

Luis Espinosa Jr



Universidad Nacional Autónoma  
de México

FACULTAD DE CIENCIAS

VARIACION POBLACIONAL DE *Discapseudes holthuisi*  
(Bacescu y Gutu, 1975) (TANAIDACEA) EN EL SISTEMA LAGUNAR  
DE ALVARADO, VERACRUZ.

T E S I S

Que para obtener el Título de

B I O L O G O

presenta



MARIA NORMA OLINDA FERNANDEZ BUCES

México, D. F.

1989

*A mis padres,  
Norma y Jose Antonio*

*A mis hermanos,  
José, Manuel, Alejandra y Claudia*

*A mi abuela,  
Aydalia*

*A mis amigos*

## AGRADECIMIENTOS

- A la Dra. Elva Escobar Briones por la dirección y revisión de este trabajo.
- Al Dr. Luis A. Soto por la revisión del presente trabajo y las facilidades otorgadas en el laboratorio a su cargo.
- Al Biólogo Gildardo Alarcón Daowz por su asesoramiento y consejos en el desarrollo del presente trabajo.
- Al M.en C. Luis Eguiarte Fruns y al M.en C. Carlos Rosas por sus consejos en la revisión del trabajo.
- Al personal del laboratorio de Ecología del Bentos en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM por el material, el apoyo brindado y sugerencias.
- A la Biol. Patricia Gómez López y a todo el personal del laboratorio de Farmacología Marina, ICMYL, UNAM por las facilidades otorgadas y sus valiosos comentarios.
- Al Dr. Jürgen Sieg de la Universidad de Osnabrück-Abteilung Vechta, Alemania por la información proporcionada y la revisión bibliográfica.
- Al Dr. Richard Hartnoll del departamento de Biología Marina en la Universidad de Liverpool, UK. por la información proporcionada y sugerencias.
- Al Biol. Víctor Alejandro Llaca por su invaluable apoyo, sugerencias y colaboración en la elaboración del trabajo.
- A la Biol. Cecilia Sauter y a la Biol. Beatriz Alessio Robles por su apoyo y consejos.
- Al Dr. Carlos García Saez por su apoyo, comentarios y sugerencias.
- A Adriana Ramírez, Ruth Chavéz, Laura Estrada y Adriana Campos.
- A todas aquellas personas que colaboraron de alguna manera en la elaboración del presente trabajo.

#### RESUMEN

En el presente trabajo se analizó el comportamiento poblacional de la especie *Discapseudes holthuisi* (TANAIDACEA) como un componente importante de la fauna bentónica de la laguna costera de Alvarado, Veracruz durante la temporada de muestreo (abril 1986 - febrero 1987).

Se sexaron y midieron 6,440 organismos de un estimado aproximado de 14,864 individuos provenientes de un muestreo mensual en diez localidades diferentes. Se determinó la proporción de aparición de los estadios sexuales, la estructura de tallas, variación de las tallas promedio y la densidad por metro cuadrado a lo largo de la temporada de muestreo.

Fue posible caracterizar la presencia de cinco grupos dentro de la población en la laguna con estructura de tallas y relación de crecimiento diferentes.

Se propone la existencia de un hermafroditismo secuencial protándrico sujeto a futura investigación.

El presente trabajo abre las puertas a una investigación a fondo de la población del tanaidáceo, considerado como uno de los principales recursos alimenticios para peces en lagunas costeras tropicales.

#### ABSTRACT

Populational behaviour was analyzed for *Discapseudes holthuisi* as one of the most important benthic components of the coastal lagoon of Alvarado, Veracruz for the sampling season April '86 - February '87.

From a population estimate of 14864 individuals/year in a monthly sampling on a total of ten sites; 6440 organisms were measured and sex determined in order to establish sexual proportion, size-frequency and population density per month.

It was possible to establish five groups within this population in the lagoon with different organism's size and relative growth rate.

A probable sequential hermaphroditism in form of protandry is proposed.

The present work encourages further investigation of this tropical coastal waters species.

## INDICE

### \* INTRODUCCION

#### I BIOLOGIA DE LA ESPECIE

1.1 Descripción de la especie.....	2
1.2 Conducta reproductiva.....	4
1.3 Distribución y Habitat.....	4

#### II GENERALIDADES DEL CRECIMIENTO EN CRUSTACEOS CON ENFASIS EN LOS TANAIDACEOS

2.1 Crecimiento relativo.....	6
2.2 Crecimiento y su relacion con la reproducción en crustaceos.....	7

#### III INTERACCION CON EL MEDIO

3.1 Aspecto ecológico de la reproducción.....	8
3.2 El hermafroditismo en crustáceos.....	9

#### IV ZONA DE ESTUDIO

4.0 Laguna de Alvarado, Veracruz.....	10
---------------------------------------	----

### \* OBJETIVOS

### \* MATERIAL Y METODO

Aspectos ambientales.....	14
AJ Determinación de los estadios sexuales.....	15
BJ Establecimiento de tallas en la población.....	17

### \* RESULTADOS

AJ Caracterización de la población.....	19
BJ Variación en las proporciones sexuales e influencia de factores externos.....	29
CJ Variación en la estructura de tallas.....	37
DJ Otras relaciones morfométricas.....	48
i>Relación entre tamaño de hembra y número de huevos en el marsupio.....	48
ii>Relación entre la talla de los machos y la longitud total de la quela.....	49

## \* DISCUSION

AJ	Caracterización de la población.....	50
a.1>	Diferencias entre localidades.....	50
a.2>	Diferencias en talla para machos y hembras...	52
BJ	Variación en las proporciones sexuales e influencia de factores externos.....	53
b.1>	Tolerancia a la salinidad y temperatura.....	53
b.2>	Relación entre los factores externos y el número de individuos de ciertos estadios sexuales en la población.....	56
CJ	Variación en la estructura de tallas.....	58
c.1>	Densidad poblacional.....	58
c.2>	Variación en la estructura de tallas por localidad.....	59
DJ	Hermafroditismo secuencial en <i>Discapseudes holthuisi</i> .....	60
d.1>	Evidencia de hermafroditismo secuencial en otras especies de tanaidáceos.....	60
d.2>	Influencia de la proporción de aparición de miembros de otro sexo.....	60
d.3>	Reducción de las partes bucales en algunos tanaidáceos.....	61
d.4>	Heteroquelia en machos como evidencia de la protoginia.....	61
EJ	Variación en la población de cada localidad.....	63
FJ	Relación entre el tamaño de la hembra y el número de huevos en el marsupio.....	66

## \* CONCLUSIONES

## \* RECOMENDACIONES

## \* LITERATURA CITADA

## \* APENDICES

## **INTRODUCCION**

---

## INTRODUCCION

Los estudios realizados en México sobre *Discapseudes holthuisi* Răcescu & Gutu, 1975 son muy escasos no obstante que se trata de una especie importante pues constituye una de las principales fuentes de alimento para peces de interés comercial en la Laguna de Alvarado, Veracruz (Sotc et al, 1986).

Autores como García Montes (1988) consideran a ésta especie como un componente epibéntico dominante de gran abundancia en el conjunto lagunar de Alvarado, Veracruz (apéndice I); Aguilar (com pers) ha descrito la presencia de estos organismos en el tracto digestivo de peces de interés comercial en dicha laguna.

Winfield (1987), llevó a cabo un estudio sobre abundancia, distribución y estacionalidad del orden Tanaidacea en la laguna de Sontecomapan, Veracruz. Chinolla (1984), consideró a dicho orden como componente bentónico intermareal de mayor abundancia en el ambiente lagunar estuarino de la misma laguna.

Los estudios de esta especie en el extranjero son escasos y a la fecha no existen estudios sobre la ecología de estos organismos (Sieg com, pers.).

Debido a su importancia trófica, a su abundancia en lagunas costeras mexicanas del Golfo de México y a la carencia de información sobre la especie, surge la necesidad de realizar estudios como el presente en el cual se pretende poner en evidencia la manera en que la población de estos organismos reparte sus recursos para el crecimiento y la reproducción a lo largo de todo el año.



## BIOLOGIA DE LA ESPECIE

### 1.1 DESCRIPCION DE LA ESPECIE

*Discapseudes holthuisi* (Băcescu y Gutu, 1975) es una especie de tanaidaceo de la familia Apseudoidea perteneciente al orden Peracarida (CRUSTACEA : MALACOSTRACA). Se distribuye en aguas tropicales del Atlántico; tiene hábitos bentónicos y se alimentan principalmente de detrito y microorganismos asociados al sustrato (Sieg, 1986).

Esta especie, descrita en 1975 por Mihail Răcescu y Modest Gutu con material recolectado en la costa Noroeste de América del Sur y de la boca del río Surinam se caracteriza por sus hábitos intertidales y ausencia de ojos (Sieg, 1986).

El cuerpo formado por tres regiones principales (Sieg 1977 ;in Messing, 1981): El cefalotorax formado por la fusión de la cabeza al primer segmento del cuerpo, el pereón formado por 6 segmentos libres y el pleón o tercer segmento del cuerpo con un pleotelson ovalado discoidal al cual debe su nombre (fig. 1).

El sistema interno más evidente es el tracto digestivo que se observa, dispuesto de manera dorsal, a lo largo del pereón del organismo. El sistema nervioso esta bien desarrollado y consiste de un ganglio cerebral conectado mediante un anillo perisofágico al cordón nervioso bajo el tracto digestivo. Presentan un corazón antero-lateral dorsal al tracto digestivo que se extiende a lo largo de todo el pereón. La excreción salival se lleva a cabo mediante un par de glándulas que se abren a la base de la maxila. Presentan además secreciones salivales que utilizan para cementar las partículas de arena durante la elaboración del tubo así como para sellar la entrada a éste (Holdrich y Jones, 1983).

En organismos maduros, las gónadas ocupan casi en su totalidad el espacio contenido dentro del pereón. Los ovarios son tubulares y se abren a través de un oviducto a cada lado del cuarto segmento del pereón. Los testículos en los machos son más pequeños y sus vasos deferentes pueden fusionarse para formar una vesícula seminal única o bien un par de ellas situadas en uno o dos conos genitales en el sexto segmento del pereón. Se presentan además organismos hermafroditas con ambas gónadas.

En algunas especies, el dimorfismo sexual es evidente; los machos presentan el quelípodo (fig. 1) más desarrollado que las hembras al igual que una prolongación de la base de las antenas.

De mayor importancia es la reducción de las partes bucales en los machos de algunas especies y los cambios en la forma del cefalotorax y las proporciones de los segmentos del pereón (Holdrich y Jones, 1983; Johnson y Attramadal, 1982).

El sexo está determinado por glándulas androgénicas cuyas hormonas son las causantes de la evolución del hermafroditismo secuencial como estrategia reproductiva.

