenta la variación en la disponibilidad de los recursos; los valores van de cero (mínima amplitud y máxima especialización) a uno (máxima amplitud y generalidad en la dieta).

La sobreposición de la dieta se midió a través del coeficiente propuesto por Pianka (Krebs, 1999):

$$O_{jk} = \frac{\sum (p_{ij}p_{ik})}{(\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2)^{1/2}} \quad (7)$$

Donde  $O_{jk}$  es la medida de sobreposición de nicho entre las especies  $j$  y  $k$ ,  $p_{ij}$  es la proporción del  $i$ -ésimo componente utilizada por la especie  $j$  y  $p_{ik}$  es la proporción utilizada por la especie  $k$ . El índice va de cero (condición en la que no se utilizan recursos en común) a uno (sobreposición completa), y presenta la ventaja de ser un índice simétrico, es decir, de medir la sobreposición en ambas direcciones.

Para todas las pruebas de contraste de hipótesis se utilizó un nivel  $\alpha = 0.05$ , realizándose los cálculos con el paquete STATISTICA (Stat Soft, 1994); la excepción fue la prueba de Hutcheson, en la cual se aplicó la corrección de Bonferroni ( $\alpha/\text{número de comparaciones posibles}$ ), para ajustar el nivel crítico. En los ANOVA, en caso de encontrar diferencias significativas, se utilizó la prueba de Tukey modificada por Spotjovoll y Stoline como prueba de comparación múltiple, y los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se analizaron con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente (Zar, 1984).



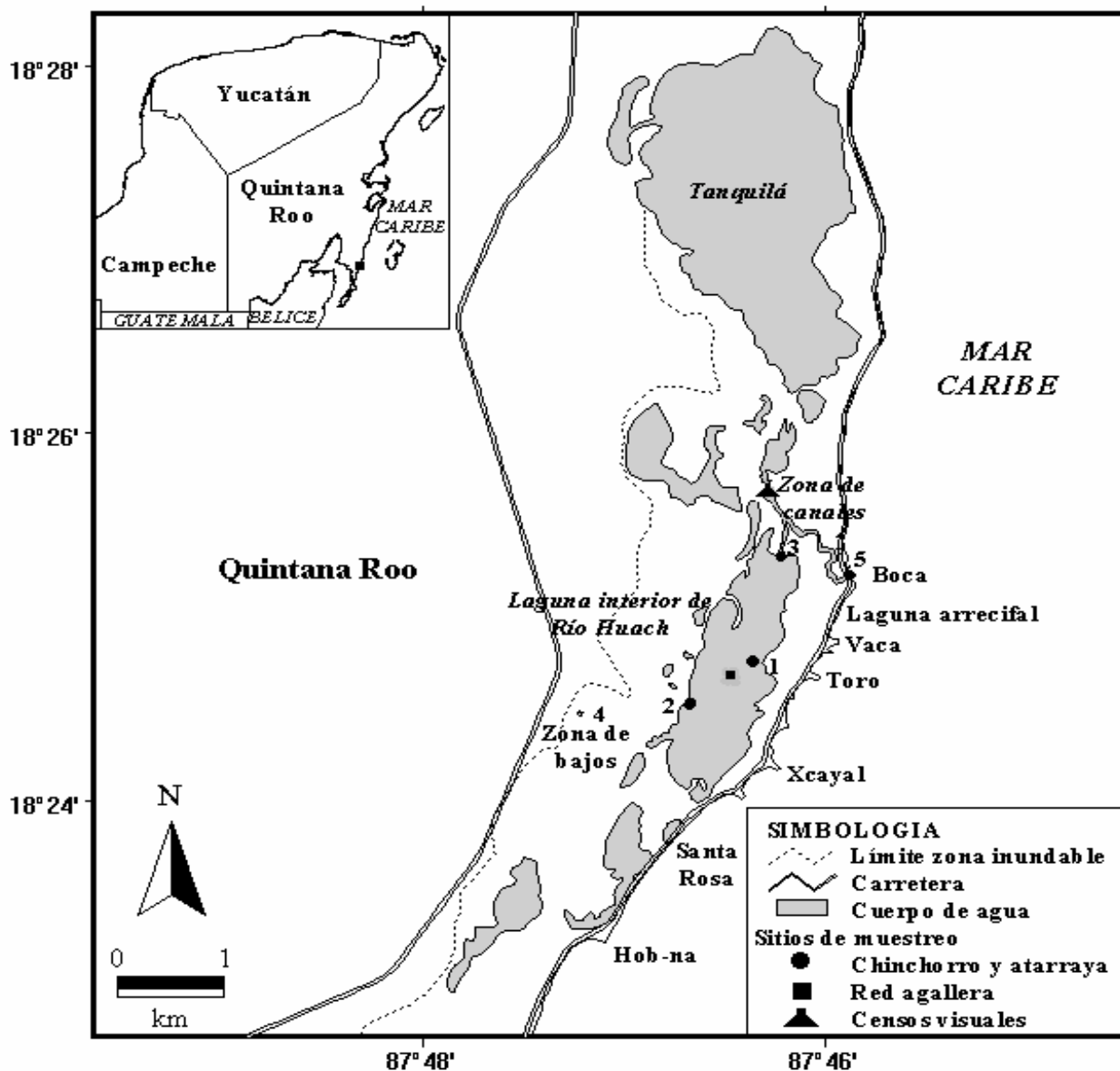


Figura 1. Ubicación geográfica del sistema lagunar Ríu Huach, se incluyen los puntos de muestreo y las artes de pesca utilizadas.

## V. RESULTADOS

### V.1 Heterogeneidad ambiental

Los resultados obtenidos mediante el análisis de clasificación permitieron distinguir tres zonas hidrológicas dentro del sistema: la laguna interior, de aguas mixohalinas; una zona de “bajos” hipohalina y la boca, que conecta al sistema con el mar Caribe (Fig. 2).

De acuerdo con el PCA, los dos primeros componentes explican más del 86% de la variación, y en general, todas las variables medidas contribuyen de manera importante a la variación espacial observada, sobresaliendo la salinidad (88.95%), la profundidad (87.15 %) y el tipo de fondo (86.75 %).

Al agregar el tipo de vegetación (sumergida o circundante) observada en cada sitio de muestreo, se distinguieron cinco hábitats en el sistema, tres de los cuales se encuentran dentro de la laguna interior:

1. Una zona de “mogotes” de mangle (estación uno), asociados con pasto marino (*Thalassia testudinum* y *Halodule wrightii*), macroalgas como *Laurencia poiteri* y un fondo fangoso con conchas.
2. La “playita” localizada en la parte más interior (estación dos), bordeada de mangle chaparro y caracterizada por presentar vegetación halófila y arbustiva propia de duna costera (ej. *Sessuvium portulacastrum*, *Pithecellobium keyense* y *Coccoloba uvifera*), macroalgas (*Acetabularia calyculus* y *A. crenulata*) y fondo con pedacerías de conchas de moluscos y foraminíferos.
3. Una zona de conexión con el canal lagunar (estación tres), que presenta a los costados una asociación de mangle rojo y botoncillo, con abundante pasto marino (*T.*

*testudinum*, *H. wrightii* y *Syringodium filiforme*) y gran cantidad de materia orgánica en el fondo.

4. La zona de “bajos” (estación cuatro) está caracterizada por otro tipo de vegetación acuática (halófila), como *Myriophyllum* sp., *Cyperus elegans* y *Rhexia salicifolia*, asociada a un fondo de abundante material calizo, bordeada por una asociación de mangle rojo y botoncillo.
5. La boca (estación cinco), con abundante vegetación acuática sumergida (*T. testudinum*, *H. wrightii*, *S. filiforme* y diversas macroalgas como *Bathophora oestедii*, *Digenia simplex* y *Acetabularia calyculus*), fragmentos de coral, conchas vacías de *Strombus gigas*, otros tipos de pequeños moluscos y arena gruesa.

## **V.2 Variables hidrológicas**

Con los hábitats arriba definidos, y considerando las épocas climáticas presentes en la zona de estudio, se procedió a determinar la existencia de diferencias significativas en las variables hidrológicas en referencia a estos dos factores.

La única variable que presentó diferencias debido a la interacción de los factores fue la salinidad (Tabla I); en el caso de la temperatura no se presentaron diferencias significativas ( $P > 0.05$ ), mientras que el oxígeno disuelto y la profundidad fueron diferentes si se consideran los efectos las épocas ( $P < 0.00001$ ,  $P < 0.001$ ) y los hábitats ( $P < 0.001$ ,  $P < 0.00001$ ) por separado.

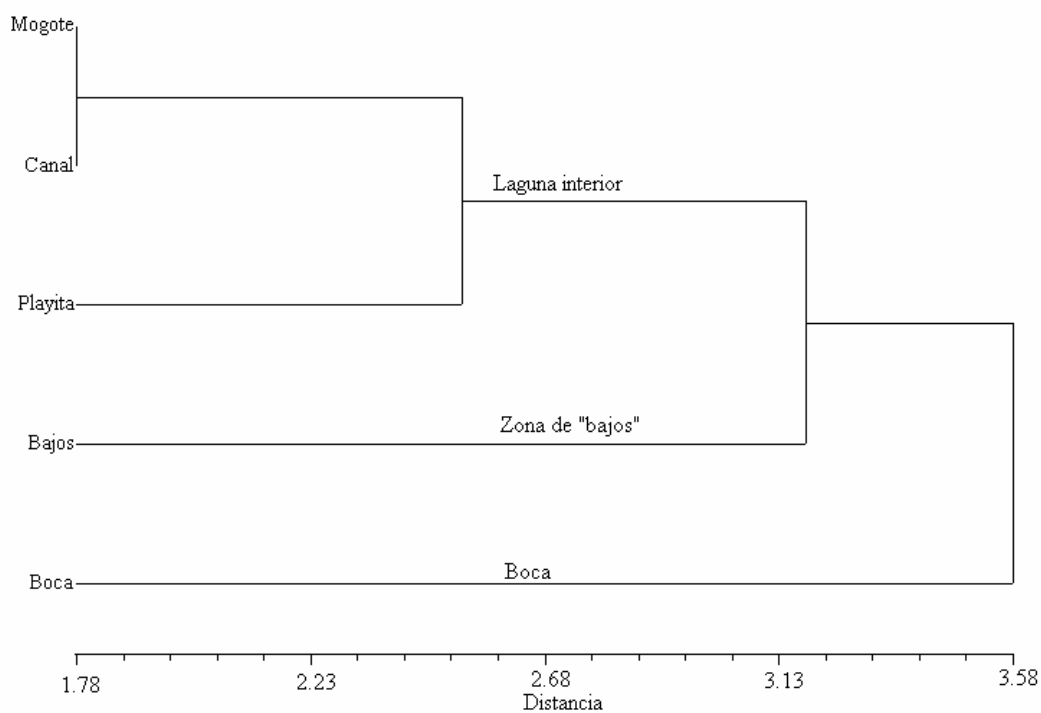


Figura 2. Similitud entre las estaciones de muestreo, de acuerdo al análisis de conglomerados sobre las variables ambientales. Se señalan las tres zonas hidrológicas determinadas.

Tabla I. Diferencias significativas de las variables hidrológicas consideradas, en términos de la interacción de los efectos de la época y los hábitats. Se incluye el cuadrado medio de los tratamientos ( $CM_t$ ), el cuadrado medio del error ( $CM_e$ ), sus respectivos grados de libertad (g.l), el valor del estadístico de prueba (F) y el nivel de significancia (P).

<b>Parámetro</b>	<b><math>CM_t</math></b>	<b>g.l</b>	<b><math>CM_e</math></b>	<b>g.l</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Salinidad (ppm)	31.11	8.00	3.35	25.00	9.30	<0.00001
Temperatura (°C)	1.02	8.00	3.84	25.00	0.27	0.9715
O. disuelto ( $mg \cdot l^{-1}$ )	2.19	8.00	1.48	25.00	1.48	0.2156
Profundidad (m)	0.008	8.00	0.005	25.00	1.55	0.1893

De manera general, la salinidad fue mayor en la temporada de secas y los menores valores se registraron en nortes (Fig. 3A). La boca fue la zona más salina y la zona de “bajos” presentó características hipohalinas, independientemente de la época. De hecho, la zona de “bajos” es la que presentó diferencias significativas con el resto de los hábitats en todas las épocas consideradas ( $P < 0.05$ ).

En lo referente al oxígeno disuelto, los mayores valores se presentaron en la época de nortes (Fig. 3B), y los valores fueron semejantes para la temporada de lluvias y secas. La boca presentó las mayores cantidades de oxígeno disuelto en todas las épocas, pero sólo difirió significativamente del resto de los hábitats en la temporada de nortes ( $P < 0.05$ ).

En el caso de la profundidad, se observó que el canal exhibió los mayores valores y la zona de “bajos” fue, en todas las épocas, el hábitat más somero (Fig.3C). En la temporada de nortes, la boca y la zona de “bajos” difirieron significativamente ( $P < 0.05$ ) de los hábitats ubicados en la laguna interior, mientras que en la de secas y de lluvias las diferencias se presentaron entre la zona de “bajos” y el resto de los hábitats.

### **V.3 La comunidad de peces: inventario íctico**

El inventario actualizado de la ictiofauna del sistema lagunar Río Huach consta de 65 especies, 47 géneros y 31 familias. Las familias más diversas fueron Gerreidae, Poeciliidae, Cyprinodontidae y Carangidae (Tabla II).

De estas 65 especies, 19 son nuevos registros, ya sea para las aguas continentales del país o de la región. La familia Scaridae, que contribuyó con tres nuevos registros para el país. La lista sistemática se encuentra detallada en el Anexo II. La lista es confiable, ya que, bajo los supuestos del método empleado, aunque se hubiese aumentado el esfuerzo de captura no se habría rebasado el número de especies aquí señalado (Fig. 4).

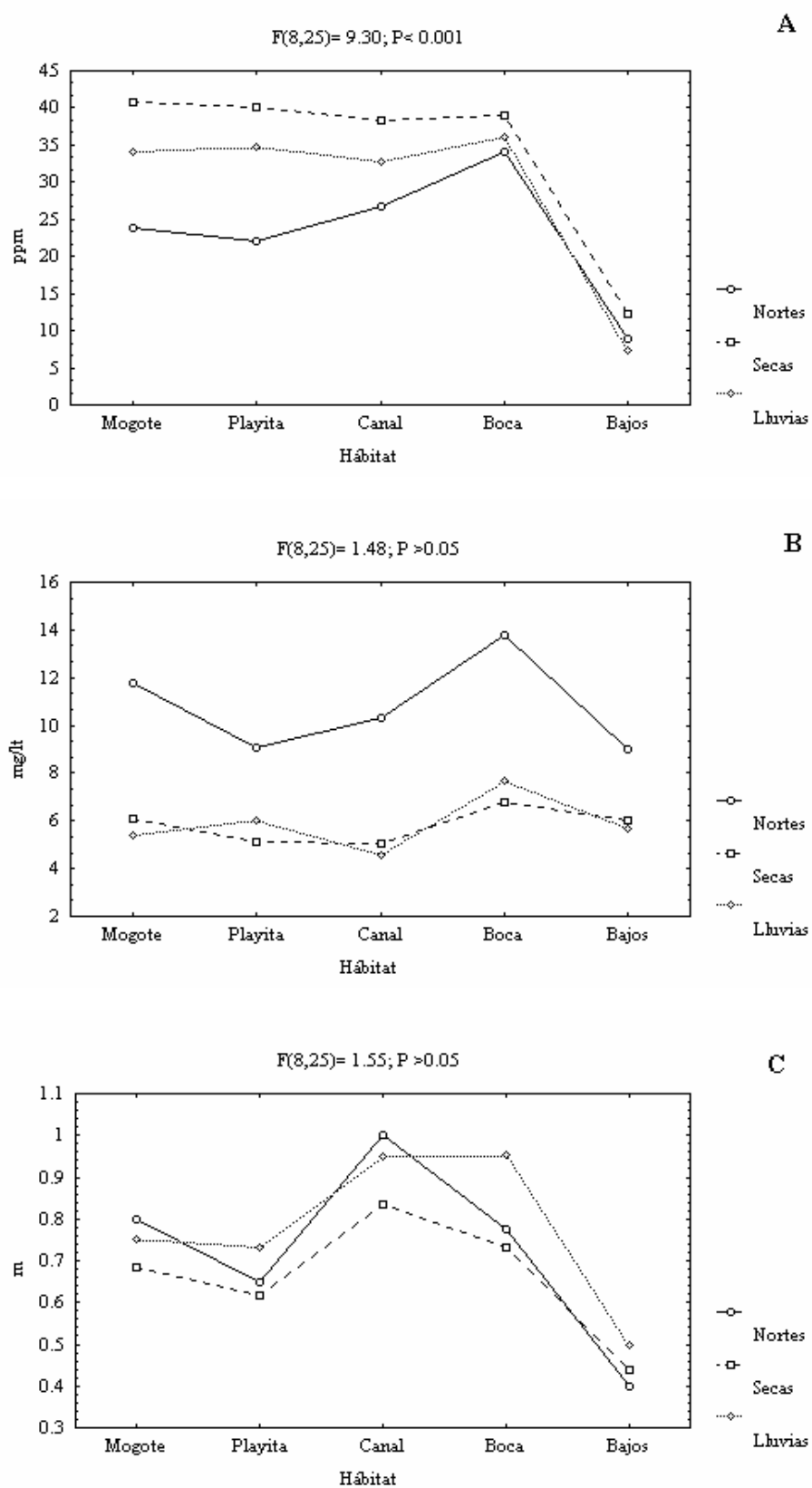


Figura 3. Efecto de la interacción época-habitat en los valores promedio de la salinidad (A), oxígeno disuelto (B) y profundidad (C).

Tabla II. Familias más diversas, de acuerdo con su número de géneros y especies, del sistema lagunar Río Huach.