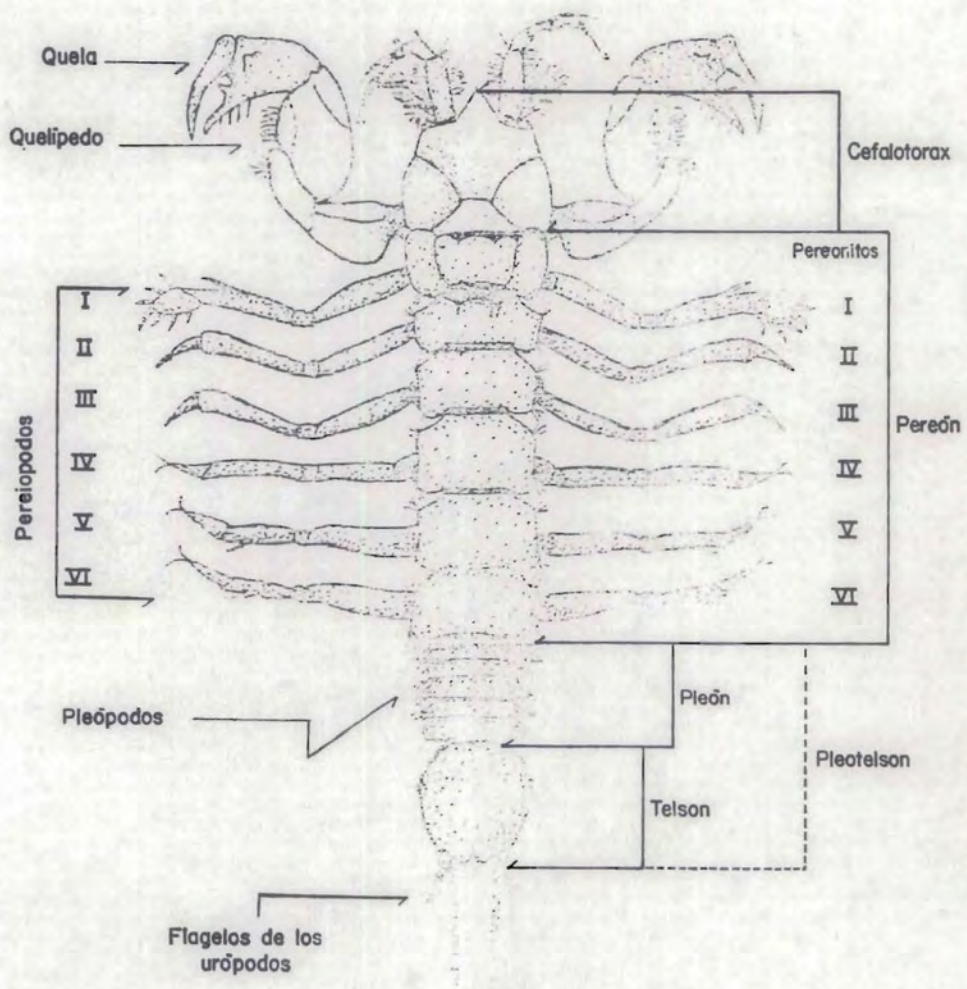


fig (1).- Morfología General de *Discapsseudes holthuisi*

## 1.2 CONDUCTA REPRODUCTIVA

En los crustáceos la reproducción es generalmente de tipo sexual con sexos separados mediante un marcado dimorfismo. (Ra'Anan y Cohen, 1983). Los tanaidáceos son especies polígamas en las cuales los machos abandonan sus tubos durante la temporada de reproducción en busca de hembras con las cuales copular y se introducen en el tubo de éstas abriendo un pequeño orificio en la pared. El cortejo comienza cuando se ponen en contacto las antenas y termina con el macho ocupando la primera mitad del tubo y la hembra la segunda mitad (Fig. 2A y 2B).

La hembra muda y con el macho en posición ventral se realiza la cópula. Después de la fecundación la hembra comienza a liberar huevos al ovisaco y distribuye con sus pereiópodos el esperma. Horas después de la cópula el macho deja el tubo de la hembra.

Los huevos se desarrollan dentro del marsupio en un tiempo aproximado de 15 días hasta convertirse en larvas y son liberadas dentro del tubo del cual no salen ni ellas ni la hembra hasta el término de su desarrollo (1-3 días), tiempo a partir del cual las larvas emergen del tubo materno para construir el suyo propio (Johnson y Attramadal, 1982).

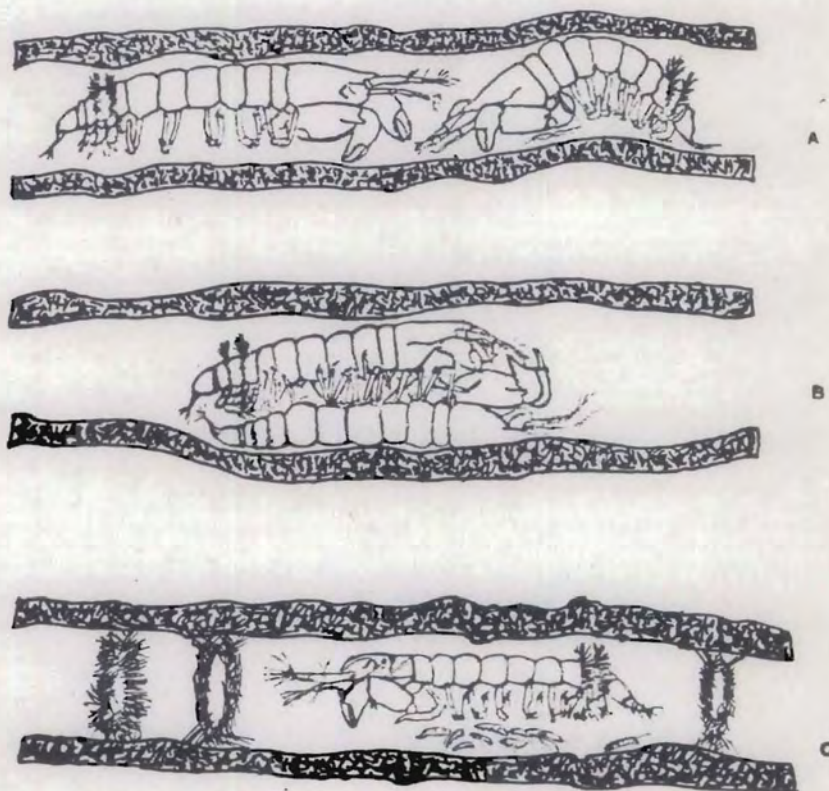
Las hembras dentro de una misma especie se reproducen asincrónicamente y son incapaces de almacenar esperma por lo que es necesaria una fecundación en cada ocasión (Borowsky, 1983).

## 1.3 DISTRIBUCION Y HABITAT

Las barreras que limitan la distribución de los organismos pueden ser originadas por factores abióticos, como la temperatura la salinidad, la topografía etc., así como también por factores bióticos como la distribución de la vegetación, la productividad de niveles tróficos inferiores, la cantidad de materia orgánica en el sustrato, los depredadores, la competencia inter e intra-específica etc. (Brown y Gibson, 1983).

La distribución de *Discapseudes holthuisi* es exclusivamente tropical en el Océano Atlántico (Sieg, 1986). Son organismos tubícolas en todos sus estadios, que habitan enterrados 4 ó 5 cm en tubos con forma de U dentro del sustrato en zonas someras ricas en vegetación subacuática, fondos arenosos, lodosos y detrito (Băcescu y Gutu, 1975).

Los organismos juveniles permanecen dentro del tubo de la madre hasta que tiene cierta edad y después lo abandonan para establecer su propio tubo en las cercanías por lo que algunos autores como Sieg (1986) y Woodlin (1976) consideran que la distribución de estos organismos es a manera de parches con alta densidad de población.



**FIG.2.-** Conducta de Apareamiento (A,B) y Cuidados Maternales (C) en *Tanais cavolinii*.

(Modificado de Johnson y Attramadal, 1982)

Los tanaidáceos (en especial las hembras) pasan la mayor parte de su vida dentro de sus tubos por lo que el movimiento fuera de sus madrigueras no es muy efectivo. Ocasionalmente salen a buscar detrito en las cercanías para alimentarse. Los juveniles y machos son organismos más errantes; los machos tienden a salir de sus tubos en busca de hembras para copular (Borowsky, 1983).

La natación se lleva a cabo por medio de los pleópodos y es limitada pues generalmente son caminadores que utilizan para ello sus pereiópodos y quelípedos. Dado que carecen de larvas libre nadadoras o plantónicas que faciliten su dispersión, el rango de expansión de la especie es restringido y depende de qué tanto son capaces de alejarse los juveniles de el tubo materno para formar su propia madriguera (Sieg, 1983).

El número de organismos en una población se considera determinado por tres factores principales; a) escasés de recurso como alimento y lugar de habitación; b) poco acceso a este recurso debida a la capacidad intrínseca de los animales de dispersión y búsqueda; c) por escasés de tiempo cuando la tasa de crecimiento  $r$  es positiva (Begon *et.al.*, 1986).

Según la teoría competitiva, la exclusión competitiva se da si existe un recurso en común del cual no hay suficiente cantidad, dicho recurso puede ser muy variable; alimento, espacio, etc. (Begon *op cit*). Las poblaciones limitan su crecimiento de tal manera que no se sobreexplota la cantidad de los recursos disponibles (Wyne-Edwards, 1964).

#### GENERALIDADES DEL CRECIMIENTO EN CRUSTACEOS CON ENFASIS EN LOS TANAIIDACEOS

##### 2.0 CRECIMIENTO RELATIVO

El crecimiento se lleva a cabo mediante una serie de mudas que separan los diferentes estadios y generalmente es acompañado por cambios en las proporciones y el tamaño por lo cual se le denomina crecimiento alométrico o relativo (Hartnoll, 1983).

Desde un punto de vista fisiológico, dichas alteraciones en las proporciones corresponde a modificaciones importantes del funcionamiento del sistema endócrino (Teissier *in*: Waterman, 1960). El crecimiento alométrico se puede representar mediante las siguientes expresiones matemáticas:

1.....

$$y = b x^{\alpha}$$

2.....

$$\log y = \alpha \log x + \log b$$

En donde  $b$  y  $\alpha$  son constantes (Hartnoll, 1983; Teissier, 1960).

En la ecuación 1, la relación existente entre una porción determinada del cuerpo del organismo y otra parte es de tipo exponencial; es decir, al incrementarse una parte del cuerpo, la otra parte se incrementa a una determinada potencia  $\alpha$ .

La ecuación 2 muestra una manera de ajustar la relación exponencial en el crecimiento relativo de los organismos a un modelo lineal de mayor predictibilidad.

Se puede explicar la variación alométrica como el crecimiento desigual de dos órganos o partes de un organismo como producto de un mismo conjunto de factores (Hartnoll, 1978).