<b>Familia</b>	<b>Géneros</b>	<b>Especies</b>
Gerreidae	4	9
Poeciliidae	3	4
Carangidae	3	3
Cyprinodontidae	3	3
Lutjanidae	2	6
Clupeidae	2	4
Scaridae	2	4
Haemulidae	1	4

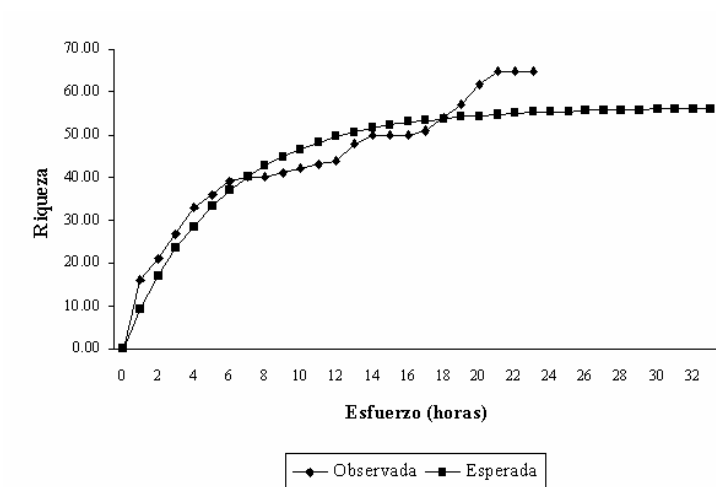


Figura 4. Curva de acumulación de especies registradas en el sistema lagunar Río Huach.

#### V.4 Análisis de la comunidad de peces

Por lo general se presentaron valores bajos de similitud por composición entre hábitats, de acuerdo con el índice de Jaccard (Tabla III) y no se presentaron diferencias significativas entre épocas ( $F= 0.1905$ ,  $P \gg 0.05$ , con 2, 27 g.l.). La zona de bajos es el hábitat que más difirió en composición en las tres épocas.

En el caso de la diversidad, tampoco se encontraron diferencias significativas entre épocas ( $F= 0.93$ ,  $P \gg 0.05$ , con 2, 8 g.l.). Sin embargo, se presentaron diferencias entre hábitats en cada una de las épocas, de acuerdo con la prueba de Hutcheson (Tabla IV). En todas las épocas, la playita difirió del resto de los hábitats y en la temporada de lluvias los únicos hábitats que no difirieron entre sí fueron la boca y la zona de bajos.

El análisis de clasificación ecofisiológica global, con los tipos ecológicos y las épocas como criterios de clasificación, no mostró diferencias significativas ( $X^2= 3.58$ ,  $0.7362 < P < 0.7602$ ). Al considerar los tipos y los hábitats como criterios de clasificación en cada época, sí se detectaron diferencias significativas: nortes ( $X^2= 39.33$ ,  $0.0002 < P < 0.0006$ ), secas ( $X^2= 32.26$ ,  $0.0394 < P < 0.0509$ ) y lluvias ( $X^2= 38.72$ ,  $0.0088 < P < 0.0148$ ). De acuerdo con el análisis de residuos, el número de especies por categoría que se presentaron en la zona de bajos, fueron los que principalmente influyeron en la desviación del supuesto de independencia entre los tipos ecofisiológicos y de hábitat (Tabla V).

El análisis de clasificación por conglomerados mostró cuatro grupos de especies con base en su distribución o permanencia en el sistema lagunar (Fig. 5). El primer grupo, con *Eucinostomus jonesi* y *Atherinomorus stipes* como representantes, correspondió a especies con amplia distribución o permanencia; el segundo, que agrupó a *Stephanolepis hispidus*,



*Sphoeroides spengleri* y *Eucinostomus melanopterus*, se caracterizó por ser visitantes ocasionales, ausentes en la época de lluvias; en el tercero se encontraron especies como *Scorpaena grandicornis* y *Achirus lineatus*, invasores arrecifales que no penetraron a la parte más interna del sistema; y en el cuarto se encontraron a las especies características de la zona de bajos, como *Floridichthys polyommus* y “*Cichlasoma*” *urophthalmus*.

El diagrama de Olmstead y Tukey presenta dos especies que por su alta frecuencia y abundancia fueron dominantes durante las tres épocas climáticas: *A. stipes* y *E. jonesi*. En la temporada de nortes, junto a estas especies aparecieron como comunes *F. polyommus*, *Sphyraena barracuda*, *Eugerres plumieri* y *Lutjanus apodus* (Fig. 6A). *Bathygobius soporator*, “*C*”. *urophthalmus* y *S. testudineus* se consideraron constantes, mientras que siete especies (e.g. *Gambusia yucatanana* y *L. griseus*) se ubicaron dentro de las ocasionales. Las once restantes presentaron distintos grados de rareza.

En la temporada de secas, *Gerres cinereus*, junto con *F. polyommus* y otras nueve especies conformaron el grupo de las comunes (Fig. 6B). Las constantes estuvieron representadas por *E. gula* y *Haemulon sciurus* y las ocasionales por *C. artifrons* y *E. argenteus*. En esta ocasión, trece especies se ubicaron dentro de la categoría de raras.

“*Cichlasoma*.” *urophthalmus*, *L. griseus* y *F. polyommus*, con otras seis especies se consideraron como comunes en la época de lluvias (Fig. 6C). Entre las ocasionales estuvieron *G. yucatanana* y *C. artifrons* y entre las constantes *A. lineatus* y *S. barracuda*, el resto (11) fueron raras.

## V.5 Análisis trófico

El análisis de la dieta se centró principalmente en *A. stipes* y *E. jonesi* por la dominancia y permanencia que presentaron en el sistema lagunar. En el Anexo III se exhibe una tabla comparativa de la dieta de ambas especies.

En el caso de *A. stipes*, se revisaron 310 estómagos, que tuvieron un índice de vacuidad del 17.42 %. Entre los componentes alimenticios sobresalieron los copépodos harpacticoides y los foraminíferos del género *Triloculina* (Fig. 7A). También se encontró una gran prevalencia de individuos parasitados, ya fuera por metacercarias de la familia Bucephalidae (50%) o por acantocéfalos (*Gordiorhynchoides bullocki*, 20%). Se presentaron nemátodos en algunos individuos (3%).

De *E. jonesi* se analizaron 254 estómagos, presentándose una vacuidad del 7.5%. Entre los alimenticios sobresalieron los ostrácodos, los copépodos harpacticoides, el poliqueto *Laeonereis culveri* y el anfípodo *Cerapus tubularis* (Fig. 8B). En este caso, el 59 % de los individuos presentaron acantocéfalos (*Gordiorhynchoides bullocki* e *Illiosentis* sp.) adheridos en el tracto digestivo, mientras que en 23 ocasiones (9%) se registraron nemátodos.

La amplitud de nicho de ambas especies es alta (0.74 y 0.71, respectivamente), lo cual es indicativo de una dieta generalista. El índice de sobreposición de Pianka presentó un valor bajo (0.42), lo que sugiere una falta de competencia entre estas especies. La baja sobreposición se explicaría debido a las diferencias que presentan las especies, en términos del número de componentes alimenticios por grupo taxonómico explotados por cada una (Tabla VI). Las diferencias se presentan en el consumo de foraminíferos, gasterópodos, poliquetos, decápodos y tanaidáceos.

Para finalizar esta sección, se presentan los resultados del análisis de la dieta de *F. polyommus* y *S. barracuda*. La primera se incluyó por ser la única especie estuarina que se encontró permanentemente en distintos hábitats de sistema (playita, zona de bajos y boca) y la segunda por ser, en apariencia, uno de los depredadores tope. En el caso de *F. polyommus*, se analizaron 32 estómagos (la revisión se detuvo en este número, pues ya no aparecían componentes diferentes) y no se encontró ninguno vacío. Los componentes con mayor representatividad fueron los foraminíferos (Tabla VII). Sólo aparecieron ocho nemátodos en seis organismos (18.75%) y en el 8% se encontraron acantocéfalos (no determinados a nivel específico).

De *S. barracuda* se examinaron 19 ejemplares (todos los que se recolectaron), presentándose una vacuidad del 16%. Evidentemente, los peces fueron el componente principal de la dieta de este carnívoro (Tabla VIII). No se encontraron parásitos en los animales revisados.

Tabla III. Matrices de similitud entre hábitats durante nortes (A), secas (B) y lluvias (C), en términos de la composición ictiofaunística.

(A)	Mogotes	Playita	Canal	Boca	Bajos
Mogotes	1.00				
Playita	0.46	1.00			
Canal	0.31	0.18	1.00		
Boca	0.25	0.36	0.17	1.00	
Bajos	0.00	0.06	0.06	0.06	1.00
(B)	Mogotes	Playita	Canal	Boca	Bajos
Mogotes	1.00				
Playita	0.36	1.00			
Canal	0.50	0.24	1.00		
Boca	0.24	0.27	0.22	1.00	
Bajos	0.06	0.09	0.08	0.12	1.00
(C)	Mogotes	Playita	Canal	Boca	Bajos
Mogotes	1.00				
Playita	0.40	1.00			
Canal	0.33	0.20	1.00		
Boca	0.11	0.17	0.32	1.00	
Bajos	0.07	0.08	0.05	0.04	1.00

Tabla IV. Diferencias significativas entre hábitats en la temporada de nortes (A), secas (B) y lluvias (C), en términos de la diversidad (índice de Shannon-Wiener). Las cifras corresponden al valor del estadístico t de Hutcheson y\* =  $P < 0.001$ .

(A)	Mogotes	Playita	Canal	Boca
Mogotes	-----	-----	-----	-----
Playita	7.14*	-----	-----	-----
Canal	2.50	10.68*	-----	-----
Boca	0.24	5.35*	1.80	-----
Bajos	2.46	9.01*	0.22	1.85
(B)	Mogotes	Playita	Canal	Boca
Mogotes	-----	-----	-----	-----
Playita	9.76*	-----	-----	-----
Canal	4.20*	15.70*	-----	-----
Boca	2.86	4.27*	6.62*	-----
Bajos	1.35	8.55*	2.08	3.67*
(C)	Mogotes	Playita	Canal	Boca
Mogotes	-----	-----	-----	-----
Playita	6.50*	-----	-----	-----
Canal	5.30*	14.00*	-----	-----
Boca	10.39*	17.32*	6.06*	-----
Bajos	13.44*	25.50*	8.13*	0.58

Tabla V. Número de especies por categoría ecofisiológica en cada hábitat en la temporada de nortes (A), secas (B) y lluvias (C). Las especies estenohalinas y eurihalinas corresponden al componente marino.

(A)	Mogotes	Playita	Canal	Boca	Bajos
Estuarinas	0.00	1.00	0.00	1.00	3.00
Estenohalinas	8.00	6.00	5.00	7.00	0.00
Eurihalinas	2.00	2.00	5.00	4.00	0.00
Secundarias	0.00	0.00	1.00	0.00	5.00
(B)	Mogotes	Playita	Canal	Boca	Bajos
Estuarinas	0.00	1.00	0.00	1.00	2.00
Estenohalinas	11.00	4.00	11.00	6.00	1.00
Eurihalinas	2.00	1.00	9.00	5.00	0.00
Secundarias	0.00	0.00	1.00	1.00	3.00
(C)	Mogotes	Playita	Canal	Boca	Bajos
Estuarinas	0.00	1.00	0.00	1.00	3.00
Estenohalinas	4.00	3.00	6.00	7.00	0.00
Eurihalinas	3.00	2.00	5.00	13.00	0.00
Secundarias	1.00	0.00	1.00	0.00	5.00

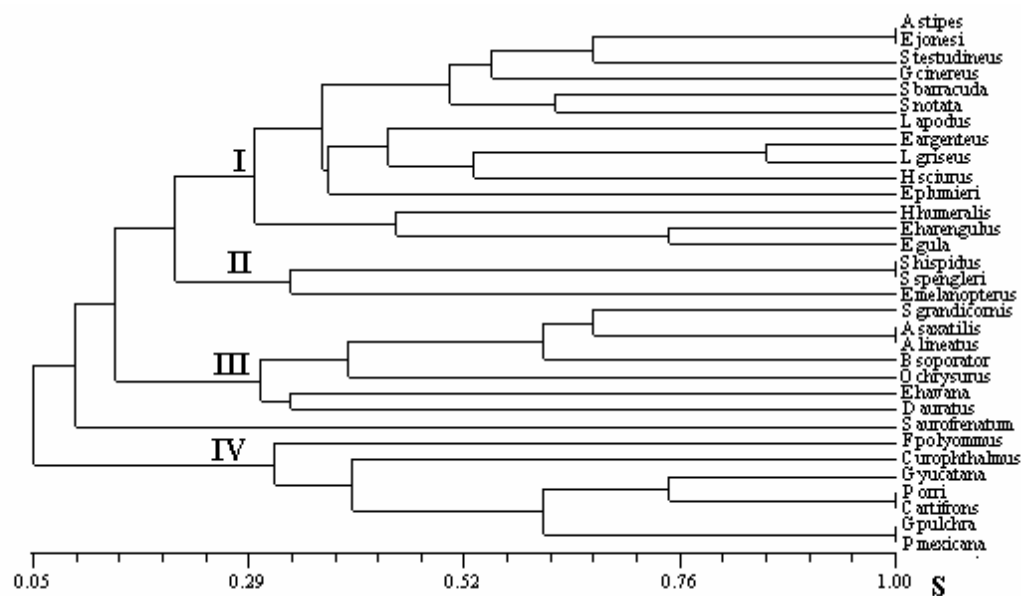


Figura 5. Grupos de especies de acuerdo con su distribución o permanencia en el sistema lagunar Río Huach. Se incluye la escala de similitud (S). I: especies de amplia distribución y permanencia, II: visitantes ocasionales, III: invasores arrecifales y IV: especies características de la zona de bajos.

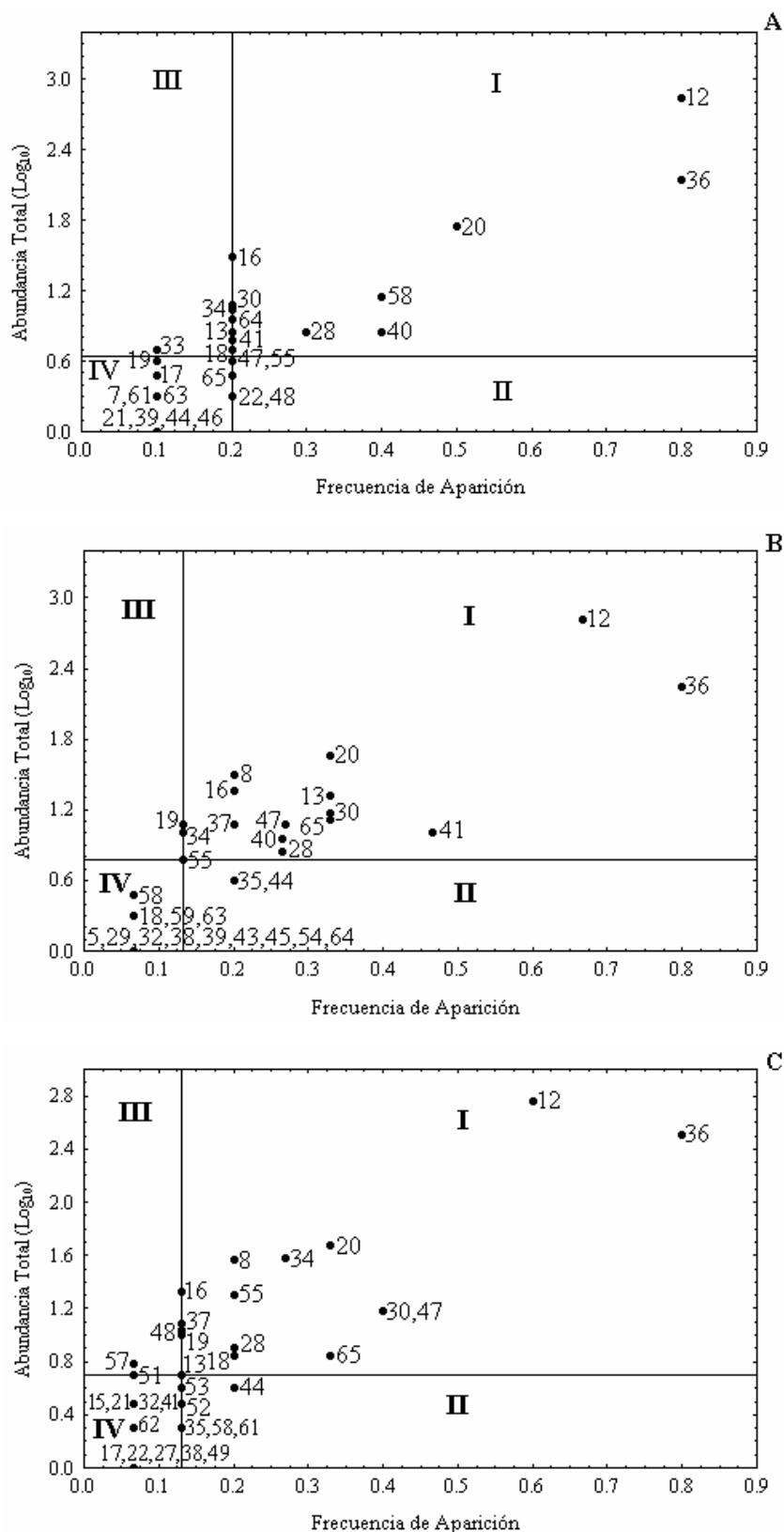


Figura 6. Dominancia en nortes (A), secas (B) y lluvias (C), de acuerdo con el diagrama de Olmstead y Tukey. Los números corresponden a la secuencia en la que se enlistan las especies en el Anexo II.