Como se indicó anteriormente, los crustáceos realizan su crecimiento mediante una serie de mudas; la muda que separa el último estadio inmaduro del primer estadio maduro ha sido designada por autores como Pérez (1928): *in* Hartnoll (1983) muda pubertal. Esta se distingue principalmente en hembras ya que presentan un evidente cambio morfológico pues aparecen en ellas las estructuras destinadas a cargar los huevecillos; en el caso de anfipodos y tanaidáceos, son las estructuras que se denominan oosteguitos (epipoditos modificados de los apéndices torácicos) que desarrollan setas marginales largas para formar el marsupio o bolsa de incubación.

## 2.1 CRECIMIENTO Y SU RELACION CON LA REPRODUCCION

La reproducción en los crustáceos involucra generalmente procesos de cópula, puesta y la incubación de los huevecillos. La mayoría son bisexuales y se reproducen comunmente de manera sexual (Sastri, 1983). La cópula solamente puede llevarse a cabo cuando la hembra ha mudado recientemente de tal manera que los espermatozoides transferidos pueden fertilizar solamente un lote de huevos y los que permanecen almacenados se pierden cuando la hembra vuelve a mudar (Hartnoll, 1983).

El crecimiento y la reproducción en los crustáceos deben considerarse como procesos complementarios con alta influencia el uno sobre el otro. Las demandas de la reproducción pueden provocar la interrupción de la secuencia de mudas que son esenciales para el crecimiento.

En tanaidáceos hay muy pocos trabajos al respecto, y el

estudio de sus patrones de crecimiento y reproducción se complica aún más por la presencia de hermafroditismo secuencial existente en ciertas especies (Lang, 1958; Hartnoll, 1983; Highsmith, 1983; Holdrich y Jones, 1983; Warner, 1975; Stoner, 1986).

La conducta de incubar los huevos por parte de las hembras de los tanaidáceos restringe o inhibe la alimentación, e independientemente de que exista disponibilidad de los recursos; la ecdisis puede ser retrasada por una incompleta incubación de los huevos o el desarrollo de las larvas. Estos problemas de acumulación de los recursos en estadios de crianza pueden ser la causa de una aparente alternancia entre estadios sexualmente determinados y estadios no determinados. Observada en las hembras de algunos grupos como isópodos, cumáceos y tanaidáceos en los cuales las hembras ovígeras son incapaces de acumular suficientes recursos tanto para la próxima ecdisis como para la ovulación que sigue a ésta (Hartnoll, 1983).

## INTERACCION CON EL MEDIO AMBIENTE

### 3.1 ASPECTO ECOLOGICO DE LA REPRODUCCION

La interacción entre organismos reproductivos y el medio ambiente se puede manifestar en migraciones a localidades adecuadas para la cópula ó la crianza; disparadas éstas como conducta asociada a la cópula y como una mayor ocurrencia de hembras ovígeras en determinadas temporadas a lo largo del año. Dentro de dicho patrón temporal, existen momentos de máxima actividad gonádica para ambos sexos; la cual no es necesariamente sincrónica ya que en la mayoría de los casos, los machos maduran antes que las hembras (Sastri, 1983).

Existen factores tanto internos como externos que afectan la producción de gametos en los individuos. Dentro de los factores internos podíamos considerar la edad del individuo, su composición bioquímica, su metabolismo, la muda y el sistema endócrino. Los factores externos como la temperatura, la salinidad (en especial en organismos de ambientes estuarinos), el fotoperíodo y la disponibilidad de alimento serían los de mayor influencia sobre la reproducción. Sin embargo, la influencia de estos factores, o la combinación de ellos en todas las fases del ciclo reproductivo no ha podido ser determinada para ninguna especie de crustáceos (Sastri, op cit).

Otro factor externo que afecta la reproducción de los tanaidáceos es la proporción presente de miembros de un sexo determinado pues en ocasiones, si dicha proporción es baja, la población de organismos nivela las proporciones; ya sea mediante

cambios en organismos adultos (hermafroditismo secuencial), (Lang, 1958) o bien mediante influencia directa sobre el desarrollo de organismos pre-pubertales (Sastry, 1983).

### 3.2 EL HERMAFRODITISMO EN CRUSTACEOS

El hermafroditismo es común en algunos crustáceos, especialmente en organismos parásitos, sésiles o bien adaptados a ambientes especializados como el caso de los tanaidáceos. En ellos es posible encontrar organismos gonocóricos (con un solo tipo de gónadas, ya sean testículos u ovarios) de ambos sexos, organismos con ovotestes que adquieren conductas de macho después de cierto número de reproducciones como hembra y organismos en los cuales los hermafroditas con ovotestes adquieren conducta y aspecto de hembras después de una serie de reproducciones como machos (Lang, 1958; Highsmith, 1983; Holdrich y Jones, 1983; Warner, 1975; Stoner, 1986).

El hermafroditismo se ha observado en los copépodos, tanaidáceos, anfípodos y decápodos. En las especies con hermafroditismo secuencial, los individuos cambian de sexo en un momento dado de su vida. Si el organismo inicial es un macho, la condición es denominada protandria; si el organismo inicial es una hembra, se le denomina protoginia (Warner, 1975).

En casi todos los casos de hermafroditismo en peracáridos las gónadas son ovotestes (parte de la gónada es un testículo y parte funciona como ovario después de cierto tiempo); sin embargo, en el anfípodo *Armadillium vulgare* la gónada izquierda es un ovario funcional y la derecha un testículo degenerado (Collinge, 1947; in Lang, 1958).

La ventaja de la existencia de organismos gonocóricos y hermafroditas de manera simultánea o consecutiva en una especie es aún tema de controversia (Sastry, 1983).



## ZONA DE ESTUDIO

### 4.0 LAGUNA DE ALVARADO, VERACRUZ

Dentro de las definiciones más aceptadas de un ambiente estuarino es aquella dada por Pritchard (1967) *in*: McLusky (1981) que considera a un estuario como un cuerpo de agua costero semicerrado que presenta una conexión con el mar y dentro del cual el agua de mar está diluida en proporción medible con agua dulce derivada del drenaje de tierra (ríos). Sin embargo, las lagunas costeras no presentan una conexión constante con el mar y presentan un aporte de agua salada en intervalos irregulares.

La laguna de Alvarado, al igual que las lagunas costeras y estuarios son sistemas dinámicos y abiertos subsidiados por energía física. Se caracterizan por ser ecológicamente complejos, estables, con numerosas fronteras abiertas y altamente productivos ya que presentan una elevada tasa de producción primaria y secundaria que conduce a una abundancia de peces, bivalvos, crustáceos, aves y mamíferos (Yañez-Arancibia, 1986).

Es un sistema lagunar costero conformado por tres lagunas interconectadas que son Camaronera, Buen País y la Laguna de la ciudad de Alvarado. Se encuentra localizada sobre la planicie costera suroriental, 18° 50' N, y 95° 47' W. (Fig. 3) y presenta un clima húmedo, considerado AW y AM; caluroso con lluvias en verano y en otoño por Rzedowsky, (1983).

La variación de la salinidad como consecuencia de la mezcla de agua salada y dulce representa un reto para la fisiología de los organismos por lo que pocas especies pueden adaptarse a este ambiente. Los lodos y arcillas que componen el fondo son muy ricos en materia orgánica pero presentan bajas cantidades de oxígeno que en ocasiones llegan a ser consideradas anóxicas. (Yañez-Arancibia *op cit.*; Sevilla, 1977; Soto *et al.*, 1986)

El principal aporte de agua dulce lo constituyen los ríos Camarón, Blanco, Papaloapan y Acula, situados en la región suroriental de la Laguna (Fig. 3). De los anteriores, el río Papaloapan es el de mayor influencia (Villalobos *et al.*, 1975).

Un análisis de sedimentos practicado en el complejo lagunar Alvarado - Buen País - Camaronera, demostró que los componentes sedimentológicos principales de la laguna son arcilla, limo, arenas y gravas (Soto *et al.* 1986).

La laguna de Alvarado al ser una laguna costera, presenta una mezcla de agua dulce con agua marina que aunado a la poca profundidad de la misma laguna resulta en diferencias considerables de salinidad, turbidez, oxigenación, temperatura y concentraciones de nitratos tanto para el agua superficial como para el fondo de la laguna (Sevilla, 1977).

## Laguna de Alvarado , Veracruz.



FIG.(3).-Laguna de Alvarado y localidades de muestreo.

Las condiciones generales de salinidad, temperatura, y oxigenación registradas en la laguna se muestran en la tabla 1.

TABLA 1.- Condiciones ambientales en la laguna de Alvarado, Veracruz para 1977 y 1986.

	MAXIMA	MINIMA	FUENTE
SALINIDAD	22°/oo	2°/oo	Soto <i>etal</i> , 1986
TEMPERATURA AMBIENTAL	32°C	23°C	"
TEMPERATURA DEL AGUA	32°C	25°C	"
OXIGENO DISUELTO	5.67 ml/l	2.58 ml/l	Sevilla, 1977

## **OBJETIVOS**

---

## OBJETIVOS

El presente trabajo tiene como objetivo estudiar espacial y temporalmente la población de *Discapseudes holthuisi* en la laguna de Alvarado, Veracruz.

Se pretende:

- Caracterizar a la población de *Discapseudes holthuisi* con base en criterios morfométricos para las diferentes localidades a lo largo de la temporada de muestreo.
- Determinar la variación de la proporción de los estadios sexuales en las localidades muestreadas en el transcurso del año y su relación con algunas condiciones ambientales.
- Registrar la variación en talla para los diferentes estadios de la población en las localidades de muestreo.
- Determinar posibles temporadas de reproducción, reclutamiento y crecimiento en las diferentes localidades muestreadas.
- Establecer la existencia de una talla reproductiva límite para las hembras y determinar la talla a partir de la cual se adquiere la madurez sexual en hembras y machos.

## **MATERIAL Y METODO**

---

## MATERIAL Y METODO

En el presente estudio se utilizaron organismos provenientes de un muestreo general para bentos. El muestreo se realizó en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz con una periodicidad aproximada de treinta días a lo largo del ciclo anual 86-87 (Abril - Febrero). Las localidades de muestreo fueron seleccionadas con base en la presencia o ausencia de vegetación sumergida (Soto et al., 1986).

En la recolección de organismos fué utilizado un muestreador de succión que consiste de una bomba de 4 Hp de potencia impulsada por gasolina la cual bombea agua, sedimentos y organismos a través de una manguera de 5 cm. de diámetro, siguiendo el principio Vénturi. La bomba fué utilizada en todas las estaciones muestreadas (fig.3) por triplicado cubriendo un área de 1m<sup>2</sup> (delimitada por un cilindro de 70 cm de diámetro y altura variable dependiendo de la profundidad en la zona muestreada).

La abertura de malla de la red del cilindro y bolsa de colecta fué de 1 mm, se efectuaron 3 réplicas por muestreo cubriendo una área aproximada de 1 m<sup>2</sup> y se registraron datos de temperatura, salinidad y profundidad para cada una de las localidades muestreadas (periodo luminoso solamente). Finalmente el material fué fijado en formol al 4% y alcohol al 70% para su posterior separación y utilización (Soto et al., 1986).