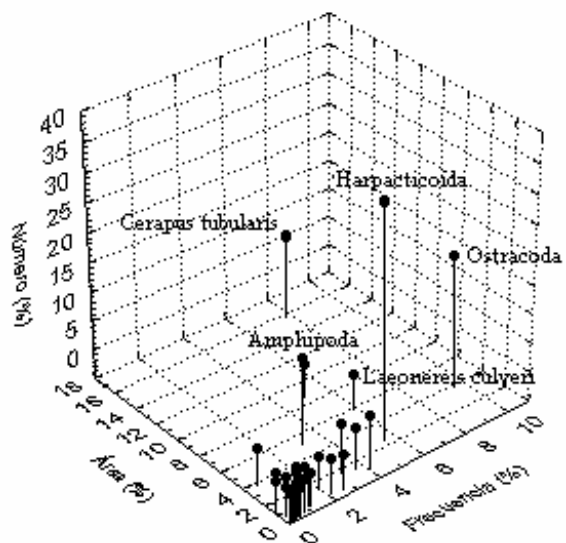
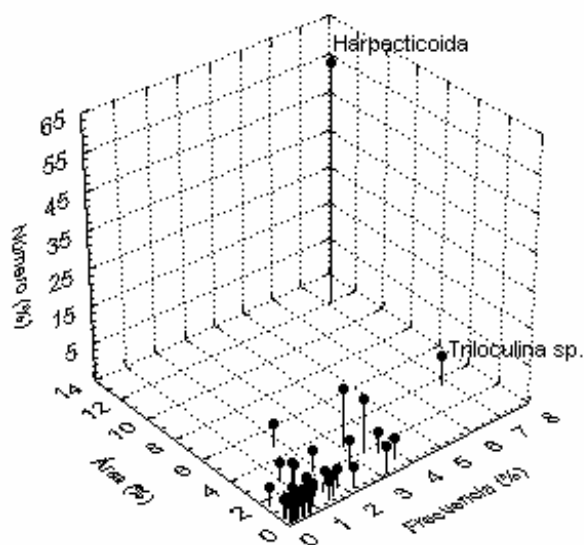


Figura 7. Principales componentes de la dieta de *A. stipes* (A) y *E. jonesi* (B), de acuerdo con su frecuencia, número y área ocupada, todos en porcentaje.

Tabla VI. Número de componentes alimenticios por grupo taxonómico explotado por *A. stipes* y *E. jonesi*, respectivamente. Los componentes no necesariamente corresponden a géneros o especies de presas.

	<i>A. stipes</i>	<i>E. jonesi</i>	Diferencia
Foraminíferos	13	6	7
Rotíferos	2	0	2
Bivalvos	9	7	2
Gasterópodos	3	8	5
Poliquetos	4	14	10
Ostrácodos	1	2	1
Copépodos	6	5	1
Cirripedios	1	0	1
Decápodos	1	4	3
Misidáceos	1	1	0
Estomatópodos	1	1	0
Isópodos	1	3	2
Tanaidaceos	1	4	3
Anfípodos	7	8	1
Insectos	6	2	4
Teleósteos	7	1	6
Materia	7	6	1
Vegetal			



Tabla VII. Componentes de la dieta de *F. polyommus*; se incluyen los porcentajes de frecuencia (F), abundancia (N) y área (A).

	<b>FO(%)</b>	<b>N(%)</b>	<b>A(%)</b>
<b>FORAMINIFERA</b>			
<i>Archaias angulatus</i>	5.98	20.19	7.02
<i>Cynbalopora squamosa</i>	2.56	0.36	0.49
<i>Peneroplis planatus</i>	8.55	16.98	7.02
<i>Polystomella</i> sp.	3.42	2.73	0.66
<i>Quinqueloculina</i> sp.	2.56	2.14	0.78
<i>Rotallia becarii</i>	2.56	0.83	0.29
<i>Triloculina</i> sp.	14.53	39.43	11.63
Soritidae (Fragmentos)	9.40		14.65
No determinados	3.42	1.43	0.62
<b>BIVALVIA</b>			
<i>Brachidontes</i> sp.	0.85	0.12	0.33
<i>Neritina virginea</i>	1.71	0.48	0.53
<i>Tellina</i> sp.	2.56	1.31	1.07
Ostriidae	0.85	0.12	0.08
Fragmentos bisales	1.71		1.07
<b>GASTEROPODA</b>			
<i>Cerithium eburneum</i>	0.85	0.12	0.16
<i>Truncatella caribeanus</i>	0.85	0.36	0.12
No determinados	1.71	0.59	0.74
Fragmentos (Mollusca)	5.13		6.52
<b>CRUSTACEA</b>			
No determinados	0.85	0.36	2.13
Fragmentos	1.71		11.57
<b>Ostracoda</b>	5.13	3.33	0.78
<b>Copepoda</b>			
Harpaticoida	1.71	8.55	0.37
<b>Decapoda</b>	0.85	0.12	0.49
<b>Amphipoda</b>			
<i>Cerapus tubularis</i>	0.85	0.12	0.49
No determinados	2.56	0.36	0.41
<b>MATERIAL VEGETAL</b>			
Algas filamentosas	0.85		0.49
<i>Halodule</i> sp.	0.85		0.37
<i>Thalassia testudinum</i>	1.71		0.86
<b>MONI</b>	6.84		20.14

Tabla VIII. Componentes de la dieta de *S. barracuda*; se incluyen los porcentajes de frecuencia (F), abundancia (N) y área (A).

	FO(%)	N(%)	A(%)
<b>DECAPODA</b>			
<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	4.55	5.88	14.82
<i>Farfantepenaeus</i> sp.	9.09	17.65	7.73
<b>TELEOSTEI</b>			
<i>Atherinomorus stipes</i>	59.09	52.94	50.66
<i>Bathygobius soporator</i>	4.55	2.94	2.41
<i>Eucinostomus</i> sp.	18.18	17.65	19.57
<i>Poecilia</i> sp.	4.55	2.94	4.81

## VI. DISCUSIÓN

### VI.1 Lagunas costeras

Entre las características hidrológicas de los sistemas estuarino-lagunares destacan la temperatura, la salinidad, el oxígeno disuelto y la profundidad (Aldeco y Salas de León, 1994; de la Lanza, 1994), por las variaciones espaciales y temporales que pueden llegar a presentar.

En el caso de la temperatura, ésta se ve afectada principalmente por las condiciones meteorológicas imperantes en cada época, así como también por la acción de los vientos que sean los dominantes a través del año (Botello, 1978). Sin embargo, para el caso particular del sistema lagunar Río Huach, en este período de estudio, la temperatura fue la única variable que no presentó cambios marcados, tanto en escala espacial como temporal.

La salinidad es de suma importancia, pues su distribución por lo general sigue un patrón establecido que influye en las condiciones ecológicas del sistema (Álvarez-Rubio *et al.*, 1986). De acuerdo con este gradiente salino, es posible distinguir zonas de influencia dulceacuícola, zonas estuarinas o de mezcla y zonas euhalinas, de notable influencia marina (Herrera-Silveira *et al.*, 1995; Tapia-García y Gracia-Gasca, 1997). En este caso, también se distinguieron estas zonas, pero por las características topográficas del sistema la zona de bajos (dulceacuícola) está separada del resto del sistema por una franja estrecha de manglar y se une al resto sólo en la época de lluvias; a su vez, la boca recibe la influencia de la laguna arrecifal adyacente. Los únicos aportes de agua dulce lo constituyen las precipitaciones pluviales. No se han identificado hasta el momento aportes subterráneos como pozas o manantiales.

El oxígeno disuelto es el producto de los procesos de respiración y fotosíntesis, por lo que resulta pertinente conocer sus fluctuaciones espaciales y temporales. Por ejemplo, la influencia de diversos fenómenos meteorológicos (nortes, huracanes) sobre el sistema lagunar propician un incremento en el intercambio gaseoso (de la Lanza, 1994). Para Río Huach fue evidente la influencia de los nortes, pues en esta época se presentaron los mayores niveles de oxígeno disuelto. En lo referente a la variación espacial, en la boca se presentaron las concentraciones más altas debido a la influencia que ejercen las mareas en esa zona, pues las fases mareales incrementan el proceso de oxigenación (Aldeco y Salas de León, 1994).

Tanto el oxígeno como la temperatura pueden presentar oscilaciones diurnas, fenómeno que es más evidente en el caso de esta última. A lo largo del día, el incremento en los valores de temperatura es notorio y es posible que durante la noche los mismos se hagan más homogéneos, eso sin descartar la presencia de una estratificación en sistemas de características no someras (Aldeco y Salas de León, 1994). En el caso del oxígeno, los trabajos que abordan esta perspectiva son escasos y por lo general se limitan a evaluaciones puntuales a diversas horas del día; además, presenta amplias variaciones debidas a las condiciones locales. Sin embargo, el contenido de materia orgánica y la actividad biológica pueden influir en la variación del oxígeno a lo largo del día (Contreras, 1985; de la Lanza, 1994).

En este caso, las mediciones se realizaron durante el día (entre las 13:00 y las 15:00 horas) y no se realizó ninguna evaluación explícita del contenido de materia orgánica. Por lo tanto, las mediciones fueron puntuales y no se pudo registrar todo el espectro de variación

que pudieron presentar el oxígeno y la temperatura. Los resultados, por lo tanto, sólo pueden ser comparados teniendo en cuenta estas condiciones.

La profundidad, se ve afectada principalmente por el régimen de mareas, aunque también los fenómenos climatológicos pueden influir en su expresión (Contreras, 1985). En Río Huach, la boca es la zona que recibe la mayor influencia de las mareas, y de hecho es una de las más profundas, junto con el canal lagunar; la laguna interior y la zona de bajos, por su relativo aislamiento del mar, se mantienen durante todo el año como las zonas más someras.

Finalmente, un aspecto que refuerza la importancia de los fenómenos meteorológicos como los nortes y los huracanes en los sistemas lagunares costeros, como en el caso que nos ocupa, es que éstos pueden funcionar como fuente de energía que facilite el movimiento del agua contenida (Aldeco y Salas de León, 1994). Con base en lo anterior, Río Huach puede clasificarse como una laguna costera controlada por la fricción del viento, donde la marea y el drenaje continental son de poca amplitud y la variación del viento será la que defina los patrones de circulación.

El hecho de que las mareas no presenten una variación espacial a escala regional refuerza lo anterior. Los registros mareográficos disponibles señalan que el régimen es mixto y semidiurno (dos pleamares y dos bajamares diarias), con un intervalo de oscilación diurna de 15 cm (Kjerfve *et al.*, 1982). La influencia del viento se observa, por ejemplo, en la formación del hábitat aquí denominado “playita”; en este proceso, la dinámica del oleaje (formado por los vientos, que van en dirección oeste) modifica el aspecto estructural y topográfico de la laguna interior (Herrera-Pavón, *com. pers.*), lo cual se aprecia principalmente en su fondo arenoso y de material conculífero. Este fenómeno ha sido

observado en otros sistemas lagunares, como el Mar Muerto en Oaxaca (Tapia-García y Gracia-Gasca, 1997).

## **VI.2 Heterogeneidad espacial y fluctuaciones temporales**

La heterogeneidad de hábitat del ambiente estuarino-lagunar tropical, aunada a la variabilidad temporal, actúa cualitativa y cuantitativamente sobre la composición de las comunidades de peces. En la región de la Laguna de Términos, una de las mejor estudiadas del país, se han delimitado cinco hábitats, los cuales son utilizados estacionalmente por diferentes especies de acuerdo a una programación sincronizada con las diferentes etapas de su ciclo de vida, optimizando la disponibilidad de recursos existentes en el área (Lara-Domínguez *et al.*, 1993).

En Río Huach se delimitaron cinco hábitats con base no sólo en los variables hidrológicas, sino considerando variables como el tipo de fondo (sustrato) y el tipo de vegetación (tanto sumergida como circundante), en un área mucho más pequeña (206.39 km<sup>2</sup>) que los 2500 km<sup>2</sup> de Laguna de Términos (Amezcu-Linares y Yáñez-Arancibia, 1980). La importancia de la vegetación acuática (algas, pastos o mangle) no sólo como un componente que añade complejidad estructural al ambiente acuático, sino como fuente de alimento y refugio para los peces, ha sido destacada por varios autores y bajo diferentes enfoques (Sogard *et al.*, 1987; Thayer *et al.*, 1987; Laegdsgaard y Johnson, 1995; Ornellas y Coutinho, 1998; Ley *et al.*, 1999; Miranda *et al.*, 2000; Ferreira *et al.*, 2001; Grenoulliet y Pont, 2001; Griffiths, 2001; Inoue y Nakano, 2001; Suárez *et al.*, 2001; Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001; Vono y Barbosa, 2001; Xie y Li, 2001).

La combinación de variables hidrológicas, sustrato y vegetación permitió la separación de los hábitats, de distintos niveles de complejidad y extensión, las cuales no se

evaluaron directamente. Con base en lo anterior, se pudo llegar a una zonificación del sistema. Este tipo de patrón es ecológicamente informativo, ya que se presenta de manera común y se aleja del modelo de los sistemas homogéneos, tradicionalmente preferido por los ecólogos (Pielou, 1977).

### **VI.3 Inventario íctico: nivel de precisión y nuevos registros**

Para la evaluación del inventario de la riqueza ictiofaunística del sistema lagunar Río Huach se tomaron básicamente dos aspectos: la utilización de diversas artes de pesca (chinchorro playero, atarraya, censos visuales y red agallera) y la recolecta en todos los hábitats que pudieron definirse, con base a esto se empleó el modelo de dependencia lineal para determinar la robustez del inventario, tomando como unidad de esfuerzo las horas-hombre acumuladas en campo.

Se escogió este modelo, que está basado en el concepto de que el número de especies recolectadas decrece de manera lineal a medida que aumenta el esfuerzo de colecta, porque se recomienda su aplicación cuando los taxones son bien conocidos o el área de estudio es relativamente pequeña y teóricamente se puede alcanzar una asíntota en un periodo finito de tiempo; además, supone que a medida que la lista de especies crece la probabilidad de añadir una nueva en un intervalo de tiempo disminuye proporcionalmente con relación con el tamaño actual de la lista, eventualmente alcanzando el cero (Soberón y Llorente, 1993; Moreno y Halffter, 2000).

En este caso, se requirió un esfuerzo acumulado de 21 horas para que el número de especies alcanzara una asíntota, al nivel de las 65 registradas; el ajuste al modelo nos permite decir que el inventario es confiable, porque ni duplicando el esfuerzo, bajo los supuestos teóricos subyacentes, se habría superado la diversidad registrada.

El patrón un tanto errático de la curva de acumulación observada, no es infrecuente, ya que se han observado comportamientos similares en inventarios realizados con grupos como los lepidópteros (León-Cortés *et al.*, 1998), puede explicarse por dos razones. La primera es el uso de artes de pesca alternativos al arte principal (chinchorro), como los censos visuales (tanto en un ciclo circadiano como durante el día) y la red agallera; la atarraya fue el único arte que no aportó nuevas especies a la lista.

El empleo de la red agallera permitió el registro de especies marinas como el sábalo (*Megalops atlanticus*), el macabí (*Elops saurus*), el robalo (*Centropomus undecimalis*) y el pámpano (*Trachinotus falcatus*); estas especies por lo general son grandes, de alta movilidad y con distribuciones aglomeradas en las cercanías del ecotono estuarino, por lo que puede presentarse un error de muestreo asociado al registro de las mismas (Winemiller y Leslie, 1992). Con los censos visuales se detectó la presencia de *Aetobatus narinari*, *Dasyatis americana*, *Carangoides bartholomaei* y *Halichoeres bivittatus*; estas especies, por sus hábitos (bénticos o pelágicos), tamaño y movilidad, no fueron accesibles para el resto de las artes empleadas. En el caso del registro de *D. americana*, cabe mencionar que en la bahía de Chetumal se ha reportado la presencia de *D. guttata* y *D. sabina* (Pimentel-Cadena, 2001; Schmitter-Soto *et al.*, 2001).

La segunda razón que explica el comportamiento de la curva de acumulación de especies es que durante el muestreo realizado en la época de lluvias de 2000 la influencia del huracán Keith modificó las condiciones del sistema lagunar; se presentó una marcada reducción en la salinidad, debida probablemente a las lluvias asociadas al meteoro. Estas condiciones permitieron el registro de especies como la sardinita (*Astyanax altior*) y el sábalo (*Megalops atlanticus*, juveniles) en la zona más interna del sistema. Con estos



resultados, se confirma la presencia de *A. altior* en los sistemas acuáticos del sur del estado, ya que se registró con anterioridad en la bahía de Chetumal (Pimentel-Cadena, 2001). De manera previa, se suponía que la especie tenía su límite sureño en los manglares de Vigía Chico, al norte de la reserva de la biosfera de Sian Ka'an (Schmitter-Soto, 1998).

Un aspecto que es pertinente resaltar es la gran diversidad que presenta la familia Gerreidae en Río Huach; el número de géneros y especies que se registraron ponen al sistema lagunar al mismo nivel (utilizando a la familia como punto de comparación) de sistemas reconocidos por la biodiversidad que contienen, como Laguna de Términos, Campeche y la Laguna Río Indio, en Florida (Aguirre-León y Yáñez-Arancibia, 1986; Matheson y Gilmore, 1995).

En cuanto a los nuevos registros, es necesario destacar los casos de *Anchoa belizensis*, *Harengula humeralis*, *Jenkinsia stolifera*, *Halichoeres bivittatus*, *Scarus iserti*, *Sparisoma aurofrenatum*, *Sparisoma rubripinne* y *Gnatholepis thompsoni*, debido a que constituyen nuevos registros para las aguas continentales del país. Un caso especial fue el de *A. belizensis*, la cual ha sido reportada para áreas totalmente dulceacuícolas, como el río Sibun, Belice (localidad tipo, a aproximadamente 20 km del mar), en Río Dulce y Lago Izabal, Guatemala y aparentemente en los ríos al este de Honduras (Thomerson y Greenfield, 1975; Whitehead *et al.*, 1988). Por lo tanto, se pensaba que la especie era el primer engráulido totalmente dulceacuícola conocido en Centroamérica; incluso Castro-Aguirre *et al.* (1999) mencionaron que parece evitar el contacto directo con los ambientes euhalinos que existen a lo largo de su área de distribución y señalaron como localidades continentales para México la bahía de Chetumal y la laguna de Bacalar, Quintana Roo, pero sin citar recolecciones concretas.

En cuanto a la supuesta confinación de *A. belizensis* a las aguas dulces y oligohalinas, los registros de la especie efectuados contradicen esta afirmación, ya que se capturó un ejemplar en la zona del canal lagunar, a una salinidad de 37 ppm (ECO-CH P 3855) y tres más en la boca del sistema, con salinidad de 9 ppm (ECO-CH P 5126). En el presente trabajo se considera a esta especie como un nuevo registro para las aguas continentales del país, porque es la primera vez que se confirma fehacientemente su presencia en aguas interiores.

Por su parte, *Harengula humeralis* es un pez marino, de hábitos pelágicos y que frecuente en los cuerpos de agua costeros, pudiendo encontrarse en los arrecifes de coral; puede formar grandes cardúmenes sobre los lechos de *Thalassia* (Froese y Pauly, 2001). En este trabajo se le registró en un intervalo de salinidad de 7-39.70 ppm, siendo más frecuente en la zona del canal lagunar, la cual presenta una gran cantidad de pastos marinos.

*Jenkinsia stolifera* también es un pez pelágico marino, usualmente presente en las aguas costeras. Forma cardúmenes y se alimenta del plancton (Froese y Pauly, 2001). Se capturó una sola vez, a 9 ppm de salinidad, en la zona de la boca. En la bahía de Chetumal, espacialmente cercana a Río Huach, se encuentra registrada *Jenkinsia lamprotaenia*, en diversos estadíos de vida (Schmitter-Soto *et al.*, 2001). En el caso de *H. bivittatus*, se trata de un pez marino que habita en los arrecifes, comúnmente en áreas rocosas y someras; es menos común en las zonas de pastos marinos y se alimenta de gasterópodos y otros peces (Froese y Pauly, 2001). Se registró también en la boca, a una salinidad de 38 ppm.

Los loros *Scarus iserti*, *Sparisoma aurofrenatum* y *Sparisoma rubripinne* (Scaridae) son peces arrecifales de hábitos herbívoros; sus diferencias ecológicas y por ende, de distribución, están correlacionadas con la edad y el tipo de sustrato en el cual es posible

localizarlos (Froese y Pauly, 2001). Se les registró en la zona de la boca y el canal lagunar, en salinidades que van de las 32 a las 38 ppm (los ejemplares se encuentran depositados con los números de catálogo ECO-CH P 3928, 3946, 3952, 3963, 3966, 3987 y 5110).

El gobio *Gnatholepis thompsoni* es un organismo de hábitos bénticos, que puede encontrarse en áreas abiertas sobre arena, roca o grava; se alimenta de los organismos y materia orgánica ligados a la parte superior del sustrato (Froese y Pauly, 2001). Se le capturó en la zona de la boca, a 9 ppm (el registro se encuentra depositado bajo el siguiente número de catálogo: ECO-CH P 5124).

El resto de los nuevos registros puede agruparse en dos categorías: nuevas localidades para aguas continentales del país y nuevos registros para aguas continentales del estado de Quintana Roo. En el primer caso (cfr. Castro-Aguirre *et al.*, 1999) encontramos a *Carangoides bartholomaei* (registrado con anterioridad para la Laguna de Alvarado, Veracruz), *Dasyatis americana* (Tampico, desembocadura del río Tuxpan y Laguna de Términos), *Scorpaena grandicornis* y *Eucinostomus havana* (Laguna de Términos, Campeche), *Kyphosus sectatrix* (Laguna de la Mancha, Veracruz) y *Abudefduf saxatilis* (desembocadura del Río Máquinas, Montepío, Veracruz).

Como nuevos registros para las aguas continentales de Quintana Roo, tenemos a *Lutjanus cyanopterus*, *Citharichthys spilopterus* y *Monacanthus ciliatus*. Para el caso particular de esta última, Castro-Aguirre *et al.* (1999) mencionaron que no existe información referente al valor de salinidad relacionada con su captura; en el presente estudio, se registró en aguas euhalinas (34 ppm).

Para finalizar este apartado, es conveniente señalar que cualquier estudio de la diversidad de peces depende del conocimiento de la fauna regional, pero frecuentemente se

asume que las listas de especies conocidas son un indicador confiable de los que se esperaría en otro tiempo (Robins, 1991). En el caso de la zona costera de Quintana Roo, la ictiofauna de las lagunas costeras ha sido poco estudiada; centrándonos en la parte sur de la costa quintanarroense, de la que forma parte el sistema lagunar de Río Huach, existe el trabajo realizado por Avilés-Torres *et al.* (2001).

En dicho trabajo se analizaron los patrones espaciales de composición y diversidad de los peces que habitan en las lagunas costeras de dicha región, determinándose la existencia de dos complejos lagunares (norte y sur), con marcadas diferencias en términos de composición y riqueza, así como en las categorías ecológicas de las especies; estas diferencias pueden atribuirse al hecho de que los sistemas del complejo sur (como Río Huach y Xcalak) presentan comunicación permanente con el mar y una mayor heterogeneidad, lo que redundaría en una mayor diversidad.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo pueden influir en el patrón espacial arriba considerado; para determinar su grado de influencia se requiere de una futura evaluación, en la cual se realice un muestreo más sistemático (desde el punto temporal y de heterogeneidad de hábitats) en el resto de las lagunas costeras de la zona, similar al realizado en Río Huach.

Estudios futuros deberán, en la medida de lo posible, ayudar a comprender la importancia de los procesos locales y regionales en la determinación de la diversidad local. Si los patrones de riqueza se encuentran controlados por procesos regionales, se espera que la riqueza local crezca regularmente con un incremento en el suministro regional de especies. Si por el contrario los factores locales son más importantes, más allá de cierto nivel de la riqueza regional, la riqueza local cesará de crecer a medida que los factores locales

impongan límites al tamaño de la comunidad. El primer proceso se conoce como *muestreo proporcional* y el segundo como *saturación* (Findley y Findley, 2001).

#### **VI.4 Análisis de la comunidad de peces**

En el presente estudio, los cambios más significativos se presentaron entre hábitats, no entre épocas. En términos de la composición, la zona de bajos es el hábitat más disímil en todas las épocas; sus características someras e hipohalinas, aunadas al tipo de sustrato y vegetación circundante (halófitas), sólo permitió la presencia de especies secundarias altamente tolerantes a los cambios en las condiciones ambientales, como “*Cichlasoma urophthalmus* y *Gambusia yucatanana*.”

En el caso de la diversidad, la playita es la que difiere en todas las épocas; este hábitat se caracteriza por la abundancia de *Atherinomorus stipes* y *Eucinostomus jonesi*, además de la presencia de especies como *Eucinostomus melanopterus*, *Sphoeroides testudineus* y *Sphyraena barracuda*. Por lo general presentó bajos valores de equitatividad y de riqueza, con excepción de la época de lluvias en la cual se registraron nueve especies. Al considerar el tipo de hábitat y las categorías ecofisiológicas, una vez más destacó la zona de bajos, pues la alta representatividad de especies secundarias y el bajo número que presentaron las categorías restantes, influyeron de manera determinante en la desviación del supuesto de independencia entre ambos criterios. En términos numéricos, la mayoría de las especies pertenecen al componente marino; este patrón corresponde al que se presenta en los sistemas estuarino-lagunares, pues las especies talasogénicas pueden tolerar distintos grados de salinidad y presentan distintos grados de adaptación a las condiciones del medio (Torres-Orozco, 1994).

El concepto de especies dominantes en los sistemas tropicales, debe incluir un mayor número de variables ecológicas, como su abundancia numérica, su abundancia en peso, su distribución amplia dentro de los límites convencionales del ecosistema bajo estudio y elevada frecuencia (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985). Aquí se consideraron únicamente la frecuencia de aparición y la abundancia numérica; la primera como indicador de la distribución de las especies dentro del sistema y la segunda como medida de la importancia de cada una en la comunidad.

*A. stipes* y *E. jonesi*, en consideración con los valores que presentan en estas características y su presencia dentro del sistema lagunar en todas las épocas del año, son por mucho las especies dominantes de la comunidad; con anterioridad, la sardinita cabezona ha sido reportada entre las especies mejor representadas (en términos numéricos) en los hábitats formados por las raíces de mangle ubicados en la parte noreste de la Bahía de Florida (Ley *et al.*, 1999). Pimentel-Cadena (2001) reportó resultados similares a los de este estudio en la bahía de Chetumal, con la diferencia de que *E. jonesi* sólo se consideró dominante en época de nortes.

Alrededor de éstas se encuentra un número variable (dependiendo de la época del año) de otras especies con distinto grado de representatividad: comunes, ocasionales y raras. El papel de las especies dominantes en la función de la comunidad es importante, pues las diferencias en riqueza y diversidad en cada hábitat están relacionadas con su distribución espacial y temporal; presentan estrategias biológicas y ecológicas con una programación espacial y temporal, relacionadas con el hábitat que utilizan dentro del sistema. Estas características les permiten influir y controlar la estructura de los hábitats dentro del ecosistema (Díaz-Ruiz *et al.*, 1998; Sánchez y Rueda, 1999).

Las especies pueden ubicarse en dos categorías, de acuerdo con el tipo de respuesta con la que hagan frente a la heterogeneidad ambiental; las que toleran una amplia gama de condiciones ambientales y son capaces de colonizar diferentes hábitats se consideran *eurioicas*, mientras que aquellas altamente especializadas y restringidas a nichos o hábitats específicos se denominan *estenoicas* (Heydemann, 1979).

En este caso, el análisis de asociación permitió detectar grupos de especies con base en su representatividad espacial y temporal; el primer grupo corresponde a especies de amplia distribución y permanencia. En el segundo grupo se presentan especies de distribución espacial o temporal restringida, correspondientes a los visitantes ocasionales (e.g. *S. hispidus* y *E. melanopterus*). En el tercer grupo a los invasores arrecifales de distribución restringida, como *Abudefduf saxatilis* y *Ocyurus chrysurus*. El cuarto grupo corresponde a especies permanentes de distribución restringida, exclusivas de las zonas de bajos (e.g. *Cyprinodon artifrons* y *Poecilia orri*); mientras que hay 15 de especies sólo registradas en un hábitat y una época, como es el caso de *Citharichthys spilopterus* y *Archocentrus octofasciatus*.

En resumen, los resultados obtenidos en este estudio parecen indicar que la estructuración espacial del sistema lagunar tiene mayor influencia en la expresión de los atributos comunitarios que la fluctuación temporal. Sin embargo, en el análisis de la estabilidad de la comunidad se debe considerar la aplicación de modelos nulos que permitan determinar la realidad de este patrón, además de los factores o procesos causales (Madrid *et al.*, 1993). También, habría que considerar las diferencias que se presentan entre los estadios juveniles y adultos, pues al presentar aptitudes de colonización y permanencia divergentes

(Torres-Orozco, 1994), pueden influir en las inferencias que se realicen sobre la estabilidad comunitaria, tanto en tiempo como espacio.

### **VI.5 Análisis trófico**

El alimento es el recurso a través del cual se pueden evaluar las dimensiones espaciales y conductuales de los nichos y la manera más fácil de determinar el aporte de los componentes alimentarios en la dieta es a través de su tamaño y su identidad taxonómica (Hespenheide, 1975). Esto se basa en la premisa de que la dieta de los peces es un reflejo de los alimentos que están disponibles en el ambiente (Jiménez-Badillo y Nepita-Villanueva, 2000).

Por lo general, las observaciones sobre la dieta se basan en el estudio del contenido estomacal de los peces, pues constituye una manera de inferir los hábitos alimentarios, las condiciones del hábitat de las especies y también la ecología y relaciones fisiológicas entre especies afines (Aguirre-León y Yáñez-Arancibia, 1986). Además, los hábitos alimentarios de los peces se relacionan con la productividad, la variabilidad espacial del hábitat, el reparto de los recursos y la teoría de forrajeo óptimo (Livingston, 1984).

Entre las limitaciones metodológicas, un aspecto sobresaliente es que muchos estudios sobre la dieta de los peces presentan los datos ya sea por peso, volumen y números o frecuencia de aparición; sin embargo una simple medición por sí sola puede llevar a una mala interpretación, ya que no son suficientes para completar el cuadro de importancia de las diversas categorías de la dieta de manera aislada (Arenas-Granados y Acero, 1992; Motta *et al.*, 1995). Existen índices compuestos, como el valor de importancia relativa, que proporcionan una visión más precisa del componente alimenticio en la dieta al tomar en cuenta no sólo una medida sino varias (e.g. volumen, cantidad y frecuencia de aparición).



Sin embargo, no se utilizan de manera amplia y se sigue dando preferencia a evaluar cada tipo de medición de manera individual (Wallace, 1981; Motta *et al.*, 1995).

Otro punto a considerar es que resulta imposible obtener muestras aleatorias debido a que el contenido de un estómago no representa una muestra de esta naturaleza con respecto a la población. Por lo tanto es necesario estimar la diversidad trófica a través de un número ponderado de estómagos que permita asegurar que los valores obtenidos son representativos de lo que se está tratando de cuantificar (Hurtubia, 1973).

Teniendo en cuenta todo lo anterior, en el presente trabajo se abordó el estudio del contenido estomacal de algunas especies de la comunidad, para obtener una visión somera y general del flujo de energía a través del sistema. Si bien el análisis es estático, ya que no se consideran las variaciones espaciales y temporales de la dieta, permite esbozar la transferencia energética en el sistema lagunar. Para ello, se consideraron las especies dominantes (*A. stipes* y *E. jonesi*), uno de los posibles depredadores tope (*S. barracuda*) y la especie estuarina mejor representada (*F. polyommus*), utilizando la frecuencia de aparición, la abundancia numérica y el porcentaje de área cubierta por cada uno de los componentes alimenticios como medida de su importancia.

La sardinita cabezona (*A. stipes*) se alimenta principalmente de copépodos harpaticoideos (de alta representatividad con base en los tres criterios utilizados) y del foraminífero *Triloculina* sp. (debido a su frecuencia de aparición). Lo primero no es de extrañar, pues la especie basa su alimentación en distintos miembros del orden Copepoda; sin embargo, se había considerado que los foraminíferos tenían escasa representatividad en su dieta (Pan y Ortaz, 1987; Ortaz y Guerra, 1989). El resto de los componentes registrados pueden considerarse como secundarios, debido a su baja representatividad. Pudiera pensarse

que los foraminíferos constituyen un elemento alimenticio accidental; sin embargo, no se encontraron grandes cantidades de sedimento en los estómagos, lo que descartaría dicha posibilidad.

Dos particularidades de la dieta de *A. stipes* que no habían sido reportadas son la presencia de juveniles de la misma especie y de larvas de peces arrecifales en los contenidos estomacales. Si bien el canibalismo se encuentra ampliamente difundido en la naturaleza, particularmente en los peces, no es fácil entender porqué los individuos se alimentan de sus congéneres. Dos variantes principales de esta conducta pueden encontrarse en la naturaleza: el heterocanibalismo, que implica alimentarse de individuos conespecíficos no emparentados y el canibalismo filial, donde los individuos se alimentan de su prole. Algunas especies son tanto heterocaníbales como caníbales filiales, mientras que otras parecen ser principalmente caníbales filiales; la presencia y grado de extensión de este tipo de conductas generan distintos patrones adaptativos en las especies en las cuales se presentan (Fitzgerald, 1992; Vinyoles *et al.*, 1999; DeWoody *et al.*, 2001).

Con los datos obtenidos, no es posible determinar con certeza si *A. stipes* es una especie con tendencias heterocaníbales o si presenta canibalismo filial y la aparición de larvas de peces propiamente arrecifales, pertenecientes a las familias Labrisomidae y Gobiidae así como de individuos de *Pomatomus saltatrix* en el contenido estomacal de individuos capturados en la zona euhalina del sistema, dan una idea de lo generalista que puede llegar a ser la sardinita en sus hábitos alimenticios.

Por su parte, *E. jonesi* basa su alimentación en copépodos harpaticoideos, anfípodos tubícolas (*Cerapus tubularis*), ostrácodos y poliquetos como *Laeonereis culveri*; el resto de los componentes puede ser considerado como complemento de la dieta. Esto coincide con lo

señalado en otros estudios, donde se considera a los guerreidos como peces eurihalinos de gran importancia ecológica, pues cumplen una función definida en la red trófica de los ecosistemas lagunares costeros; su espectro trófico es muy amplio y diverso, son consumidores bénticos de primer orden que se alimentan de diferentes invertebrados de la infauna, asociados a sustratos de arena o arena-fango y sustratos duros de guijarros o conchas (Arenas-Granados y Acero, 1992; Aguirre-León y Yáñez-Arancibia, 1986).

*F. polyommus*, de acuerdo con los resultados obtenidos, se alimenta principalmente de foraminíferos, bivalvos y gasterópodos a través de la ingestión de sedimento. Esta particularidad le permite habitar en sitios como la “playita”, donde este tipo de presas al parecer se encuentran más disponibles. Se sabe que la especie, en sus primeras etapas de vida, se alimenta principalmente del fitoplancton; durante las etapas posteriores de su desarrollo, cambia a una dieta basada en anfípodos y foraminíferos (Lizárraga-Véliz y Vega-Cendejas, 1994).

El carácter ictiófago de *S. barracuda* es bien conocido (Sierra *et al.*, 1994; Vega-Cendejas *et al.*, 1994) así como el hecho de que completa su dieta con diferentes grupos de invertebrados. En el presente estudio, los componentes principales de la dieta fueron *A. stipes* y *Eucinostomus* sp., encontrándose como complementos de la misma decápodos del género *Farfantepenaeus*.

En un estudio de esta naturaleza, por más descriptivo que sea, no puede pasarse por alto el hacer mención acerca de las características de los diferentes grupos presa, sobretodo de aquellos más representativos.

La meiofauna, entre las que se encuentran grupos como bivalvos, poliquetos, copépodos bénticos (harpaticoideos) y foraminíferos, se encuentra en los estuarios alrededor

del mundo de manera abundante y sirve como alimento para una variedad de niveles tróficos superiores. Son particularmente importantes los copépodos, especialmente para los juveniles de peces, pues contienen altas cantidades de los ácidos grasos que requieren; por ello, con pocas excepciones constituyen el taxón más abundante de la meiofauna que se encuentra en los contenidos estomacales de los peces que se alimentan del bentos (Fitzhugh y Fleeger, 1985; Coull, 1999). Otros grupos, como los bivalvos y poliquetos, pueden ser una fuente de alimento potencial que por lo general es subutilizada por los peces que habitan en sitios con alta diversidad de presas, como las zonas de pastos marinos (Frame, 1974; Motta *et al.*, 1995).