### ASPECTOS AMBIENTALES

De acuerdo a análisis preliminares en la zona, (Soto et al., 1986); se pueden caracterizar tres ambientes en función de sus características sedimentológicas, físicas y biológicas. El primer ambiente, la zona de desembocadura del río Papaloapan (fig.3) ha sido considerada para el presente trabajo como Ambiente fluvial dada su alta influencia de agua dulce.

El segundo ambiente, considerado como la Zona de Pastos, lo conforman principalmente las localidades cercanas a la barra que separa a la laguna del mar (fig.3) en la cual predomina la fanerógama, Ruppia maritima, algas filamentosas y rodofíceas, (Soto et al., 1986).

El tercer y ultimo ambiente registrado es el denominado Zona de Lodos o de Fondos Desprotegidos, (García-Montes, 1988) y está formado principalmente por las localidades dentro de la Laguna Camaronera (fig.3), en la cual la densidad de la vegetación sumergida es mínima y estacional.

La ubicación de las localidades muestreadas se aprecia en la tabla 2 y figura 3.

Tabla 2.- Estaciones muestreadas mensualmente a partir del mes de abril 1986 a febrero de 1987.

AMBIENTE	LOCALIDAD	UBICACION
Río	1	Boca del Río Papaloapan
Río	2	Oeste del Río Papaloapan
Pastos	3	Frente a la Ciudad de Alvarado
Pastos	4	Frente a Punta Grande
Pastos	5	Frente a Punta Arbolillo
Pastos	7	Frente a Punta del Buen País
Lodos	8	Frente a Punta Larga
Lodos	9	La Palapa
Pastos	10	El Rincón
Lodos	11	Frente a " Los tubos "

nota .-La ubicación geográfica de estas localidades puede observarse en la figura 3.

#### AJ DETERMINACION DE LOS ESTADIOS SEXUALES

Para poder llevar a cabo el sexado y medición de los organismos, se utilizó un microscopio estereoscópico con reglilla ocular milimétrica. Los criterios para separar los estadios juveniles de los adultos se establecieron conforme a los criterios propuestos por Messing (1983) y Holdrich y Jones (1983).

Dado que en los tanaidáceos, al igual que en otros crustáceos peracáridos y carideos se ha registrado el hermafroditismo (Lang, 1958 ; Messing, 1983 ; Borowsky, 1983 ; Johnson & Attramadal, 1982) ; se consideró el estadio reconocible predominante en la separación de los estadios sexuales de machos y hembras.

Sieg, (1978 en: Holdrich y Jones, 1983) sugiere que el desarrollo es similar en todos los tanaidáceos y que éste involucra tres estadios de manca, reconocible por el desarrollo



incompleto de apéndices, y un estadio juvenil. En adultos, se reconocieron machos y hembras preparatorios, así como machos y hembras copulatorios.

Se considera que en el desarrollo normal de algunos tanaidáceos, las hembras copulatorias permanecen como hembras hasta entrar a una segunda etapa copulatoria mediante un estadio intermedio, sexualmente indeterminado, para dar origen a un macho de segunda cópula (Holdrich y Jones, 1983; Hartnoll, 1983).

Con base en lo anterior, se establecieron los criterios para diferenciar los estadios sexuales en *Discapseudes holthuisi*:

i.- Se consideró como manca (I, II y III) a cualquier organismo con desarrollo incompleto de apéndices.

ii.- Se consideran organismos juveniles a aquellos con desarrollo completo de apéndices; carentes de oosteguitos en las coxas de los cuatro primeros pares de pereiópodos; carentes de conos genitales en la región ventral del sexto segmento del pereón. Caracterizados por presentar el primer par de apéndices locomotores con quelas poco desarrolladas y un gran número de setas en las antenas y anténulas.

iii.- Se consideró a los machos bajo las características establecidas por Sieg (1977 en: Messing 1983) (Fig 4a): quelípedos desarrollados con quelas prominentes, ausencia de oosteguitos en las coxas de los pereiópodos y la presencia de conos genitales en la porción ventral del séptimo segmento del pereón.

iv.- Las hembras son fácilmente diferenciables por poseer oosteguitos ventrolaterales en las coxas de los primeros cuatro pares de pereiópodos y un par de quelípedos desarrolladas pobremente (Fig 4b). En éste grupo se encontraron hembras ovigeras, las cuales presentan un marsupio con huevos, larvas o bién, restos de dicha estructura (Fig 4c) (Messing 1983; Borowsky 1983).

v.- Los individuos que se encontraban en estadio adulto sexualmente indiferenciado, ya fuera por tratarse de casos de hermafroditismo secuencial (fase intermutal para sufrir un cambio de sexo) (Hartnoll, 1983; Holdrich y Jones, 1983); hembras en fase no ovigera (Hartnoll, 1983); o bien estadios juveniles cercanos a la pubertad; fueron asignados a un grupo denominado "I" (indeterminados) pues se considera que son organismos con talla de adulto sin un aparente dimorfismo sexual con el cual se les pueda asignar dentro del lote de machos, de hembras o hembras ovigeras (Kinne 1959; en Hartnoll, 1983).

Los organismos fueron separados por estadio sexual, cuantificados y medidos con base en los criterios anteriores.

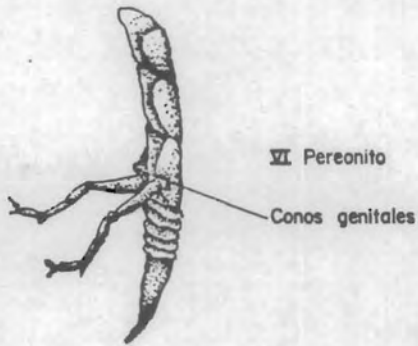


fig.4a.- Vista lateral del macho  
de *Discapseudes holthuisi*

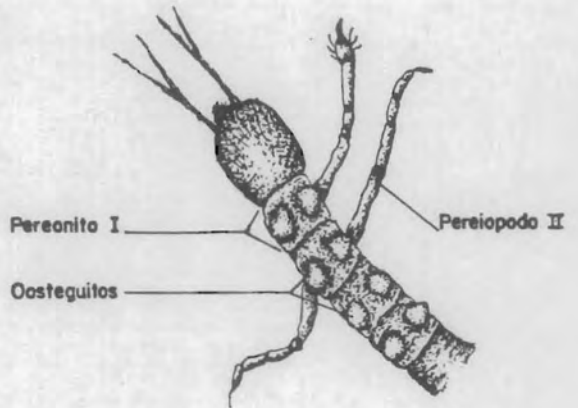


fig.4b.- Vista ventral de la hembra  
de *Discapseudes holthuisi*

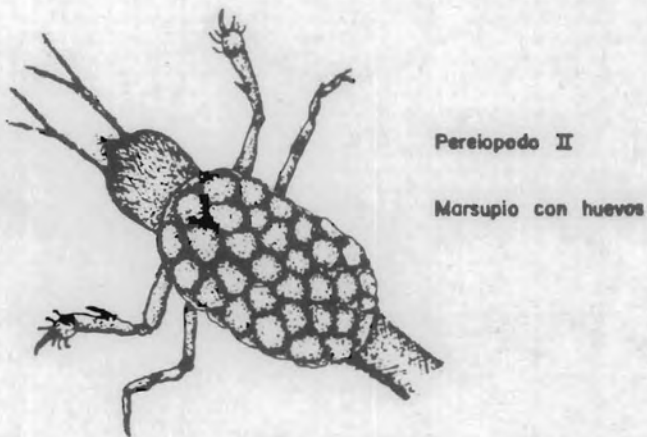


fig.4c.- Vista ventral de la hembra ovígera  
de *Discapseudes holthuisi*

## B1 ESTABLECIMIENTO DE TALLAS EN LA POBLACION

La nomenclatura y el criterio de medidas morfométricas se basó en la denominación de la morfología externa propuesta por Sieg, 1977 en: Messing, (1981). Las proporciones fueron registradas con un microscopio estereoscópico con reglilla ocular graduada en milímetros y calibrada (Fig. 5).

Las medidas tomadas fueron las siguientes:

- 1.- LONGITUD TOTAL (L.T.): Considerada desde la base del rostro a la punta terminal del pleotelson.
- 2.- LONGITUD CEFALICA (L.C.): Longitud existente desde la base del rostro hasta la línea de sutura que une la cabeza con el primer segmento libre del pereión.
- 3.- LONGITUD DEL PEREON (L.P.): Tomada desde la región anterior del primer pereonito libre hasta la región posterior del sexto.
- 4.- LONGITUD DEL PLEON (L.A.): Longitud del pleotelson.
- 5.- LONGITUD DE LA QUELA (L.Q.): Longitud de la quela del quelípodo (medida solamente en 33 individuos).

Los organismos se obtuvieron de forma aleatoria a partir de una muestra general y fueron dispuestos en una caja de Petri con alcohol al 70% con el fin de llevar a cabo su medición.

En cada organismo se tomaron las cuatro diferentes medidas (y se le acomodó posteriormente en nuevos frascos rotulados junto con otros individuos). En muestras cuya abundancia total fuera mayor a una cantidad aproximada de 200 individuos se consideró tomar una alícuota de 1/2, 1/4 y 1/8 con el separador de muestras Folson para plancton.

Se estimó el tamaño mínimo de muestra representativa mediante un análisis de media y varianza acumulada en el cual se calcularon la media y varianza de 5,10,15 ...45 individuos o total de la muestra para cada una de las medidas registradas y se estableció el tamaño mínimo de muestra de organismos en el momento en el que la pendiente de los datos fuera aproximada a cero.