En el presente trabajo no se realizó una evaluación explícita de la disponibilidad de las presas en el medio; sin embargo, grupos como los foraminíferos, moluscos (gasterópodos y bivalvos), poliquetos y tanaidáceos se encuentran bien representados en el sustrato (Barrientos-Medina *et al.*, 2001); esto explicaría su abundancia en la alimentación de la sardinita cabezona y la mojarrita esbelta.

Al considerar los altos valores de amplitud de nicho que presentan *A. stipes* y *E. jonesi*, junto con su condición de especies dominantes, surge la inquietud de señalar cuáles serían los factores, procesos o mecanismos que permiten la coexistencia de estas dos especies. En la teoría ecológica se señala que la coexistencia se ve favorecida cuando se presenta un espaciamiento regular a lo largo de una sola dimensión del nicho y un incremento en el número de dimensiones importantes, así como la separación a lo largo de dimensiones complementarias; en esto pueden estar involucradas todas las posibles combinaciones de dimensiones: de tipos de alimento y hábitat, de tipo de alimento y tiempo,

de hábitat y hábitat (diferenciales horizontales y verticales) y tipos de alimento con tipos de alimento (Schoener, 1974).

Por lo general las dimensiones de hábitat son más importantes que las dimensiones alimenticias y éstas a su vez son más importantes que las dimensiones temporales; la causa es que el espacio y la conducta son más fáciles de subdividir que el alimento. La especialización en los métodos de búsqueda, captura y manejo del alimento es el mecanismo que por lo general permite la división del espacio a diferentes escalas (Hespenheide, 1975).

En el caso de los peces las diferencias en microhábitats, los cambios debidos a la diferencia entre sexos, localidades (geográficas) y edades, la diversidad de especies presa (diversidad trófica), la complejidad estructural del hábitat, así como las diferencias que se presentan en los patrones espaciales o temporales de uso y disponibilidad de los recursos son factores que optimizan la segregación de nichos, disminuyendo la competencia y favoreciendo la coexistencia (Hurtubia, 1973; Ross, 1977; Werner y Hall, 1979; Gardner, 1981; Crowder y Cooper, 1982; Vega-Cendejas, 1990; Castillo-Rivera *et al.*, 1994; Peterson y Winemiller, 1997; Winemiller, 1995; Herler, 1999; Faria y Almada, 2001; Simpfendorfer *et al.*, 2001; Sone *et al.*, 2001).

En el caso que nos involucra, tanto *A. stipes* como *E. jonesi* presentan un amplio espectro trófico y se alimentan de grupos presa similares, por lo cual se podría pensar que entre ellas se presenta algún fenómeno de competencia. Sin embargo la sobreposición es baja, lo cual sugiere que las especies si bien utilizan recursos similares, lo hacen en formas diferentes. Las causas de estas diferencias pueden ser varias.

La sardinita cabezona, al igual que otros miembros de la familia Atherinidae, presenta diversas adaptaciones morfológicas que le facilitan el consumo de presas que

habitan en diferentes partes de la columna de agua; además, es una especie que no depende enteramente de la visión para localizar a sus presas, lo que le permite alimentarse por la noche y puede ajustar su fenología a las condiciones ambientales, al igual que otros aterínidos (Pan y Ortaz, 1987; Ortaz y Guerra, 1989; Rooker y Dennis, 1991; Conand, 1993; Humphries, 1993). Por su parte, la mojarrita esbelta (al igual que otros guerreidos) es principalmente un consumidor béntico, con una boca protractil adaptada para tal fin; si bien no se conocen muchos aspectos de la ecología de la especie, es probable que se alimente durante el día y se oculte durante la noche, como otros miembros de la familia (Álvarez-Guillén *et al.*, 1986; Rooker y Dennis, 1991; Lizárraga-Véliz y Vega-Cendejas, 1994).

Estas diferencias, aunadas al hecho de que explotan diferentes componentes alimenticios por grupo taxonómico y en cantidades variables, les permiten actuar como los principales generalistas del sistema, sin que existan presiones de competencia entre ambas; sin embargo, sí pueden influir de manera significativa en la estructura de sus comunidades presa. Para determinar su grado de influencia, sería necesario disponer de más detalles sobre las historias de vida, tanto de los depredadores como de las presas (Thrush, 1999).

Entre los puntos de vista en los cuales se pueden abordar los estudios sinecológicos se encuentra el trofodinámico, que enfatiza la condición de las relaciones tróficas o de disponibilidad energética dentro de la comunidad con los procesos de asociación. Los organismos pueden ser agrupados en una serie de niveles tróficos más o menos discretos (los cuales no necesariamente son divisiones tajantes): productores, consumidores primarios, consumidores secundarios, etc., cada uno de los cuales depende sucesivamente del nivel precedente como fuente de energía; mientras más alejado este un organismo de la fuente

inicial de energía, es menos probable que dependa solamente del nivel trófico precedente como fuente de energía (Lindeman, 1942).

En el presente trabajo, utilizando a las especies dominantes y a uno de los aparentes depredadores tope del sistema, se puede realizar un esbozo de la comunidad desde este punto de vista. Tanto la sardinita cabezona como la mojarrita esbelta son especies generalistas y pueden considerarse como omnívoras; se alimentan de una notable diversidad de organismos que habitan tanto en la columna de agua como en el fondo. Además, son o pueden ser parte importante de la dieta de la barracuda, con lo cual estarían jugando un papel importante en el flujo de materia y energía dentro del sistema lagunar de Río Huach.

No es vano realzar los papeles que juegan tanto los organismos omnívoros como los depredadores tope dentro de los ecosistemas acuáticos, ya que ambos grupos son importantes al influir en la estructura y función de las comunidades. Por ejemplo, pueden afectar la abundancia local de las presas de distintas maneras, teniendo así una notable participación dentro de los procesos tróficos y energéticos de las comunidades estuarinas (Pringle y Hamazaki, 1988, 1997; Hyxon y Beets, 1993; Harding y Mann, 2001).

Antes de terminar con este apartado, relacionado con el análisis trófico, conviene subrayar tres aspectos: por qué partes de organismos incompletos (fragmentos, escamas, huesos) se consideraron como componentes alimenticios diferentes a las categorías taxonómicamente distinguibles, la exclusión de los nemátodos del análisis de los contenidos estomacales y los resultados anexos obtenidos del análisis de la dieta.

Ciertas partes de los organismos presa se consideran como categorías alimenticias diferentes para reflejar, en la medida de lo posible, los procesos diferenciales de adquisición de las presas por parte de los depredadores. Por ejemplo, los organismos completos pueden

ingerirse por succión, mientras que las partes pueden ser el indicio de un ataque o mordida; si bien estas partes pueden ser un componente significativo del espectro trófico, no hay que olvidar que su representatividad está sujeta a cambios ontogénicos y entre especies de distintos gremios (Motta *et al.*, 1995; Peterson y Winemiller, 1997).

Los nemátodos se excluyeron del análisis trófico porque no se pudo precisar si eran de vida libre o parásitos; además, se ha señalado que su valor nutricional para los peces es cuestionable, a pesar de su abundancia en la meiofauna (Motta *et al.*, 1995).

Se obtuvieron nuevos registros de copépodos, encontrados en los tractos digestivos de *E. jonesi*: *Halicyclops caneki* y *Neocyclops ferrari* (Suárez-Morales y Avilés-Torres, 2002); además, se espera la descripción de una nueva especie, del género *Schizopera*, encontrada en el estómago de *A. stipes* (Suárez-Morales, *com. pers.*).

Para finalizar con la presente sección, es pertinente realizar una breve reflexión sobre el papel que juegan los parásitos no sólo en las cadenas tróficas, sino en la función y estructura de los ecosistemas. A pesar del poco esfuerzo que se ha hecho para valorar el papel que juegan en estos aspectos, se sabe que los parásitos pueden actuar como depredadores tope al causar una amplia variedad de impactos sobre sus hospederos: pueden modificar su conducta y su dinámica poblacional, llegando incluso a modificar la estructura de las comunidades; esto último se relaciona con la presencia de parásitos “angulares”, que utilizan un grupo de hospederos relacionados o con la de parásitos selectivos, que atacan principalmente a las especies dominantes (Moyle y Cech, 1988; Marcogliese y Cone, 1997; Museth, 2001).

En este estudio, se detectó la presencia de metacercarias de la familia Bucephalidae (en las escamas de *A. stipes*) y de acantocéfalos como *Gordiorhyncoides bullocki* e



*Illiosentis* sp., ambos en los tractos digestivos de *A. stipes* y *E. jonesi*. Estos acantocéfalos constituyen nuevos registros tanto geográficos como de hospederos (Avilés-Torres y Monks, 2002).

#### **VI.6 Río Huach: entre el desarrollo y la conservación**

El sistema lagunar de Río Huach se enfrenta, quizá en corto plazo, a una fuerte disyuntiva: constituirse en una zona protegida, la cual quedaría bajo la jurisdicción del Parque Marino “Arrecifes de Xcalak” o sufrir los impactos del megadesarrollo turístico denominado Costa Maya.

El primer caso, que es el anhelo de los pescadores que habitan en las cercanías del sistema como los de Xcalak (Herrera-Pavón, *com. pers.*), la declaración de Río Huach como zona protegida podría traer beneficios como el aumento en la frecuencia y abundancia de especies de valor comercial. Esto se alcanzaría a través de la protección de la biomasa reproductiva, proporcionar una fuente de reclutamiento para zonas aledañas, reabastecimiento poblacional de áreas pesqueras por medio de la emigración, mantener la estructura natural de las poblaciones, mantenimiento de áreas no alteradas y seguridad contra planes de manejo pesquero fallidos (Sumaila, 1998; La Mesa y Vacchi, 1999).

En el aspecto ambiental, este estudio proporciona una línea de base sobre la cual se podrían evaluar los efectos del desarrollo turístico sobre el sistema, utilizando algunas especies como grupo indicador (ej. Gerreidae) o bien, empleando índices compuestos como el índice de integridad biótica (IIB). Estas estrategias son de las más viables para realizar estudios sobre la biodiversidad y conservación, pues permite evitar problemas metodológicos relacionados con el financiamiento y el tiempo (Favila y Halffter, 1997). Este punto es particularmente importante, pues con la autorización por parte del Instituto

Nacional de Ecología para construir un complejo turístico con una densidad de 20 cuartos por hectárea, se ha empezado a ejercer una presión antrópica en la región cercana a Río Huach.

Evidentemente, no cualquier grupo puede ser utilizado como indicador, ya que debe reunir características como el comprender un gremio rico y bien definido, con suficiente información acerca de su taxonomía e historia natural, ser de fácil captura y cuya recolección no afecte su propia conservación. Los datos obtenidos de su análisis deben proporcionar suficiente información acerca de su estructura y función así como su interacción con otros miembros de la comunidad y sobre los cambios en la biodiversidad que sean el resultado de diferentes condiciones (incluyendo los disturbios antropogénicos), entre otros (Pearson y Casola, 1992; Brown, 1997; Delfín y Burgos, 2000).

Por otra parte, el IIB integra información obtenida a varios niveles (individuo, población, comunidad) y su principal ventaja es contar con una base ecológica amplia, ser sensible a diferentes tipos de perturbación y producir resultados biológicamente significativos y reproducibles. En contraparte, su aplicación requiere de una riqueza específica al menos moderada, un trasfondo de información extensivo y debe ser modificado para diferentes regiones ecológicas (Fausch *et al.*, 1990).

Los peces que habitan en el sistema bien podrían ser utilizados en la generación de un índice de integridad, que permita evaluar las condiciones del ambiente; los datos aportados por el presente trabajo bien podrían considerarse como una referencia a las condiciones prístinas del sistema (“control”), los cuales deberán compararse con datos obtenidos después de la instalación y operación de los complejos turísticos, para encontrar patrones diferenciales que lleven a una evaluación del impacto ocasionado. En esta

evaluación no se considerarán los cambios en composición, diversidad y estructura trófica de manera aislada, como es lo usual (Livingston, 1984; Salvadores y Reséndez; 1990; Avilés-Torres *et al.*, 2001), sino que podrán integrarse para obtener una visión más completa y medir los efectos a varios niveles.

## VII. CONCLUSIONES

La ictiofauna del sistema lagunar Río Huach comprende 65 especies, destacando la familia Gerreidae en términos de su diversidad taxonómica (4 géneros y 9 especies); se reportan ocho especies no registradas con anterioridad en aguas continentales mexicanas: *Anchoa belizensis*, *Harengula humeralis*, *Jenkinsia stolifera*, *Halichoeres bivittatus*, *Scarus iserti*, *Sparisoma aurofrenatum*, *S. rubripinne* y *Gnatholepis thompsoni*.

Las variables hidrológicas, el tipo de sustrato y el tipo de vegetación (sumergida y circundante), muestran una zonificación espacial en el sistema, que incluye cinco hábitats claramente separados por sus diferencias en las condiciones antes mencionadas.

La salinidad fue la única variable hidrológica que presentó variaciones significativas, considerando tanto el patrón espacial arriba mencionado y las fluctuaciones climáticas propias de la región. El oxígeno disuelto y la profundidad presentaron cambios significativos sólo si se consideran las escalas espacial y temporal por separado, sin influencia de la interacción época-hábitat.

La comunidad de peces presentó cambios significativos, en los atributos que se consideraron, únicamente en escala espacial; la estructuración y complejidad de los hábitats, no evaluadas directamente pero consideradas en la separación de hábitats, parecen influir en mayor grado que las fluctuaciones temporales en la comunidad.

*Atherinomorus stipes* y *Eucinostomus jonesi* fueron las especies dominantes en la comunidad a lo largo del ciclo climático estudiado. Su condición de especies euritópicas y generalistas (en términos de su dieta) les permite tener una buena representatividad espacial y temporal en el sistema. Ambas especies coexisten debido a la separación que presentan en la forma de utilización de los estados de recurso alimenticio, a pesar de que ambas se alimentan de presas comunes.

El análisis de los contenidos estomacales indicó que las especies arriba citadas, junto con *Sphyraena barracuda*, juegan un papel muy importante dentro de la transferencia de materia y energía dentro del sistema. Las primeras por su condición de especies omnívoras y de amplia distribución, mientras que la segunda es uno de los depredadores tope, aparentemente. Se obtuvieron nuevos registros de copépodos (*Halicyclops caneki*, *Neocyclops ferrari*) y de parásitos (*Gordiorhynchoides bullocki*, *Illiosentis* sp.); la descripción de una nueva especie de copépodo del género *Schizopera* está en proceso.

## **RECOMENDACIONES**

Se recomienda realizar estudios similares en otros ecosistemas lagunares del estado, lo cual permitirá obtener un mejor conocimiento tanto en el funcionamiento de estos sistemas, como de las especies que habitan en ellos, sobre todo si tenemos en cuenta la relación que las lagunas costeras guardan con biotopos cercanos, como los arrecifes de coral.

En futuros estudios, deberá contemplarse la evaluación directa de la complejidad estructural de cada hábitat. Esto permitirá el diseño de estrategias de muestreo más precisas, para aumentar el nivel de inferencias ecológicas que puedan extraerse del estudio de la comunidad de peces.

**LITERATURA CITADA**

- Aldeco, J. y D.A. Salas de León. 1994. Física. pp: 75-198. En G. De la Lanza E. y C. Cáceres M. (eds.). Lagunas costeras y el litoral mexicano. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz.
- Álvarez-Cadena, J. N. y U. Ordóñez-López. 1992. Ictioplancton de la laguna arrecifal de Puerto Morelos. III Congreso Nacional de Ictiología. Oaxtepec. p. 44.
- Álvarez-Guillén, H., M.C. García-Abad, M. Tapia-García, G.J. Villalobos-Tapia y A. Yáñez-Arancibia. 1986. Prospección ictiológica en la zona de pastos marinos de la laguna arrecifal en Puerto Morelos, Q. Roo, verano de 1984. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 13(3): 317-336.
- Álvarez-Rubio, L.F. Amezcua-Linares y A. Yáñez-Arancibia. 1986. Ecología y estructura de las comunidades de peces en el sistema lagunar Teacapán-Agua Brava, Nayarit, México. An. Inst. Cienc. Mar. Limnol. UNAM. 13(1): 185-242.
- Aguirre-León, A. y A. Yáñez-Arancibia. 1986. Las mojarra de la laguna de Términos: taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica. (Pisces: Gerreidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 13(1): 369-444.
- Amezcua-Linares, F., M. Álvarez Rubio y A. Yáñez-Arancibia. 1987. Dinámica y estructura de la comunidad de peces en un sistema ecológico de manglares de la costa del Pacífico de México, Nayarit. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 14(2): 221-248.
- Amezcua-Linares, F. y A. Yáñez-Arancibia. 1980. Ecología de los sistemas fluvio-lagunares asociados a la laguna de Términos. El hábitat y estructura de las comunidades de peces. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 7(1): 69-118.

- Andrew, N.L. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology*. 74: 292-302.
- Arenas-Granados, P. y A. Acero P. 1992. Organización trófica de las mojarras (Pisces: Gerreidae) de la Ciénega Grande de Santa Marta (Caribe Colombiano). *Rev. Biol. Trop.* 40: 287-302.
- Ault, T. R. y C.R. Johnson. 1998. Spatially and temporally predictable fish communities on coral reefs. *Ecol. Monogr.* 68: 25-26.
- Avilés-Torres, S., J.J. Schmitter-Soto y R.C. Barrientos-Medina. 2001. Patrones espaciales de la riqueza de peces en lagunas costeras del sur de Quintana Roo, México. *Hidrobiológica*. 11(2): 141-148.
- Avilés-Torres, S. y S. Monks. 2002. Paratenic hosts (*Eucinostomus jonesi* and *Atherinomorus stipes*) of the acanthocephalan *Gorgorhynchoides bullocki* in laguna Río Huach, Q. Roo, Mexico. 49 th Annual Meeting. The South Western Association of Naturalists. Cuernavaca. p. 49.
- Barnes, R.D. 1984. Zoología de los invertebrados. Cuarta edición. Interamericana. México. 1157 pp.
- Barrientos-Medina, C. Campos-Vásquez y V. Cruz-Palacios. 2001. Evaluación rápida de la biota asociada a diferentes substratos en dos lagunas costeras del sur de Quintana Roo, México. Documento interno. ECOSUR-Chetumal. 8 pp.
- Barrientos-Medina, R.C. y J. Navarro. (En preparación). Aplicación del diagrama de Olmstead y Tukey en el estudio de la comunidad de peces.



- Benedetti-Cecchi, L., F. Rindi, I. Bertocci, F. Bulleri y F. Cinelli. 2001. Spatial variation in development of epibenthic assemblages in a coastal lagoon. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 52: 659-668.
- Boero, F. 1994. Fluctuations and variations in coastal marine environments. *Mar. Ecol.* 15: 3-25.
- Boose, E.R., K.E. Chamberlin y D. R. Foster. 2001. Landscape and regional impacts of hurricanes in New England. *Ecol. Monogr.* 71: 29-48.
- Bootsma, H.A., R.E. Hecky, R.H. Hesslein y G.F. Turner. 1996. Food partitioning among lake Malawi nearshore fishes as revealed by stable isotope analyses. *Ecology.* 77: 1286-1290.
- Botello, A.V. 1978. Variación de los parámetros hidrológicos en las épocas de secas y lluvias (Mayo y Noviembre de 1974) en la Laguna de Términos, Campeche, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM.* 5(1): 159-177.
- Bowen, S.H. 1989. Quantitative description of the diet. pp: 325-336. En: L.A. Nielsen, D.L. Johnson y S.S. Lampton (eds.). *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society. Bethesda, Maryland.
- Brook, I.M. 1977. The relationships in a seagrass community (*Thalassia testudinum*), in Card Sound, Florida. Fish diets in relation to macrobenthic and cryptic faunal abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106: 219-229.
- Brown Jr., K.S. 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *J. Insect Conserv.* 11:25-42.
- Buskirk, J.V. y R.S. Ostfeld. 1998. Habitat heterogeneity, dispersal, and local risk of exposure to lyme disease. *Ecol. Appl.* 8: 365-378.

- Caballero-Vázquez, J.A. 1998. Composición y estructura de la comunidad de peces crípticas y sedentarias en cabezos arrecifales de Mahahual, Quintana Roo, México. Tesis Profesional. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia. 59 pp.
- Calliet, G.M., M.S. Love y A.W. Ebeling. 1986. Fishes: A field and laboratory manual on their structure, identification and natural history. Wadsworth, Belmont. 193 pp.
- Carranza-Sánchez, S.J., C. Molina-Islas, J.E. Bezaury, C. López-Santos y J. McCann. 1996. Caracterización de la zona de Xcalak, Quintana Roo, México, Propuesta para el establecimiento del parque nacional "Arrecifes de Xcalak". Sian Ka'an. Serie de Documentos, 5: 1-68.
- Castillo-Rivera, M. G. Moreno y R. Iniestra. 1994. Spatial, seasonal, and diel variation in abundance of the bay anchovy *Anchoa mitchilli* (Teleostei: Engraulidae), in a tropical coastal lagoon of Mexico. Southw. Nat. 39: 363-368.
- Castro-Aguirre, J.L., H. Espinosa P. y J.J. Schmitter-Soto. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. Noriega-Limusa y Instituto Politécnico Nacional, México. 705 pp.
- Castro-Pérez, J.M. 1998. Estructura de la comunidad de peces asociada al arrecife de Mahahual, Quintana Roo, México. Tesis de Maestría. CINVESTAV-Mérida. 66 pp.
- Chumba-Segura, L. S. 1995. Interacción trófica entre dos especies de sardina *Opisthonema oglinum* (Le Sueur, 1818) y *Harengula jaguana* Poey, 1865 (Osteichthyes: Clupeidae) que coexisten en las costas de Celestún, Yucatán, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN. La Paz. 76 pp.
- Codeco, C.T. y J.P. Gruver. 2001. Competition along a spatial gradient of resource supply: a microbial experimental model. Am. Natur. 157: 300-315.

- Conand, F. 1993. Life history of the silverside *Atherinomorus lacunosus* (Atherinidae) in New Caledonia. *J. Fish Biol.* 42: 851-863.
- Contreras, F. 1985. Las lagunas costeras mexicanas. Centro de Ecodesarrollo y Secretaría de Pesca. México. 253 pp.
- Contreras, F. 2000. Lagunas costeras mexicanas y su importancia para la biodiversidad. *Mexicoa*. 2(1): 120-128.
- Coull, B.C. 1999. Role of meiofauna in estuarine soft bottom habitats. *Austral Ecology*. 24: 327-343.
- Crowder, L.R. y W.E. Cooper. 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*. 63: 1802-1813.
- de la Lanza E. G. 1994. Química de las lagunas costeras y el litoral mexicano. P. 127-198. En: G. de la Lanza E. y C. Cáceres M. (eds.). *Lagunas costeras y el litoral mexicano*. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz.
- Dens, E.J. y J.F. Van-Impe. 2001. On the need for another type of predictive model in structured foods. *Int. J. Food Microbiol.* 64: 247-260.
- Delfín, H. y D. Burgos. 2000. Los Braconidos (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parámetro de biodiversidad en las selvas deciduas del trópico: una discusión acerca de su posible uso. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 79: 43-56.
- DeWoody, J.A., D.E. Fletcher, S.D. Wilkins y J.C. Avise. 2001. Genetic documentation of filial cannibalism in nature. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 93: 5090-5092.
- Díaz-Ruiz, S. y A. Aguirre-León. 1991. Fish assemblages and patterns of fish habitat utilization from the Cozumel coral reef system, Mexican Caribbean. *Bull. Zool. Mus. Univ. Amst. Sp. Iss.* 98 pp.

- Díaz-Ruiz, S. y A. Aguirre-León. 1993. Diversidad e ictiofauna de los arrecifes del sur de Cozumel, Quintana Roo, pp. 817-832. En: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds). Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO/CIQRO, Chetumal.
- Díaz-Ruiz, S, A. Aguirre-León y J. E. Arias-González. 1998. Habitat interdependence in coral reef ecosystems: a case study in a Mexican Caribbean reef. *Aquat. Ecosyst. Health Manage. Soc.* 1: 387-397.
- Dutilleul, P. 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology.* 74: 1646-1658.
- Ekschmitt, K. y B. Breckling. 1994. Competition and coexistence: the contribution of modeling to the formation of ecological concepts. *Ecol. Model.* 75/76: 71-82.
- Eschmeyer, W.N. (ed). 2001. Catalog of Fishes. Disponible en <http://www.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatsearch.html>. Consultado el 8 de noviembre de 2001.
- Escofet, A., E. Palacios y D. Loya. 1990. Tamaño y parchado de ambientes fragmentados, y su relación con el número de especies: un estudio de campo en Baja California, México. VIII Symp. Int. Biol. Marina. Ensenada. p. 58.
- Everitt, B.S. 1995. The analysis of contingency tables. Segunda edición. Monographs on statistic and applied probability. Chapman and Hall. Londres. 194 pp.
- Faria, C. y V. Almada. 2001. Microhabitat segregation in three rocky intertidal fish species in Portugal: does it reflect interspecific competition. *J. Fish Biol.* 58: 145-159.
- Fausch, K.D., J. Lyons, J.R. Karr y P.L. Angermeier. 1990. Fish communities as indicators of environmental degradation. *Amer. Fish. Soc. Symp.* 8: 123-144.

- Favila, M.E. y G. Halffter. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 72:25-42.
- Fenner, D. P. 1991. Effects of Hurricane Gilbert on coral reefs fishes and sponges at Cozumel, México. *Bull. Marine Sci.* 48: 719-730.
- Ferreira, C.E.L., J.E.A. Gonçalves y R. Coutinho. 2001. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Env. Biol. Fishes.* 61: 353-369
- Findley, J.S. y M. T. Findley. 2001. Global, regional and local patterns in species richness and abundance of butterflyfishes. *Ecol. Monogr.* 7: 69-91.
- Fitzhugh, G.R. y J.W. Fleeger. 1985. Goby (Pisces: Gobiidae) interactions with meiofauna and small macrofauna. *Bull. Marine Sci.* 36: 436-444.
- Fitzgerald, G.J. 1992. Filial cannibalism in fishes: Why do parents eat their offspring?. *Trends Ecol. Evolut.* 7: 7-14.
- Frame, D.W. 1974. Feeding habitats of young winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*): prey availability and diversity. *Trans. Amer. Fish. Soc.* (2): 261-269.
- Froese, R. y D. Pauly. 2001. Fishbase. Disponible en: <http://www.fishbase.org>. Consultado el 8 de noviembre de 2001.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlas a las condiciones de la Republica Mexicana. Instituto de Geografía, UNAM. 246 pp.
- Gardner, M.B. 1981. Mechanisms of size selectivity by planktivorous fish: a test of hypotheses. *Ecology.* 62: 571-578.
- Garduño-Andrade, M. 1988. Distribución de la ictiofauna asociada a los arrecifes del Caribe mexicano. Tesis de Maestría. CINVESTAV-IPN. Unidad Mérida. 81 pp.

- Gasca, R., E. Suárez-Morales y L. Vásquez-Yeomans. 1994. Estudio comparativo del zooplankton (biomasa y composición) en dos bahías del Mar Caribe Mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 42: 595-604.
- González-Malpica, J.C. 1991. Comparación del ictioplancton en tres hábitats arrecifales frente a Punta Allen, Quintana Roo. Tesis Profesional. Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Xochimilco. México. 44 pp.
- Greenfield, D. W. y J. E. Thomerson. 1997. *Fishes of the continental waters of Belize*. Univ. Press of Florida, Miami. 311 pp.
- Grenouillet, D. Pont. 2001. Juvenile fishes in macrophyte beds: influence of food resources, habitat structure and body size. *J. Fish Biol.* 59: 939-959.
- Griffiths, S. P. 2001. Diel variation in the seagrass ichthyofaunas of three intermittently open estuaries in south-eastern Australia: implications for improving fish diversity assessments. *Fish. Manage. Ecol.* 8(2): 123-140.
- Guitart, D.J. 1977. Sinopsis de los peces marinos de Cuba, Vol. III. Academia de Ciencias de Cuba. Instituto de Oceanología. La Habana. pp: 325-608.
- Hairston, N.G. 1959. Species abundance and community organization. *Ecology.* 40: 404-416.
- Harding, J.M. y R. Mann. 2001. Diet and habitat use by bluefish, *Pomatomus saltatrix*, in a Chesapeake Bay estuary. *Env. Biol. Fishes.* 60: 401-409.
- Hellawell, J.M. y R. Abel. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *J. Fish Biol.* 3: 29-37.

- Herler, J., R. A. Patzner, H. Ahnelt y H. Hilgers. 1999. Habitat selection and ecology of two speleophilic Gobiid fishes (Pisces: Gobiidae) from the western Mediterranean Sea. *Mar. Ecol.* 20: 49-62.
- Herrera-Silveira J.A., Ramírez R., J. y R.D. Sánchez A. 1995. Lagunas costeras de Yucatán. *Avance y Perspectiva.* 14: 219-230.
- Hespenheide, H.A. 1975. Prey characteristics and predator niche width. pp. 158-180. En: M.L. Cocy y J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities.* Harvard University Press, Cambridge.
- Heydemann, B. 1979. Responses of animals to spatial and temporal environmental heterogeneity within salt marshes. pp: 145-163. En: R.L. Jefferies y A.J. Davy (eds). *Ecological processes in coastal environments.* Blackwell Sci. Pub. Oxford.
- Hixon, M.A. y J.P. Beets. 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecol. Monogr.* 63: 70-77.
- Humann, P. 1994. Reef fish identification. Florida, Caribbean, Bahamas. Second edition. New World, Jacksonville. 406 p.
- Humphries, P. 1993. A comparison of the mouth morphology of three co-occurring species of atherinid. *J. Fish Biol.* 42: 585-593.
- Hurtubia, J. 1973. Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology.* 54: 885-890.
- Ibáñez-Bernal, S. 1992. Tabanidae (Diptera) de Quintana Roo, México. pp: 241-285 En: D. Navarro y E. Suárez-Morales (eds). *Diversidad Biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian ka'an Quintana Roo, México, Vol. II. CIQRO, Chetumal.*

- INEGI. 1985. Carta Hidrológica de aguas superficiales Bahía de la Ascensión E-16-2 escala 1: 250,000.
- INEGI. 1987. Carta Topográfica. Xcalak E-16A77, escala 1: 50,000.
- Inoue, M. y S. Nakano. 2001. Fish abundance and habitat relationships in forest and grassland stream northern Hokkaido, Japan. *Ecol. Res.* 16: 233-247.
- Jiménez-Badillo, M.L. y M.R. Nepita-Villanueva. 2000. Espectro trófico de la tilapia *Oreochromis aureus* (Perciformes: Cichlidae) en la presa Infiernillo, Michoacán-Guerrero, México. *Rev. Biol. Trop.* 48: 487-494.
- Jordan, E., M. Angot y R. De la Torre. 1978. Prospección biológica de la laguna Nichupté, Cancún, Quintana Roo, México: Nota Científica. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM.* 5: 179-188.
- Karieva, P. 1994. Space: the final frontier for ecological theory. *Ecology.* 75(1): 1.
- Kjerfve, B., K. Rützler y G. H. Kierspe. 1982. Tides at carrier bow Cay, Belize. pp: 47-51. En: K. Rutzler y I.G. Macintyre (eds). *The Atlantic barrier reef. Ecosystem at Carrie Bow Bay: Structure and communities.* Smithsonian Institution Press. Washington.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y abundancia.* Segunda edición. Harla. México. 753 pp.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology.* Segunda edición. Addison Wesley. 620 pp.
- Kodric-Brown, A. y J.H. Brown. 1993. Highly structured fish communities in Australian desert springs. *Ecology.* 74: 1847-1855.
- Kovach, W. L. 1995. *MVSP-A Multivariate Statistical Package for IBM-PC's version 2.2.* Kovach Computing Services. Pentraeth, Gales Reino Unido.



- La Mesa, G. y M. Vacchi. 1999. Analysis of the coastal fish assemblage of the Ustica Island Marine Reserve (Mediterranean Sea). *Mar. Ecol.* 20: 147-165.
- Laegdsgaard, P. y G. R. Johnson. 1995. Mangrove habitats as nurseries: unique assemblages of juveniles fish in subtropical mangroves in eastern Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 126: 67-81
- Lara-Domínguez, A.L., F. Arreguín-Sánchez y H. Álvarez-Guillén. 1993. Biodiversidad y el uso de recursos naturales: las comunidades de peces en el sur del Golfo de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural.* Vol. Esp. (XLIV): 345-385.
- Laurel, B.J., J.A. Brown y R. Anderson. 2001. Behaviour, growth and survival of redfish larvae in relation to prey availability. *J. Fish Biol.* 59: 884-901.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. *Ecology.* 74: 1659-1673.
- Legendre L. y P. Legendre. 1983. *Numerical Ecology.* Elsevier Scientific Publishing Company. Primera edición. Nueva York. 419 pp.
- León-Cortés, J.L., J. Soberón-Mainero y J. Llorente-Busquets. 1998. Assessing completeness of Mexican sphinx moth inventories through species accumulation functions. *Diversity and Distributions.* 4: 37-44.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology.* 73: 1943-1967.
- Ley, A.J., C.L. Montague y C.C. McIvor. 1994. Food habits of mangrove fishes: a comparison along estuarine gradients in northeastern Florida Bay. *Bull. Marine Sci.* 54: 881-899.

- Ley, J.A., C.C. McIvor y C.L. Montague. 1999. Fishes in mangroves prop-root habitats of northeastern Florida Bay: Distinct assemblages across an estuarine gradient. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 48: 701-723.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dinamic aspect of ecology. *Ecology*. 23: 399-418.
- Link, J.S. y J. Burnett. 2001. The relationship between stomach contents and maturity state for major northwest Atlantic fishes: new paradigms?. *J. Fish Biol.* 59: 783-784.
- Livingston, R.J. 1984. Trophic response of fishes to habitat variability in coastal seagrass systems. *Ecology*. 65: 1258-1275.
- Lizarraga-Véliz, J.A. y Vega-Cendejas, M.E. 1994. Análisis trófico comparativo entre *Floridichthys carpio* (Pisces: Cyprinodontidae) y *Eucinostomus argenteus* (Pisces: Gerreidae), en la reserva especial de la biosfera de la Ría Lagartos, Yucatán, México. IV Congreso Nacional de Ictiología. Morelia. p. 63.
- López-López, E., M. Salgado-Mejía y S.A. Guzmán del Proo. 1991. Un análisis estacional de la ictiofauna de la laguna de Tampamachoco, Ver., y sus hábitos alimentarios. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Méx.*, 34: 81-107.
- López-López, E. y J.A. Serna-Hernández. 1999. Variación estacional del zooplancton del embalse Ignacio Allende, Guanajuato, México y su relación con el fitoplancton y factores ambientales. *Rev. Biol. Trop.* 47: 643-657.
- Marcogliese, D.J. y D.J. Cone. 1997. Food webs: a plea for parasites. *Trends Ecol. Evolut.* 12: 320-325.

- Madrid, J., H. Aguirre V. e I. Rosado, B. 1993. Comunidad de peces marinos en Michoacán. Pp. 509-519. En: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González. Biodiversidad Marina y costera de México. (eds). Comisión Nacional de la Biodiversidad y CIQRO, Chetumal.
- Matheson, R.E. y J.D. McEachran. 1984. Taxonomic studies of the *Eucinostomus argenteus* complex (Pisces: Gerreidae): Preliminary studies complex of external morphology. Copeia 1984: 893-902.
- Matheson, Jr. R.E. y R.G. Gilmore Jr. 1995. Mojarras (Pisces: Gerreidae) of the Indian River Lagoon. Bull. Marine Sci. 57: 281-282.
- McArthur, J.W. 1975. Environmental fluctuations and species diversity. pp: 74-80. En: M.L. Cody y J.M. Diamond (eds.). Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge.
- McGuinness, K.A. 2000. Distinguishing area and habitat heterogeneity effects: a simulation test of the MacNally and Watson (1997) protocol. Austral Ecology. 25: 8-15.
- Medeiros, E.S.F. y L. Maltchik. 2001. Fish assemblage stability in an intermittently flowing stream from the Brazilian semiarid region. Austral Ecology. 26: 156-164.
- Mejía, L. S. y J. Garzón-Ferreira. 2000. Estructura de comunidades de peces arrecifales en cuatro atolones del Archipiélago de San Andrés y Providencia (Caribe sur occidental). Rev. Biol. Trop. 48: 883-896.
- Menge, B.C., J. Lubchenco y L.R. Ashkenas. 1985. Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. Oecologia. 65:394-405.