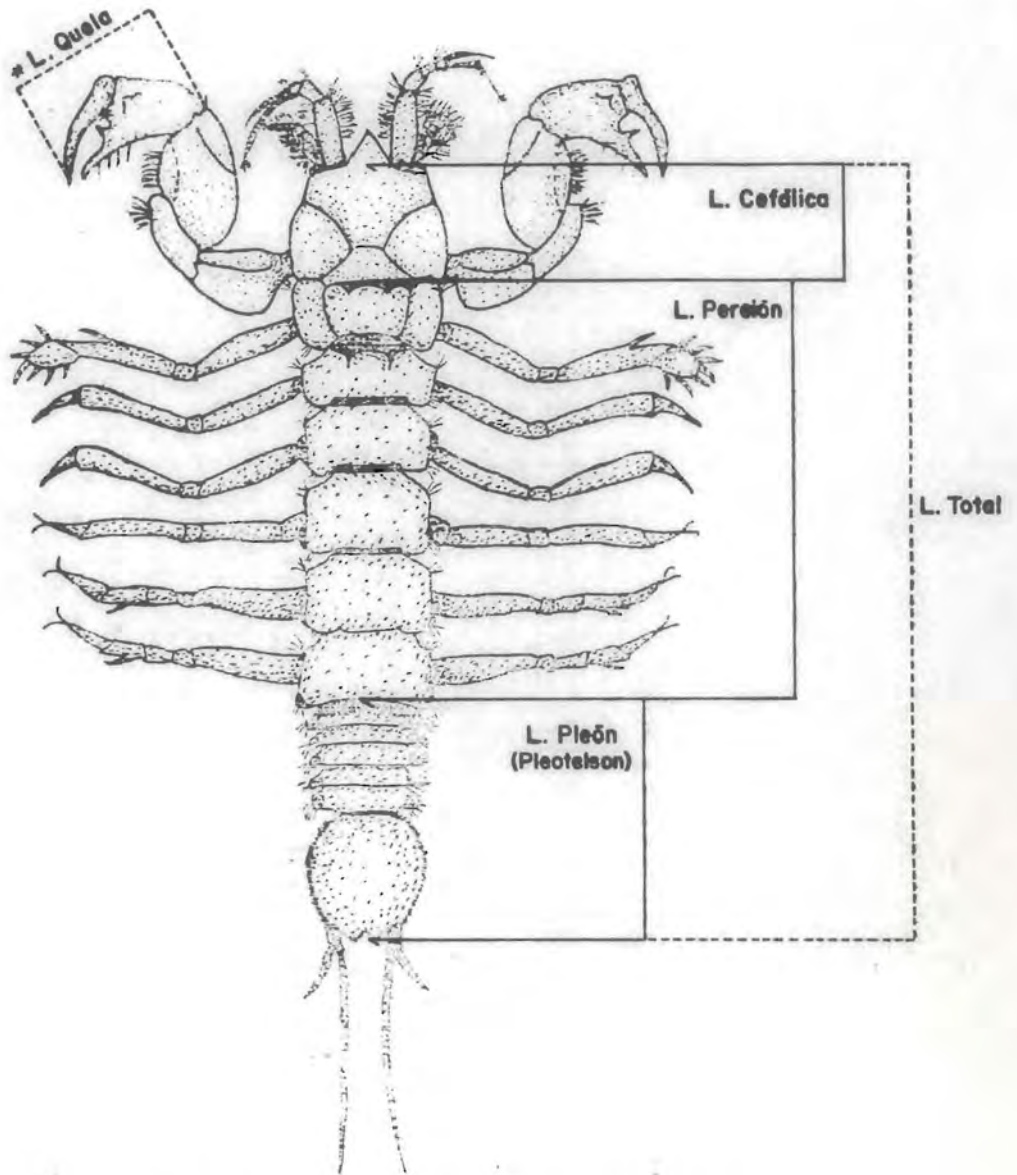


fig. (5).- Medidas consideradas en *Discapsaudea holthuisi*

\*Tomada solo en algunos organismos

Una medición depende de factores externos tales como el instrumento de medición, el observador, etc. Cada uno de ellos constituye una fuente de error que contribuye en mayor o menor grado a el producto de una incertidumbre total. Al realizar una medición se introduce una incertidumbre máxima igual a la mitad de la división mas pequeña de la escala del aparato de medición. De lo anterior se deduce que una forma de registrar medidas con cierta estimación implícita de la incertidumbre, es el redondeo de los datos a cifras significativas. Es decir, a cifras que puedan ser leídas en la escala de cada aparato utilizado (Manual del IME, 1983).

Se redondearon los datos de talla bajo los criterios anteriores ya que el microscopio utilizado presenta una reglilla graduada de 1 a 10 milímetros, por lo que se manejan los resultados métricos con 1 cifra significativa correspondiente a una décima de milímetro.

## **RESULTADOS**

---

## RESULTADOS

## A) CARACTERIZACION DE LA POBLACION

Se encontró que las tallas promedio de cada localidad para los organismos adulto eran diferentes y que dicha talla promedio se mantenía de alguna manera en el tiempo. Lo anterior se puede apreciar en las figuras 6a, 6b y 6c.

Como se puede observar, la longitud total promedio de los machos en la localidad 3 varía entre 6 y 6.5 mm, mientras que en la localidad 4, (fig. 6b); la talla promedio anual oscila entre 7.5 y 9 mm. Para la localidad 7, (figura 6c); la talla promedio varía de 6 a 8 mm a lo largo del año.

Dichas diferencias mostraron ser significativas ( $P < 0.05$ ) indicando la existencia de poblaciones diferentes en machos como se describe a continuación.

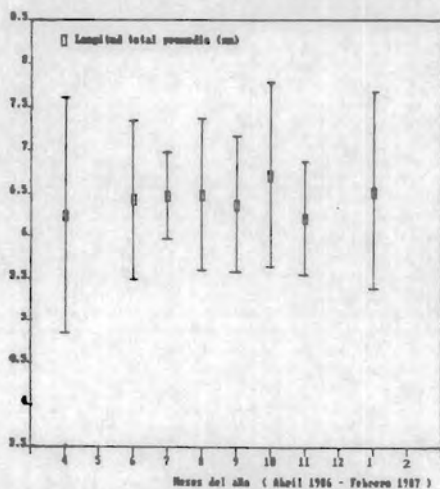


Fig 6a.- Variación anual de la longitud total promedio (+/-DE) para machos de la localidad 3 correspondiente a la zona frente a Cd Alvarado.

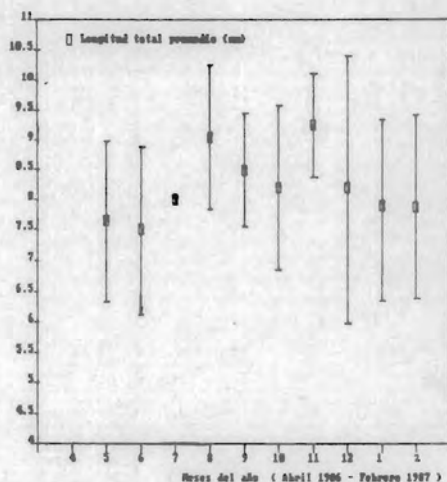


Fig 6b.- Variación anual de la longitud total promedio (+/-DE) para machos de la localidad 4 correspondiente a Punta Grande.

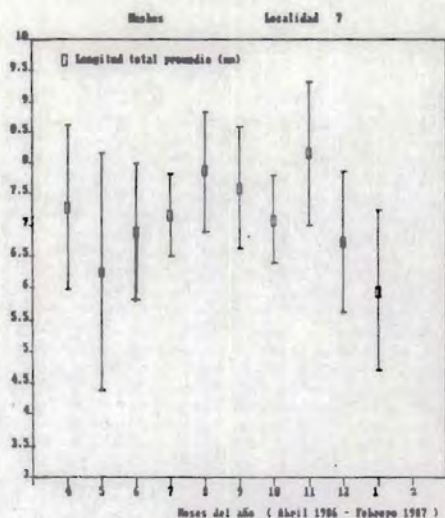


Fig 6c.- Variación anual de la longitud total promedio ( $\pm$ NE) para machos de la localidad 7 correspondiente a Punta de Buen País.

Se realizaron una serie de análisis de varianza utilizando la técnica de contrastes ortogonales para determinar si la variación de la talla promedio dentro de una misma localidad era significativa encontrando que no lo era ( $P < 0.05$ ).

Por otro lado, un análisis similar se realizó con el fin de determinar si la longitud total promedio de cierta localidad era diferente a la encontrada en otras localidades. Este análisis mostró la existencia de diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) para la longitud total entre localidades a excepción de las localidades 4 y 5 que en todos los casos demostraron presentar una misma talla promedio a lo largo del año.

Se compararon las tallas para hembras copulatorias y hembras ovigeras de cada localidad mediante una prueba de T-student encontrando que no existen diferencias significativas entre ellas ( $P < 0.05$ ) (Tabla 3). De la misma manera que no se encontraron diferencias entre la talla de los machos y las hembras copulatorias de una misma localidad.

Con las tallas mínimas reportadas para cada sexo se estableció un intervalo de confianza del 95% para la talla a la cual se alcanza la madurez sexual en cada uno.

El intervalo para machos es de [ 4.89 mm  $\leq \mu \leq$  5.34 mm ] y de [ 5.84 mm  $\leq \mu \leq$  6.20 mm ] para las hembras.

Una prueba de T-student indicó ( $\alpha = 0.05$ ) la existencia de diferencias considerables en la talla a la cual se alcanza la madurez sexual entre machos y hembras para todas las localidades.



Tabla (3).- Intervalo de confianza para hembras y hembras ovigeras con los resultados de la prueba de T-student ( $\alpha=0.05$ ).

Localidad	Hembras	T-student	Hembras Ovigeras
1	[ 6.20 $\leq \mu \leq$ 7.14 ]	NS	[ 6.28 $\leq \mu \leq$ 7.18 ]
3	[ 5.97 $\leq \mu \leq$ 7.09 ]	NS	[ 6.28 $\leq \mu \leq$ 7.28 ]
4	[ 7.92 $\leq \mu \leq$ 8.76 ]	NS	[ 8.06 $\leq \mu \leq$ 8.94 ]
5	[ 7.31 $\leq \mu \leq$ 9.53 ]	NS	[ 9.02 $\leq \mu \leq$ 9.86 ]
7	[ 7.06 $\leq \mu \leq$ 7.90 ]	NS	[ 7.35 $\leq \mu \leq$ 8.05 ]
Iag Cam	[ 5.95 $\leq \mu \leq$ 8.73 ]	NS	[ 6.74 $\leq \mu \leq$ 9.24 ]

Por otro lado, se determinó la variación de la relación de crecimiento alométrico en los adultos de cada localidad, figuras 7a-7c mediante una prueba de comparación de pendientes (Zar, 1974).

Las variables morfométricas utilizadas en dicha prueba fueron elegidas con base en los siguientes criterios:

- \* Un número de datos superior a 30 individuos
- \* Una distribución Normal de los mismos
- \* Un análisis de regresión significativo ( $\alpha=0.05$ )
- \* Un coeficiente de correlación significativo ( $r>0.8$ ).

Las variables seleccionadas de esta manera fueron la longitud total de los organismos adultos y la longitud del pereón transformada a valores logarítmicos.

Los resultados mostraron ser similares a los encontrados para la talla promedio mediante el ANOVA ya que existen diferencias significativas ( $P<0.05$ ) en la relación de crecimiento alométrico entre las localidades (a excepción de las localidades 4 y 5) tanto para machos como para hembras y hembras en estado ovigero.

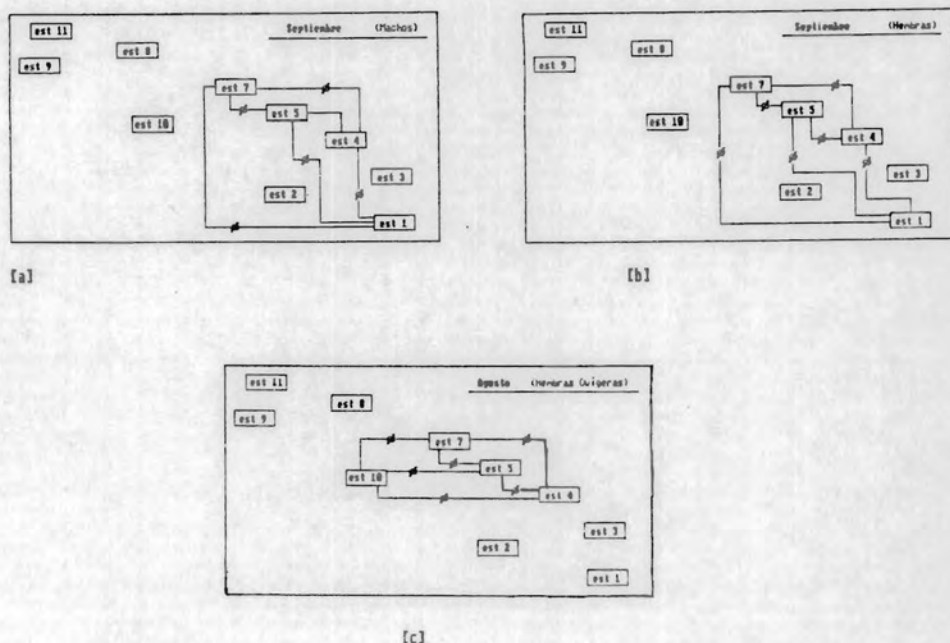


Fig 7.- Resultado del análisis de comparación de pendientes por localidad. Variables longitud total vs log longitud del pedón.

Nota.- 0 indica pendientes significativamente diferentes ( $\alpha=0,05$ )

De la misma manera, se determinó la existencia de diferencias significativas entre la relación de crecimiento alométrico de las hembras copuladoras y las hembras ovíparas. Encontrando que dicha relación es similar para ambas ( $P < 0,05$ ) (Tabla 4).

También se compararon las pendientes y las ordenadas al origen de la relación alométrica entre machos y hembras copulatorias encontrando diferencias significativas en la mayoría de los casos como lo muestra la misma tabla.

**Tabla 4.- Resultado de la prueba de comparación de pendientes Hembras vs Hembras Ovigeras y Hembras vs machos.**

MES Y LOCALIDAD		HEMBRAS/HEMBRAS OVIGERAS	HEMBRAS/MACHOS
Enero	Loc 3	-/-	-/-
	Loc 4	-/-	-/-
	Loc 5	-/-	-----
Mayo	Loc 4	-/-	§/§
Junio	Loc 3	-/-	§/§
	Loc 4	-/-	§/§
	Loc 7	-/-	§/§
Julio	Loc 1	-/-	§/§
	Loc 7	-/-	-----
	Loc 9	-/-	-/-
Agosto	Loc 4	-/-	§/§
	Loc 5	-/-	-----
	Loc 7	-/-	§/§
	Loc 10	§/§	-/-
Septiembre	Loc 1	-----	-/-
	Loc 4	-----	§/§
	Loc 5	-/-	-/-
	Loc 7	§/§	§/§
Octubre	Loc 3	-/-	-/-
	Loc 4	-/-	§/§
	Loc 7	-----	-/-
Noviembre	Loc 1	§/§	§/§
	Loc 3	-/-	§/§
	Loc 4	-/-	§/§
	Loc 7	-/-	§/§
Diciembre	Loc 4	§/§	§/§
	Loc 7	§/§	-/-

Pendiente/ordenada al origen

§/§ = Diferencia significativa ( $P < 0.05$ )

Con la información obtenida sobre las diferencias existentes entre localidades dentro de un mismo ambiente, en cuanto a la talla anual promedio de sus organismos integrantes, tipo de ambiente característico de cada localidad y la relación de crecimiento se refiere; se procedió a realizar una prueba de clasificación aglomerativa con base en similitud usando la distancia Euclidiana de las localidades muestreadas en la laguna de Alvarado.

Los resultados de dicha prueba se muestran en los siguientes dendrogramas (figs. 8a a 8c).

Establecer líneas de corte en un dendrograma es un procedimiento que no puede ser determinado mediante técnicas objetivas exclusivamente, sino que generalmente va asociado al criterio del investigador.

Debido a lo anterior, se consideró seguir el método de correlación cofenética sugerido por Sneath y Sokal (en: Ludwig y Reynolds, 1988); y secundar los resultados mediante el uso de diagramas de dispersión para las distancias máximas y mínimas entre localidades, y las distancias promedio por agrupación en el dendrograma.

Para los datos del dendrograma correspondiente a la figura 8a, la correlación  $r$  mostró una variación entre el nodo 20 y el 21; de  $r=0.983$ , a  $r=0.846$ ; al igual que el diagrama de dispersión mostró una variación a partir del nodo 20.

Con los criterios anteriores, se estableció una línea de corte para el dendrograma de la figura 8a a partir del nodo 20.

El mismo procedimiento se siguió para los dendrogramas 8b y 8c estableciendo líneas de corte a partir del nodo 8 en ambos casos.

Por otro lado, se establecieron valores de similitud relativa porcentual dentro de las localidades fusionadas para determinar, (de manera arbitraria), una similitud relativa mínima aceptable con relación a la línea de corte para los grupos formados.

Para obtener los valores de similitud relativa porcentual entre localidades, se consideró como máxima disimilitud a la mayor distancia euclidiana (D.E.) registrada. Entonces, se define a la similitud relativa porcentual como:

$$SRP = (1 - \text{disimilitud}) \times 100.$$

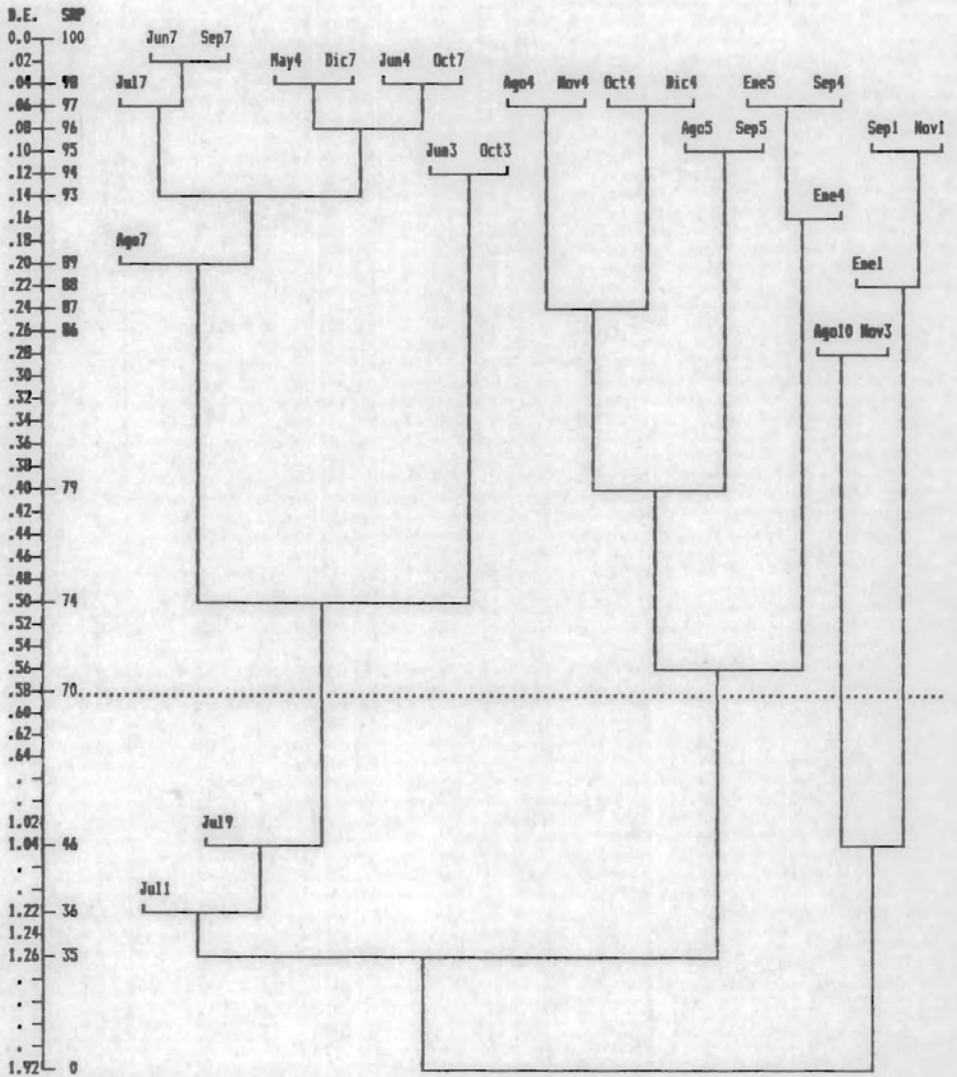


Fig Ba.- Agrupación de localidades a partir de información morfométrica de hembras empleando la técnica de distancia Euclidiana (D.E.) y agrupación pareada no ponderada del vecino más cercano.

Los resultados muestran una similitud relativa máxima dentro de grupos de un 93 a un 98%, con una similitud relativa mínima aceptable de un 68% para la figura 8a.

A partir de la línea de corte, la similitud dentro de los grupos fusionados disminuye a 46,36 y 35%.

De igual manera, en la figura 8b, la línea de corte se establece a partir de una similitud relativa menor al 67%, y la máxima similitud relativa dentro de los grupos es de 88 a 95%.

En la figura 8c, correspondiente a los machos se observa una línea de corte a partir de una similitud relativa del 71%, con una similitud máxima dentro de los grupos de 87 a 98%.

#### D.E. SMP I

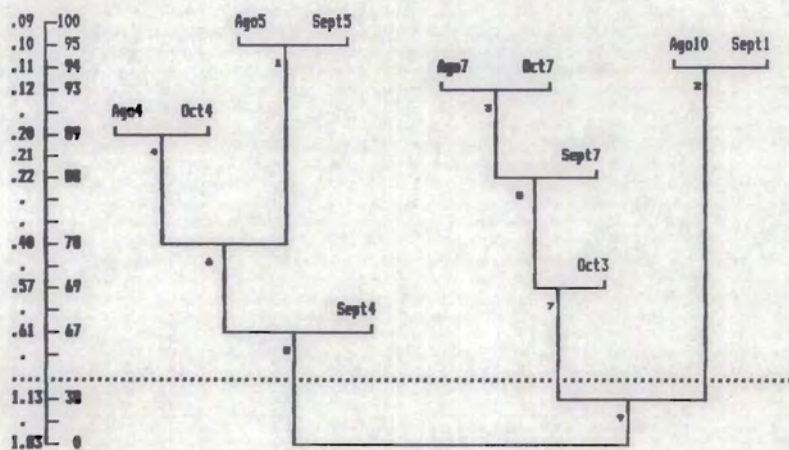


Fig 8b.- Agrupación de algunas localidades a partir de la morfometría de hembras empleando la técnica de grupos pareados no ponderados con distancia euclidiana (DE).