- Merino, M. y L. Otero. 1991. Atlas Ambiental Costero de Puerto Morelos-Quintana Roo. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de México y Centro de Investigaciones de Quintana Roo. 80 pp.
- Miranda, L.E., M.P. Driscoll y M.S. Allen. 2000. Transient physicochemical microhabitats facilitate fish survival in inhospitable aquatic plant stands. *Freshwater Biol.* 44: 617-628.
- Molles, M.C. 1978. Fish species diversity on model and natural reef patches: experimental insular biogeography. *Ecol. Monogr.* 48: 289-305.
- Moncayo-Estrada, R. 1996. Estructura y función de la comunidad de peces de la laguna de Zacapu, Michoacán. México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marina-IPN, La Paz. 172 pp.
- Moreno, C.E. y Halffter, G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.* 37: 149-158.
- Motta, P.J., K. B. Clifton, P. Hernández, B.T. Eggold, S.D. Giordano y R. Wilcox. 1995. Feeding relationships among nine species of seagrass fishes of Tampa Bay Florida. *Bull. Marine Sci.* 56: 185-200.
- Moyle, P.B. y J. J. Cech, Jr. 1998. *Fishes. An introduction to ichthyology*. Segunda edición. Prentice Hall. Nueva Jersey. 559 pp.
- Museth, J. 2001. Effects of *Ligula intestinalis* on habitat use, predation risk and catchability in European minnows. *J. Fish Biol.* 59: 1070-1080.

- Navarro-Mendoza, M. 1988. Inventario íctico y estudios ecológicos preliminares en los cuerpos de aguas continentales en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an y áreas circunvecinas en Quintana Roo, México. Informe Técnico. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología/ U.S. Fish wildlife Service/Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal. 240 pp.
- Nelson, J.S. 1994. Fishes of the world. Tercera edición. J. Wiley & Sons, Nueva York. 600 pp.
- Núñez-Lara, E. y E. Arias-González. 1998. The relationship between ref. fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *J. Fish Biol.* 53 (Supplement A): 209-221.
- Olivera-Gómez, A.Y. 1996. Modelo de ordenamiento ecológico de la zona sur de la península de Xcalak, Quintana Roo. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur-Chetumal. 134 pp.
- Olivera-Rivera, J.J. y M.S. Jiménez-Cueto. 1992. Anfípodos bentónicos (Crustacea: Peracarida) de la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo. pp: 169-195. En: D. Navarro y E. Suárez-Morales (eds.). *Diversidad Biológica en la reserva de la Biosfera de Sian ka'an, Quintana Roo, México. Volumen II. CIQRO, Chetumal.*
- Olmstead, P. S. and J. W. Tukey. 1947. A corner test for association, *Ann. Math. Statist.* 18: 495-513.
- Ordóñez-López, U., R. J. Mascorro-Segura y M. Ornelas-Roa. 2000. Distribución y abundancia preliminar de las larvas de peces adyacentes a banco chinchorro, Quintana Roo. VII Congreso Nacional de Ictiología. México, D.F. p. 362-363.

- Ornellas A.B. y R. Coutinho. 1998. Spatial and temporal patterns of distribution and abundance of a tropical fish assemblage in a seasonal *Sargassum* bed, Cabo Frio Island, Brazil. *J. Fish Biol.* 53(Supplement A): 198-208.
- Ortiz, M. y Guerra, E. 1989. Algunos aspectos de la historia de vida del atherinido *Atherinomorus stipes* (Pisces: Atherinidae) en una laguna de manglar. *Acta Cient. Venezolana.* 40: 280-288.
- Pan, M. y Ortiz, M. 1987. Hábitos alimenticios de *Atherinomorus stipes* (Müller & Troshell), (Pisces: Atherinidae), en la laguna de Patanemo, estado Carabobo, Venezuela. *Acta Cient. Venezolana.* 40: 280-288.
- Paperno, R., K.J. Mille y E. Kadison. 2001. Patterns in species composition of fish and selected invertebrate assemblages in estuarine subregions near Ponce de Leon Inlet, Florida. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 52: 117-130.
- Paterson, A.W. y A.K. Whitfield. 2000. Do shallow-water habitats function as refugia for juvenile fishes?. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 51: 359-364.
- Pearson, D.L. y F. Cassola. 1992. World-Wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conserv. Biol.* 6: 376-391.
- Pérez-Hernández, M.A. y R. E. Torres-Orozco. 2000. Evaluación de la riqueza de peces en las lagunas costeras mexicanas: Estudio de un caso en el Golfo de México. *Rev. Biol. Trop.* 48: 425-438.
- Peterson, R.H. y D. Gale. 1991. Fish species associations in riffle habitat of stream of varying size and acidity in New Brunswick and Nova Scotia. *J. Fish Biol.* 38: 859-871.

- Peterson C.C. y K. O. Winemiller. 1997. Ontogenic diet shifts and scale-eating in *Roebooides dayi*, a Neotropical characid. *Env. Biol. Fishes.* 49: 111-118.
- Petrovskii, S. y B.L. Li. 2001. Increased coupling between subpopulations in a spatially structured environment can lead to population outbreaks. *J. Theor. Biol.* 212: 549-562.
- Philippe, T.E., P.M. Dixon y B. E. Taylor. 1998. Detecting trends in species composition. *Ecol. Appl.* 8: 300-308.
- Pielou, E.C. 1977. *Mathematical Ecology*. Segunda edición. Wiley. Nueva York. 383 pp.
- Pimentel-Cadena, E. 2001. Distribución y abundancia de la ictiofauna en la Bahía de Chetumal, Quintana Roo. Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico del Mar No. 6, Bahía de Banderas, Nayarit, México. 44 pp.
- Pla, L. 1986. *Análisis Multivariado: Método de Componentes Principales*. Monografía No. 27. Organización de Estados Americanos. Washington. 94 pp.
- Potter, L.C. y G.A. Hyndes. 1999. Characteristics of the ichthyofaunas of southwestern Australian estuaries, including comparisons with holartic estuaries and elsewhere in temperate Australia: A review. *Austral Ecology.* 24: 395-421.
- Prejs, A. y G. Colomine. 1981. *Métodos para el estudio de los alimentos y las relaciones tróficas de los peces*. Universidad Central de Venezuela y Universidad de Varsovia. Caracas. 129 pp.
- Pringle, C.M. y T. Hamazaki. 1997. Effects of fishes on algal response to storms in a tropical stream. *Ecology.* 78: 2432-2442.
- Pringle, C.M. y T. Hamazaki. 1998. The role of omnivore in a neotropical stream: separating diurnal and nocturnal effects. *Ecology.* 79: 269-280.

- Pusey, B.J., A. H. Arthington y M. G. Read. 1993. Spatial and temporal variation in fish assemblage structure in the Mary River, south-eastern Queensland: the influence of habitat structure. *Env. Biol. Fishes.* 37: 355-380.
- Randall, J. E. 1983. Caribbean reef fishes. Segunda edición. T.F.H. Publications. Nueva Jersey. 350 pp.
- Ramírez-Ávila, Y. y U. Ordóñez-López. 2000. Distribución espacial a fina escala de las larvas de peces: el patrón de la comunidad en el arrecife Puerto Morelos, Quintana Roo. VII Congreso Nacional de Ictiología. México. D.F. p: 195-196.
- Ramírez-Villarroel, P. 1994. Estructura de las comunidades de peces de la laguna de Raya, isla de Margarita, Venezuela. *Ciencias Marinas.* 20(1): 1-16.
- Reséndez-Medina, A. 1977. Lista preliminar de peces colectados en las lagunas Nichupté y Bojórquez, Cancún, Quintana Roo, México. *An. Inst. Biol. UNAM. Ser. Zool.* 46(1): 87-100.
- Reséndez-Medina. A. 1979. Estudios ictiofaunísticos en lagunas costeras del Golfo de México y el Mar Caribe, entre 1966 y 1978. *An. Inst. Biol. UNAM. Ser. Zool.* 50(1): 633-646.
- Rohlf, F.J. 1988. NTSYS-pc: Numerical taxonomic and multivariate analysis system. Exeter, Setauket, Nueva York. 87 pp.
- Romesburg, H.C. y K. Marshall. 1985. CHITEST: A Monte Carlo computer program for contingency table test. *Computer & GeoScience.* 11: 69-78.
- Rooker, J.R. y G. D. Dennis. 1991. Diel, lunar and seasonal changes in a mangrove fish assemblage off southwestern Puerto Rico. *Bull. Marine Sci.* 49: 684-698.



- Ross, S.T. 1977. Patterns of resource partitioning in searobins (Pisces: Triglidae). *Copeia* 1977: 561-571.
- Roth, R.R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*. 57: 773-782.
- Salvadores, M. y A. Reséndez. 1990. Modificaciones en la composición ictiofaunística del sistema lagunar el Carmen-Machona, Tabasco por la apertura de Boca de Panteones. *Universidad y Ciencia*. 7(14): 5-13.
- Sánchez, R.C. y M. Rueda. 1999. Variación de la diversidad y abundancia de especies ícticas dominantes en el Delta del Río Magdalena, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 47: 1067-1079.
- Secretaria de Marina. 1978. Estudio geográfico de la región de Cancún e Isla Mujeres Q. Roo. Dirección General de Oceanografía 234 pp.
- Schmitter-Soto, J.J. 1998. Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo, Guías Científicas ECOSUR. ECOSUR, San Cristóbal de las Casas. 239 pp.
- Schmitter-Soto, J.J., A. Aguilar-Perera, S. Avilés-Torres, R. Herrera-Pavón., J. A. Caballero-Vázquez., C.L. Campos B. Y N. Carvajal. H. 1998. Distribución y abundancia de la ictiofauna arrecifal en la costa sur de Quintana Roo. Informe Técnico. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología/El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo.
- Schmitter-Soto, J.J. y H. Gamboa-Pérez. 1996. Composición y distribución de peces continentales en el sur de Quintana Roo, Península de Yucatán, México. *Rev. Biol. Trop.* 44: 199-212.

- Schmitter-Soto, J.J., S. Monks, M.L. Vásquez-Yeomans, E. Pimentel-Cadena, R. Herrera-Pavón, G. Pulido-Flores, C. Quintal-Lizama y M.T. Valtierra-Vega. 2001. Peces, Ictioplancton y Helmintos Parásitos en la Bahía de Chetumal (Santuario del Manatí). Informe Técnico. Consejo Nacional Para el Conocimiento de la Biodiversidad/El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo.
- Schmitter-Soto, J.J., L. Vásquez-Yeomans, A. Aguilar-Perera, C. Curiel-Mondragón y J.A. Caballero-Vázquez. 2000. Lista de peces marinos del Caribe mexicano. An. Inst. Biol. UNAM. Ser. Zool. 7(2): 143-177.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science. 185: 27-39.
- Shaw, C.E., J.C. Boothroyd, J. P. Klinger y P. Rubinoff. 1997. Geología costera de la región de Xcalak. Amigos de Sian Ka'an. Boletín 17. Número especial. 16-20.
- Shiyomi, M. y J. Yoshimura. 2000. Measures of spatial heterogeneity for species occurrence or disease incidence with finite-counts. Ecol. Res. 15: 13-20.
- Sierra, L.M., R. Claro y O.A. Popova. 1994. Alimentación y relaciones tróficas. pp. 263-384. En: R. Claro (ed.). Ecología de los peces marinos de Cuba. CIQRO, Chetumal.
- Simpfendorfer, C.A., A.B. Goodreid y R.B. McAuley. 2001. Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from western Australian waters. Env. Biol. Fishes. 61: 37-46.
- Slavik, O. y L. Bartos. 2001. Spatial distribution and temporal variance of fish communities in the channelized and regulated Vitava River (Central Europe). Env. Biol. Fishes. 61: 47-55.
- Soberón, J.M. y J.B. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. Conserv. Biol. 7: 480-488.

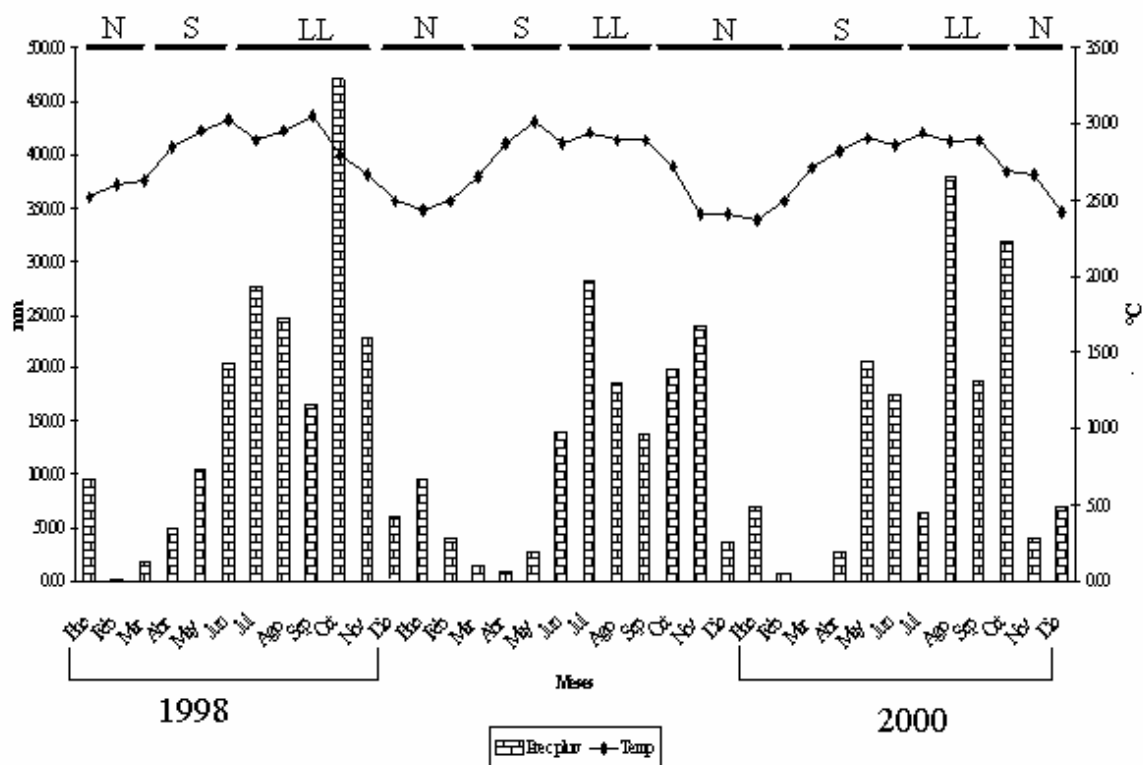
- Sone, S., M. Inoue y Y. Yanagisawa. 2001. Habitat use and diet of two stream gobies of the genus *Rhinogobius* in south-wetern Shikoku, Japan. *Ecol. Res.* 16: 205-219.
- Sogard, S.M., G.V.N. Powell y J.G. Holmquist. 1987. Epibenthic fish communities on Florida Bay banks: relations with physical parameters and seagrass cover. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40: 25-39.
- Suárez-Morales, E. y S. Avilés-Torres. 2002. Extensión del ámbito geográfico de dos copépodos Halicyclópinos (Copepoda, Cyclopoida, Halicyclopinæ) en el Sureste de México. *Anales del Instituto de Biología.* 73: En prensa.
- Suárez, Y.R., M. Petrere Jr. y A.C. Catella. 2001. Factors determining the structure of fish communities in Pantanal lagoons (MS, Brazil). *Fish. Manage. Ecol.* 8(2): 173-186.
- Sumaila, U.R. 1998. Protected marine reserves as fisheries management tools: a bioeconomic analysis. *Fish. Res.* 37: 287-296.
- Svenning, J.C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *Bot. Rev.* 67(1): 1-53.
- Tapia-García, M. y A. Gracia-Gasca. 1997. Caracterización de la comunidad de peces y sus asociaciones, y su relación a la dinámica físico-ambiental en la plataforma continental del Golfo de Tehuantepec. IV Congreso Nacional de Ictiología. p. 48.
- Thayer, G.W., D.R. Colby y W. F. Hettler, Jr. 1987. Utilization of the red mangroves prop root habitat by fishes in south Florida. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35: 25-38.
- Thomerson, J.E. y D.W. Greenfield. 1975. *Anchoviella belizensis*, a new species of *Anchovia* from Belize, Central America, with records of associated freshwater species. *Copeia* 1975:50-52.

- Thrush, S.F. 1999. Complex role of predator in structuring soft-sediment macrobenthic communities: Implications of changes in spatial scale for experimental studies. *Austral Ecology*. 24: 344-354.
- Toledo, A. 1991. Algunas reflexiones en torno a la planificación y el manejo de lagunas costeras. pp: 112-119. En: *Fisicoquímica y Biología de las Lagunas Costeras Mexicanas*. UAM-Iztapalapa. México.
- Torres-Orozco, B.R. 1994. Los peces. P. 270-304. En: G. de la Lanza E. y C. Cáceres M. (eds.). *Lagunas costeras y el litoral mexicano*. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz.
- UQROO. 1998. Programa de Ordenamiento Ecológico Territorial de la Región Costa Maya (Propuesta para Concertación). Universidad de Quintana Roo, Chetumal.
- Vásquez-Yeomans, L., W. J. Richards y M. A. González. 1992. Fish larvae of Quintana Roo coastal and off-shore waters. pp. 287-303. En: D.L. Navarro y E. Suárez-Morales. *Diversidad biológica en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México*. Vol.II. CIQRO. Chetumal.
- Vásquez-Yeomans, L. 2000. Seasonal variation of ichthyoplankton in a western Caribbean bay system. *Env. Biol. Fishes*. 58: 379-392.
- Vásquez-Yeomans, L. y W.J. Richards. 1999. Variación estacional del ictioplancton de la Bahía de la Ascensión, Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an (1990-1994). *Rev. Biol. Trop.* 47(supl. 1): 197-207.
- Vega-Cendejas, M.E. 1990. Interacción trófica entre los bagres *Arius melanopus* (Agassiz, 1829) y *Arius felis* (Linnaeus, 1766), en las costas de Celestún, Yucatán, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM*. México. 17(2): 271-285.