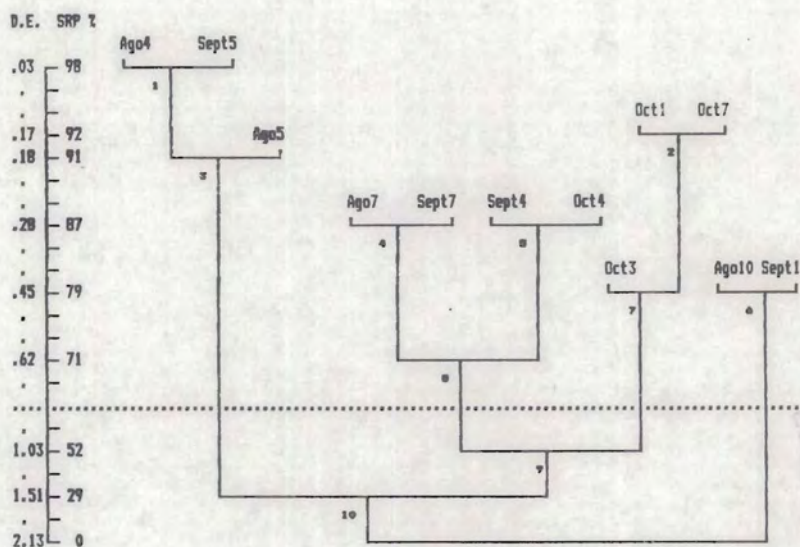


Fig 8c.- Agrupación de algunas localidades a partir de la morfometría de machos empleando la técnica de grupos pareados no ponderados con distancia euclidiana (DE).

De lo anterior, se sugiere considerar con base en criterios morfométricos, que para las 10 localidades muestreadas dentro de la laguna de Alvarado, la población de *Discapsuedes holthuisi* está formada por los siguientes grupos principales:

Grupo	Localidades integrantes	Similitud dentro del grupo máxima y mínima *
1	1, (3) y 10	46 - 94 %
2	4 y 5	67 - 95 %
3	7 y 3	69 - 74 %
4	9	80 - 80 %

Nota.- \* indica valores máximos y mínimos de similitud total encontrados para las localidades y meses dentro de cada grupo en los tres análisis de cluster realizados.

De las demás localidades (2,8,11); no se contó con los datos de pendiente y ordenada al origen ya que no cumplían alguno de los requisitos indicados con anterioridad por lo que no se les tomó en consideración para la caracterización de las localidades.

De las localidades dispuestas en los dendrogramas, la localidad 3 presenta variaciones morfométricas que la asocian a otras localidades en diversas temporadas del año por lo que es muy difícil considerarla dentro de alguno de los grupos mediante datos morfométricos.

Se puede observar que las localidades 4 y 5 presentan semejanzas en cuanto a cualidades morfométricas de sus individuos. Por otro lado, la localidad 9 corresponde a la laguna camaronera y es notablemente diferente a las demás localidades como se puede apreciar en la figura 8a.



## B1 VARIACION EN LAS PROPORCIONES SEXUALES E INFLUENCIA DE FACTORES EXTERNOS

En las tablas 5a a 5c es posible observar la manera en la cual la aparición de las proporciones sexuales varía con relación a el mes, la localidad, la temperatura, la salinidad, la profundidad y el tipo de sustrato.

Como se puede observar, el máximo número de organismos presentes por metro cuadrado correspondió a la localidad 3 y 4 durante el mes de enero y a la localidad 7 en el mes de julio. Las localidades 7 y 4 presentaron una abundancia constante de individuos a lo largo del año seguidas por las localidades 1, 3 y 5. Por otro lado, las localidades 2, 8, 9, 10 y 11 mostraron a lo largo del año una densidad reducida.

La mayor proporción de juveniles con relación al número total de individuos ocurrió en los meses de mayo y julio (loc 7) y en los meses de agosto y enero (loc 3). Los meses de menor reclutamiento de juveniles fueron junio, julio, agosto, septiembre, octubre y noviembre para la localidad 4; mayo, junio, agosto, septiembre y noviembre para la localidad 5; agosto, septiembre, octubre, noviembre y diciembre para la localidad 7.

La ausencia total de juveniles se presentó en diversos meses para cada localidad, sin embargo fué el mes de noviembre el más característico por ausencia de reclutamiento en varias localidades. Para la localidad 1, octubre fué el único mes donde no se observó reclutamiento. En la localidad 3 se observó reclutamiento en todos los meses; mientras que en las localidades 4 y 5, el reclutamiento estuvo ausente de julio a noviembre y de mayo a noviembre respectivamente. En la localidad 7, no se observó reclutamiento en octubre y noviembre mientras que en la localidad 9 de la laguna Camaronera, el reclutamiento estuvo ausente en enero y febrero.

La mayor proporción de organismos indeterminados en relación con el total de individuos se observó en los meses de julio (localidad 1 y localidad 9), septiembre y enero (localidad 7). En general, la proporción de organismos indeterminados para todas las localidades en el año varía de 10 a 20% con respecto al total de la población. Es cuando predominan estos organismos que se considera que la población se encuentra en una fase preferentemente no-reproductiva debido a la alternancia de estadios sexualmente diferenciados con estadios no diferenciados.

La proporción entre machos y hembras es muy similar por lo que en general se encontró el mismo número de machos que de hembras. Sin embargo, la proporción de hembras ovígeras varía en el año principalmente en julio, agosto, septiembre y octubre, para las localidades 3, 4, 5 y 7 ya que la proporción de hembras que son ovígeras con relación a las copulatorias es menor.

Por otro lado, en los meses de junio, noviembre y enero; en la localidades 4 y 5, la proporción de hembras ovígeras es superior a la de hembras copulatorias.

Tabla 5a.- Variación de las proporciones sexuales en relación a las condiciones de las localidades de muestreo, (abril'86-agosto'86).

MES	LOC	§ Características de las localidades muestreadas				Proporción sexual ( % )					TOTAL
		TEMP (°C)	SAL (‰/oo)	PPDF ( a )	TIPO DE SUBSTRATO	JOVENES	INDET	MACHOS	HEMBRAS	H. CIVIS	
Abril	3	31	29	0.6	<u>Ruppia</u> marina	22.2	11.1	33.3	11.1	22.2	9
	7	31	17	1.0	<u>P. marina</u> , mangle	11.8	15.7	47.1	11.8	13.7	51
MAYO	1	28	10	1.0	Algas, <u>Ruppia</u> , arena	25.0	12.5	50.0	12.5	12.5	8
	4	28	28	0.6 - 1.5	Algas, <u>Ruppia</u> , arena	11.9	21.4	38.3	14.4	14.0	243
	5	—	—	—	—	0.0	10.0	40.0	30.0	20.0	20
	7	29	24 - 25	0.7 - 1.5	<u>Ruppia</u> marina	46.2	3.8	11.5	19.2	19.2	26
	8	26.5 - 29	22	0.4 - 2.0	Detrito y mangle	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	1
	11	29	22	0.6	Detrito y mangle	33.3	0.0	33.3	33.3	0.0	3
JUNIO	1	31	2	1.8	<u>Ruppia</u> , algas, arena	45.5	0.0	36.4	9.1	9.1	11
	3	32	4	0.5	arena	22.7	14.3	32.8	19.7	10.5	476
	4	32	8	0.6 - 1.9	<u>Ruppia</u> , lodo y algas	8.4	15.8	36.5	15.5	23.9	620
	5	33	10	0.9	<u>Ruppia</u> , algas y lodo	0.0	0.0	75.0	25.0	0.0	4
	7	32	10	0.8	<u>Ruppia</u> y arena fina	11.6	27.5	37.6	19.0	12.3	536
JULIO	1	30	3.5	0.5	Pastos marinos	16.8	24.8	22.8	19.3	16.3	202
	3	31	3.5	0.8 - 1.5	Pastos marinos	16.2	21.6	24.3	18.9	18.9	37
	4	29	3.5	0.5	Pastos marinos	0.0	33.3	33.3	0.0	33.3	3
	7	32 - 34	7 - 12	0.7	Pastos marinos	44.8	19.5	20.5	12.1	4.5	1604
	9	32 - 33	12 - 15	1.0 - 1.4	—	26.5	30.9	23.3	13.3	5.9	329
AGOSTO	3	30	0.0	0.4	lodo	36.8	10.5	28.1	15.8	8.8	57
	4	30 - 31.5	1.2	0.6 - 1.2	<u>Ruppia</u> , algas y lodo	1.4	17.2	38.0	26.9	16.5	431
	5	30 - 31	2.0	0.6 - 1.5	<u>Ruppia</u> , mangle, algas, lodo	2.7	14.4	40.9	23.4	18.5	222
	7	30.5 - 31	3.4	0.6 - 1.8	<u>Ruppia</u> , algas	6.1	19.8	34.3	25.0	14.6	556
	10	30	2.0	1.2	lodo	27.3	16.8	27.9	13.3	14.7	143

Tabla 5b.- Variación de las proporciones sexuales en relación a las condiciones de las localidades de muestreo, (sept'86 a dic'86).

MES	LOC	§ Características de las localidades muestreadas				Proporción sexual (%)					TOTAL
		TEMP (°C)	SAL (‰/co)	PROF (m)	TIPO DE SUBSTRATO	JOVENES	IMDET	MACHOS	HEMBRAS	M. OVIS	
S E P T I E N B R E	1	29	2	0.6	Lirio	22.0	22.9	27.5	20.2	7.3	109
	3	—	2	0.3	<u>Ruppia maritima</u>	25.0	20.8	25.0	16.7	12.5	24
	4	30 - 32	2 - 4	1.0	<u>Ruppia y Lodo</u>	1.1	12.8	50.0	18.1	18.1	188
	5	29 - 31	3 - 5	1.2	<u>Ruppia maritima</u>	2.8	13.9	40.2	24.6	18.4	179
	7	29 - 31.4	4 - 5	1.0	<u>Ruppia maritima</u>	4.9	28.0	37.4	18.7	10.9	182
	11	29 - 30	8	1.1	<u>Arena y Lodo</u>	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	1
D I C I E N B R E	1	30.5	2	0.5	<u>Ruppia maritima</u>	0.0	15.2	50.5	15.8	10.5	38
	3	30.5	3	0.3	—	25.3	13.9	30.6	14.5	10.6	490
	4	30 - 30.5	4	0.7	<u>Ruppia maritima</u>	2.4	11.6	37.7	23.6	24.7	292
	7	30 - 32	4	0.5	<u>Ruppia maritima</u>	0.0	25.8	47.9	28.1	2.2	89
N O V I E N B R E	1	19	2	0.7	—	22.4	13.6	28.6	12.1	13.2	544
	3	25	4	0.6	—	30.0	10.5	24.4	14.4	10.7	972
	4	26.5	3	0.5	<u>Ruppia maritima</u>	0.0	11.0	33.7	18.7	26.3	380
	5	27	5	0.6	<u>Ruppia maritima</u>	0.0	7.5	45.0	25.0	22.5	40
	7	27	4	1.0	<u>Ruppia maritima</u>	0.0	7.3	49.6	22.8	20.3	246
	11	27 - 28	8 - 9	1.0	—	0.0	0.0	33.3	33.3	33.3	3
D I C I E N B R E	2	21	0	2.0	Detrito de lirio	50.0	0.0	0.0	0.0	50.0	2
	4	22	3	1.0	<u>Ruppia maritima</u>	10.6	12.8	17.2	20.2	19.1	128
	7	21	4	2.0	Pastos marinos, rodofitas	4.6	19.4	29.7	22.2	25.1	239
	11	21	4	1.5	—	11.5	19.2	38.5	17.0	13.5	52

§ Datos proporcionados por el Laboratorio de Ecología del Bentos, I.C.M.V.L. UNAM, México.