- Vega-Cendejas, M.E. y F. Arreguín-Sánchez. 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. *Ecol. Model.* 137:119-133.
- Vega-Cendejas, M.E., M. Hernández y F. Arreguín-Sánchez. 1994. Trophic interrelations in a beach seine fishery from the northwestern coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. *J. Fish Biol.* 44: 647-659.
- Vinyoles, D., I. M. Coté y A. de Sostoa. 1999. Egg cannibalism in river blennies: the role of natural prey availability. *J. Fish Biol.* 55: 1223-1232.
- Vono, V. y F.A.R. Barbosa. 2001. Habitats and littoral zone fish community structure of two natural lakes in southeast Brazil. *Env. Biol. Fishes.* 61: 371-379.
- Wallace Jr. R.K. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 110: 72-76.
- Werner, E.E. y D. H. Hall. 1979. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology.* 60: 256-264.
- Whitehead, P.J.P., G.J. Nelson y T. Wongratana. 1988. FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeioidi). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part 2. Engraulididae. *FAO Fish. Synop. (125) Vol.7, PT. 2:* 305-579.
- Winemiller, K. O. 1995. Aspects structurels et fonctionnels de la biodiversité des peuplements de Poissons. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 337/338/339: 23-45.
- Winemiller, K. O. y M.A. Leslie. 1992. Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Env. Biol. Fishes.* 34: 29-50.
- Xie, C. y Li C. 2001. Small fish communities in two regions of the Liangzi Lake, China, with or without submersed macrophytes. *J. Appl. Ichthyol.* 17: 89-92.

- Yáñez-Arancibia, A. 1975. Sobre los estudios de peces en las lagunas costeras: Nota científica. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. México.* 2(1): 53-60.
- Yáñez-Arancibia, A. 1986. *Ecología de la Zona Costera, análisis de siete tópicos.* A.G.T. Editor, México, D.F.
- Yáñez-Arancibia, A., A.L. Lara-Domínguez, A. Aguirre-León y S. Díaz-Ruiz, F. Amescua-Linares, D. Flores-Hernández y P. Chavance. 1985. Ecología de poblaciones de peces dominantes en estuarios tropicales: factores ambientales que regulan las estrategias biológicas y la producción. pp: 311-366. En: A. Yáñez-Arancibia (Ed.). *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: toward and ecosystem integration.* ICML, UNAM. México. 654 p.
- Yáñez-Arancibia, A. y R.S. Nugent. 1977. El papel ecológico de los peces en estuarios y lagunas costeras. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM.* 4(1):107-114.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis.* Segunda edición. Prentice Hall. Nueva York. 718 pp.

Anexo I. Climograma correspondiente al período de estudio (1998), se incluyen los datos de 1999 y 2000 para demostrar el patrón cíclico en la temperatura y la precipitación. N nortes; S secas y LL lluvias.



Anexo II. Lista sistemática de peces del sistema lagunar Río Huach, sur de Quintana Roo. Se incluyen especies capturadas y observadas. La clasificación sigue el criterio filogenético de Nelson (1994), mientras que la ortografía correcta de autores y años precisos de descripción se estableció de acuerdo con Eschmeyer (2001). Simbología: \* nuevo registro en las aguas interiores del estado, \*\* para aguas interiores del país, <sup>b</sup> registrada de manera simultánea en la bahía de Chetumal (Schmitter-Soto *et al.*, 2001).

## **Phylum Chordata**

### **Subphylum Vertebrata**

#### **Clase Chondrichthyes**

##### **Subclase Elasmobranchii**

##### **Orden Rajiformes**

Familia I. Myliobatidae

1. *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790)

Familia II. Dasyatidae

2. *Dasyatis americana* Hildebrand & Schroeder, 1928\*.

##### **Clase Actinopterygii**

##### **Subclase Neopterygii**

##### **División Teleostei**

##### **Orden Elopiformes**

Familia III. Elopidae

3. *Elops saurus* Linnaeus, 1766

Familia IV. Megalopidae

4. *Megalops atlanticus* (Valenciennes, 1847)

##### **Orden Clupeoidei**

##### **Suborden Clupeoidei**

Familia V. Engraulidae

5. *Anchoa belizensis* (Thomerson & Greenfield, 1975)\*\*

Familia VI. Clupeidae

6. *Harengula clupeola* (Cuvier, 1829)

7. *Harengula jaguana* Poey, 1865

8. *Harengula humeralis* (Cuvier, 1829)\*\*<sup>b</sup>

9. *Jenkinsia stolifera* (Jordan & Gilbert, 1884)\*\*

##### **Orden Characiformes**

Familia VII. Characidae

10. *Astyanax altior* Hubbs, 1936

##### **Orden Mugiliformes**

Familia VIII. Mugilidae

11. *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758

##### **Orden Atheriniformes**

Familia IX. Atherinidae

12. *Atherinomorus stipes* (Müller & Troschel, 1848)

##### **Orden Beloniformes**

##### **Suborden Belonoidei**

Familia X. Belonidae

13. *Strongylura notata* (Poey, 1860)



14. *Strongylura timucu* (Walbaum, 1792)

**Orden Cyprinodontiformes**

**Suborden Cyprinodontoidei**

Familia XI. Poeciliidae

15. *Belonesox belizanus* Kner, 1860  
 16. *Gambusia yucatana* Regan, 1914  
 17. *Poecilia mexicana* Steindachner, 1863  
 18. *Poecilia orri* Fowler, 1943

Familia XII. Cyprinodontidae

19. *Cyprinodon artifrons* Hubbs, 1936  
 20. *Floridichthys polyommus* Hubbs, 1936  
 21. *Garmanella pulchra* Hubbs, 1936

**Orden Scorpaeniformes**

**Suborden Scorpaenoidei**

Familia XIII. Scorpaenidae

22. *Scorpaena grandicornis* Cuvier, 1829\*

**Orden Perciformes**

**Suborden Percoidei**

Familia XIV. Centropomidae

23. *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792)

Familia XV. Carangidae

24. *Carangoides bartholomaei* Cuvier, 1833\*\*  
 25. *Caranx latus* Agassiz, 1831  
 26. *Trachinotus falcatus* (Linnaeus, 1758)

Familia XVI. Lutjanidae

27. *Lutjanus analis* (Cuvier, 1828)  
 28. *Lutjanus apodus* (Walbaum, 1792)  
 29. *Lutjanus cyanopterus* (Cuvier, 1828)\*  
 30. *Lutjanus griseus* (Linnaeus, 1758)  
 31. *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758)  
 32. *Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1791)

Familia XVII. Gerreidae

33. *Diapterus auratus* Ranzani, 1842  
 34. *Eucinostomus argenteus* Baird & Girard, 1855  
 35. *Eucinostomus gula* (Quoy & Gaimard, 1824)  
 36. *Eucinostomus jonesi* (Günther, 1879)  
 37. *Eucinostomus harengulus* Goode & Bean 1879  
 38. *Eucinostomus havana* (Nichols, 1912)\*  
 39. *Eucinostomus melanopterus* (Bleeker, 1863)  
 40. *Eugerres plumieri* (Cuvier, 1830)  
 41. *Gerres cinereus* (Walbaum, 1792)

Familia XVIII. Haemulidae

42. *Haemulon plumieri* (Lacèpede, 1801)  
 43. *Haemulon flavolineatum* (Desmarest, 1823)  
 44. *Haemulon sciurus* (Shaw, 1803)

## Familia XIX. Kyphosidae

45. *Kyphosus sectatrix* (Linnaeus, 1758)\***Suborden Labroidei**

## Familia XX. Cichlidae

46. *Archocentrus octofasciatus* (Regan, 1903)47. "*Cichlasoma*" *urophthalmus* (Günther, 1862)

## Familia XXI. Pomacentridae

48. *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus, 1758)\*49. *Stegastes leucostictus* (Müller & Troschel, 1848)

## Familia XXII. Labridae

50. *Halichoeres bivittatus* (Bloch, 1791)\*\*<sup>b</sup>

## Familia XXIII. Scaridae

51. *Scarus iserti* Bloch, 1790\*\*<sup>b</sup>52. *Sparisoma aurofrenatum* (Valenciennes, 1840)\*\*<sup>b</sup>53. *Sparisoma chrysopterum* (Bloch & Schneider, 1801)54. *Sparisoma rubripinne* (Valenciennes, 1840)\*\*<sup>b</sup>**Suborden Gobioidi**

## Familia XXIV. Gobiidae

55. *Bathygobius soporator* (Valenciennes, 1837)56. *Gnatholepis thompsoni* Jordan, 1904\*\*<sup>b</sup>**Suborden Acanthuridae**

## Familia XXV. Acanthuridae

57. *Acanthurus chirurgus* (Bloch, 1787)**Suborden Scombroidei**

## Familia XXVI. Sphyraenidae

58. *Sphyraena barracuda* (Walbaum, 1792)**Orden Pleuronectiformes****Suborden Pleuronectoidei**

## Familia XXVII. Paralichthyidae

59. *Citharichthys spilopterus* Günther, 1862\*

## Familia XXVIII. Bothidae

60. *Bothus ocellatus* (Agassiz, 1831)

## Familia XXIX. Achiridae

61. *Achirus lineatus* (Linnaeus, 1758)**Orden Tetraodontoidei**

## Familia XXX. Monacanthidae

62. *Monacanthus ciliatus* (Mitchill, 1818)\*<sup>b</sup>63. *Stephanolepis hispidus* (Linnaeus, 1766)

## Familia XXXI. Tetraodontoidei

64. *Sphoeroides spengleri* (Bloch, 1785)65. *Sphoeroides testudineus* (Linnaeus, 1758)

Anexo III. Componentes de la dieta de *Atherinomorus stipes* y *Eucinostomus jonesi*, se incluyen porcentajes de frecuencia de ocurrencia (FO), numérica (N) y de área (A).

Categoría	<i>A. stipes</i>			<i>E. jonesi</i>		
	FO(%)	N(%)	A(%)	FO(%)	N(%)	A(%)
<b>FORAMINIFERA</b>						
<i>Archaias angulatus</i>	1.86	0.33	0.71	1.16	0.68	0.44
<i>Alveonella mello</i>	0.46	0.07	0.12			
<i>Cellantus</i> sp.	0.12	0.02	0.07	0.19	0.26	0.05
<i>Criboelphidium kugleri</i>	0.12	0.02	0.05			
<i>Cynbalopora squamosa</i>	0.35	0.04	0.10			
<i>Globigerina</i> sp.	0.23	0.03	0.03			
<i>Peneroplis planatus</i>	3.60	0.60	1.51	2.13	0.91	0.66
<i>Polystomella</i> sp.	2.21	0.29	0.33	2.61	1.09	0.43
<i>Quinqueloculina</i> sp.	1.63	0.63	0.43			
<i>Rotalia becarii</i>	1.39	0.17	0.23			
<i>Triloculina</i> sp.	6.85	2.67	3.65	4.07	4.06	0.96
Soritidae (Fragmentos)	6.16		6.67	3.29		3.01
No determinados	0.23	0.04	0.07			
<b>ROTIFERA</b>						
Ploimida	0.46	0.64	0.02			
No determinados	3.14	2.45	0.09			
<b>BIVALVIA</b>						
<i>Anodontia alba</i>				0.39	0.08	0.12
<i>Anomalocardia auberiana</i>	0.12	0.03	0.05	0.39	0.69	0.98
<i>Anomalocardia</i> sp.	0.12	0.01	0.05			
<i>Brachidontes modiolus</i>	0.12	0.01	0.09	0.58	0.12	0.16
<i>Brachidontes</i> sp.				1.16	0.48	0.59
<i>Laevicardium</i> sp.				0.10	0.02	0.01
Ostreidae	0.12	0.01	0.02			
<i>Tellina</i> sp.	0.23	0.02	0.09	1.94	0.69	1.29
Veneridae	0.23	0.03	0.14			
Fragmentos bisales	0.23		0.08	0.19		0.16
Larvas	3.14	10.22	2.84			
No determinados	0.12	0.01	0.01			
<b>GASTEROPODA</b>						
<i>Aeteosina</i> sp.				0.10	0.03	0.02
<i>Assiminca</i> sp.				0.10	0.02	0.02
<i>Cerithium eburneum</i>				0.10	0.02	0.07
<i>Prunum</i> sp.				0.39	0.23	0.10
<i>Rissoella</i> sp.				0.10	0.02	0.02
<i>Smaradia vividis</i>				0.10	0.02	0.02
Larvas	0.93	2.27	1.82			
No determinados	0.12	0.01	0.02	0.10	0.02	0.02
Fragmentos (Mollusca)	0.35		2.55	1.26		0.99

## Anexo III. Continuación...

<b>POLYCHAETA</b>						
<i>Armandia</i> sp.				0.58	0.10	0.44
<i>Branchiosyllis</i> sp.				0.10	0.02	0.10
Dorvillidae				0.10	0.02	0.04
<i>Ceratonereis</i> sp.				0.19	0.03	0.60
<i>Eunice</i> sp.				0.10	0.02	0.15
<i>Exogone</i> sp.				0.77	0.51	0.29
Glyceridae	0.12	0.15	1.60			
Hesionidae				0.19	0.03	0.06
<i>Laeonereis culveri</i>	0.93	0.07	2.64	5.91	1.15	5.89
<i>Marphysa</i> sp.	0.12	0.01	0.09	0.10	0.02	0.17
Nereididae (fragmentos)				0.48		1.28
Orbinidae	0.12	0.01	0.18			
<i>Prionospio</i> sp.				0.19	0.03	0.36
<i>Sigambra</i> sp.				0.10	0.02	0.03
Spionidae				0.77	0.13	0.70
Terebellidae				0.10	0.02	0.12
<b>OSTRACODA</b>						
No determinados	3.72	0.67	0.71	9.58	17.66	3.85
Fragmentos				1.94		1.23
<b>COPEPODA</b>						
Calanoida	2.67	2.61	1.48	0.48	3.15	0.28
<i>Pseudodiaptomus cokeri</i>				0.19	0.07	0.003
Cyclopoida	0.81	1.61	0.43	0.77	2.89	0.17
<i>Halicyclops caneki</i>				0.29	0.07	0.003
<i>Neocyclops ferrari</i>						
<i>Oithona</i> sp.	3.37	9.07	1.98			
Harpacticoida	7.08	59.74	11.95	5.52	34.66	2.52
<i>Schizopera</i> sp.	0.35	0.39	0.13			
Copepoditos	0.70	0.47	0.13			
<b>CIRRIPEDIA</b> (Larvas)	0.23	0.04	0.01			
<b>DECAPODA</b>						
Larvas (Zoea)	1.51	0.90	0.86	0.29	0.31	0.21
<i>Farfantepenaeus dourarum</i>				0.10	0.26	1.28
<i>Farfantepenaeus</i> sp. (juveniles)				0.48	1.39	3.77
No determinados				0.29	0.40	1.71
<b>MYSIDACEA</b>	0.12	0.52	0.50	0.29	0.07	0.20
<b>ESTOMATOPODA</b>	0.23	0.02	0.27	0.48	0.10	0.24
<b>ISOPODA</b>						
<i>Paracerceis</i> sp.				0.19	0.07	0.07
Fragmentos				0.19		0.14
No determinados	0.70	0.13	0.59	0.19	2.18	1.51

## Anexo III. Continuación...

<b>TANAIDACEA</b>						
<i>Heterotanais limicola</i>	0.93	0.08	0.41	3.19	3.28	1.71
<i>Leptognatha longiremis</i>				0.39	0.15	0.17
Fragmentos				0.68		1.56
No determinados				3.19	9.96	5.15
<b>AMPHIPODA</b>						
Aoridae	1.16	0.23	2.14			
<i>Cerapus tubularis</i>	1.05	0.13	1.08	7.74	9.60	15.77
Corophiidae				0.19	0.07	0.03
<i>Erichthonius brasiliensis</i>	0.46	0.08	0.65	0.87	0.46	1.03
<i>Grandidierella</i> sp.	0.35	0.05	0.25	0.48	0.30	0.39
Melitidae				0.39	0.31	0.17
Ischyoceridae (fragmentos)	0.35		0.52	3.39		10.59
No determinados	1.05	0.15	0.62	5.03	0.81	8.70
Fragmentos	0.81		0.89	2.81		5.65
<b>INSECTA</b>						
Diptera	1.74	0.99	4.83	0.10	0.02	0.10
Tabanidae	0.58	0.05	0.99			
Coleoptera (Larvas)	0.12	0.02	0.09			
Hymenoptera	0.12	0.01	0.05			
Pseudoformicidae	0.23	0.03	0.27			
Larvas	0.35	0.03	0.34	0.10	0.02	0.01
<b>TELEOSTEI</b>						
<i>Atherinomorus stipes</i>	0.12	0.01	0.54			
Labrisomidae (larvas)	0.12	0.34	0.25			
Gobiidae (larvas)	0.12	0.03	0.03			
<i>Pomatomus saltatrix</i> (larvas)	0.12	0.04	0.03			
Fragmento (esqueleto, otolitos)	0.23		1.44			
Huevos	0.70	0.30	0.04	0.03	0.26	0.48
Escamas	1.68	0.68	2.28			
<b>MATERIAL VEGETAL</b>						
Navicula sp.	0.58		2.30			
Algas filamentosas	5.11		2.02			
<i>Polysiphonia</i> sp.	1.16		0.28			
<i>Halodule</i> sp.	3.72		2.69			
<i>Thalassia testudinum</i>	0.46		0.63			
Mangle (Hoja)	1.28		0.38			
Restos vegetales	8.25		0.45			
<b>MONI</b>	9.52		28.13			