Tabla 5c.- Variación de las proporciones sexuales en relación a las condiciones de las localidades de muestreo, (sept'86 a dic'86).

MES	LOC	§ Características de las localidades muestreadas				Proporción sexual ( % )					TOTAL
		TEMP (°C)	SAL (‰)	PROF (m)	TIPO DE SUBSTRATO	JOVENES	INDET	MACHOS	HEMBRAS	M. OVIS	
E N E R O	1	24.5	6	0.7	lodo	18.1	6.4	33.3	37.3	4.9	204
	3	25	10	0.3	<i>Ruppia maritima</i>	34.3	9.6	25.3	17.7	15.2	1584
	4	23 - 27	14	0.7	<i>Ruppia maritima</i>	8.3	14.1	33.6	23.2	20.7	1928
	5	25	13	1.0	<i>Ruppia maritima</i>	15.9	13.5	33.5	16.5	20.6	680
	7	24	16	1.0	<i>Ruppia maritima</i>	15.5	29.6	36.6	14.1	4.2	71
	9	23	18	0.7	—————	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	2
	11	23	16	0.5	lodo	8.7	13.0	39.1	21.7	17.4	23
F E B R E R O	1	25	3	0.5	arena	12.9	3.2	51.6	12.9	19.4	31
	2	24	8	0.4	algas, conchas y arena	25.0	25.0	50.0	0.0	0.0	4
	4	24 - 25	18	0.5	<i>Ruppia</i> y lodo	12.6	16.8	34.7	24.7	11.1	190
	5	24	18	0.4	<i>Ruppia</i> y lodo	2.5	12.4	41.3	24.8	19.0	242
	8	25	16	0.4	lodo y arena	18.2	0.0	54.5	18.2	9.1	11
	9	25 - 25.5	16	0.3 - 0.5	lodo y arena	0.0	33.3	0.0	33.3	33.3	3
	10	23	16	0.6	lodo	22.6	16.1	25.8	29.0	6.5	31

§ Datos proporcionados por el Laboratorio de Ecología del Bentos, I.C.M.V.L. UNAM, México.

Para determinar la posible influencia de algunos factores medioambientales en la variación de las proporciones de los estadios sexuales se establecieron los siguientes criterios para reconocer tres eventos principales en la población; el reclutamiento de juveniles, la reproducción y la temporada intermutal considerada de no reproducción.

i..RECLUTAMIENTO.- La aparición de un porcentaje elevado de organismos juveniles con relación a los organismos adultos se considera como una posible temporada de reclutamiento. Entre mayor sea esta proporción, mayor será la intensidad de dicho reclutamiento de organismos jóvenes a la población adulta dominante.

ii..NO REPRODUCCION.- Los organismos indeterminados, como se indicó en la metodología son aquellos que presentan una talla correspondiente a organismos adultos y carecen de caracteres sexuales secundarios que permitan distinguirlos. Son estos organismos producto de una alternancia entre estadios reproductivos y no reproductivos por lo que al incrementarse la proporción de organismos indeterminados se considera una temporada de no-reproducción.

iii..REPRODUCCION.- Se considera como organismos reproductivos a los machos y al total de hembras independientemente de que porten o no huevecillos en el marsupio. Es decir, las hembras copulatorias son consideradas como potencialmente reproductivas.

Sobre estos tres eventos principales en la población del tanaidaceo se realizaron pruebas de correlación entre dos factores externos, la temperatura y la salinidad con la idea de determinar si la variación de dichos factores explica de alguna manera la variación observada en las proporciones sexuales que determinan dichos eventos.

Las localidades no anotadas en la tabla para un mes determinado corresponden a ausencia de organismos de esta especie para dicha localidad. La densidad total de organismos, también fué analizada con respecto a las variaciones de los factores físicos anteriores.

Como muestran las figuras 9 y 10, no existe una relación aparente entre la salinidad, la temperatura y la densidad.

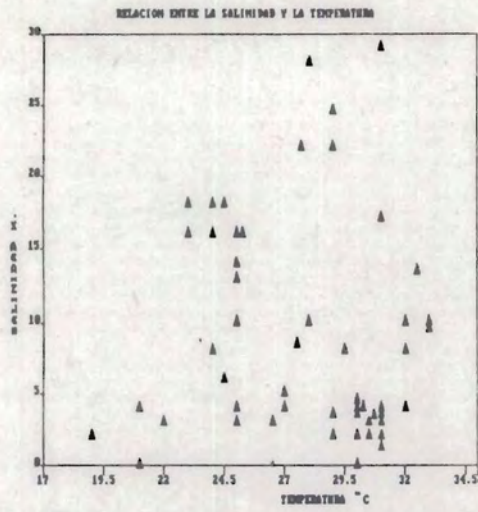


Fig 9.- Relación entre la salinidad y la temperatura anual para las localidades muestreadas en la Laguna de Alvarado, Veracruz (abril '86-feb'87).

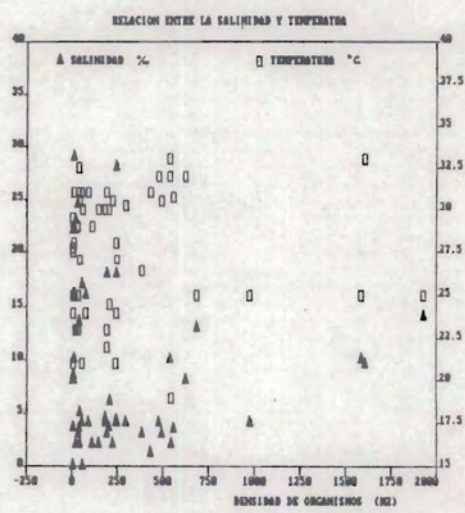


Fig 10.- Relación entre la salinidad, la temperatura anual y el número total de individuos presentes por metro cuadrado para las localidades muestreadas en la Laguna de Alvarado, Veracruz (abril '86-feb'87).

Se realizó un análisis de correlación con los 55 datos provenientes de las tablas 5a a 5c (transformados a sus valores numéricos) para determinar la existencia de algún tipo de relación entre estas variables. Los valores de  $r$  (coeficiente de correlación) y la matriz de correlación obtenida se muestra en el cuadro 1.

CUADRO 1

Valores de $r$ para:	Temperatura y Salinidad	
Total individuos	0.0269	-0.0912
No. juveniles	0.0553	-0.0427
No. indeterminados	0.1625	-0.0816
No. reproductivos	-0.0233	-0.1019
Salinidad	-0.1127	1.0000

Se considera significativa la correlación existente para 53 grados de libertad con una  $r > 0.2703$  ( $\alpha=0.05$ ) por lo que es posible determinar que no existe correlación entre ninguno de los factores físicos y la variación en el número de organismos, así como tampoco existe correlación entre ambos factores físicos.

Las proporciones poblacionales y su relación con los parámetros ambientales indicados con anterioridad, fué fundamentada por un análisis de regresión del cual se muestran a continuación los valores de T-student y el correspondiente análisis de varianza. Los resultados se muestran en el cuadro 2.

CUADRO 2

## NUMERO DE ORGANISMOS

VARIABLE	Total	Juveniles	Indeterm.	Reproduct.
TEMPERATURA T-student	0.272 °	0.447 °	1.233 °	-0.078 °
SALINIDAD T-student	-0.418 °	-0.162 °	-0.270 °	-0.507 °
Fc	0.134 °	0.120 °	0.828 °	0.129 °

nota.- El valor crítico de la T-student ( $gl=53$ ) es 2.000 por lo que el símbolo ° indica que ninguna relación es significativa ( $P < 0.05$ ). Por lo que las variaciones en las dos condiciones físicas anteriores no son suficientes para explicar la variación en el número de organismos a lo largo del año en la laguna.

Se encontró además, que tanto la variación en la salinidad como en la temperatura para las diferentes localidades a lo largo del año no fué significativa (ANOVA, Contrastes ortogonales;  $\alpha=0.05$ ) y por lo tanto, las poblaciones de organismos en cada una de estas localidades fueron sometidos a un gradiente de salinidad y temperatura similar a lo largo de la temporada de muestreo.

Las localidades de la Laguna Camaronera (8,9 y 11) fueron las que mayor diferencia en cuanto a salinidad se refiere pues el ambiente de lodos fué el único en presentar diferencias significativas (Contrastes ortogonales) ( $P<0.05$ ) con respecto a los otros dos ambientes. Sin embargo, el análisis de varianza global mostró que no se presentaron diferencias entre los ambientes.

Un análisis similar demostró que la temperatura no presentó variaciones significativas en el año mientras que la salinidad presentó variaciones significativas ( $P<0.05$ ) para los meses de cada una de las estaciones del año.



## CJ VARIACION EN LA ESTRUCTURA DE TALLAS

Se elaboraron histogramas de barras acumuladas para las diferentes localidades en los cuales se puede observar la distribución de la frecuencias de tallas de los diferentes estadios sexuales en cada localidad a lo largo de la temporada de muestreo.

En general, en todas las localidades se encontró que existían dos grupos principales de organismos indeterminados; un elevado número de ellos distribuidos de manera uniforme en las tallas correspondientes a adultos a los que se les ha considerado adultos en fases no reproductivas; otro grupo de indeterminados fué determinado dentro de las tallas correspondientes a la madurez sexual en machos y hembras por lo que se considera que se trata de organismos pubertales.

No se observaron características hermafroditas externas en ningún ejemplar ni fué posible determinar la presencia de un hermafroditismo secuencial en esta especie. Sin embargo, cuando una abrupta reducción en el número de los machos fué acompañada por un incremento en el número de hembras totales sin que se presentara un previo reclutamiento a clases adultas; entonces sería factible considerar la presencia de un fenómeno de hermafroditismo secuencial probablemente de tipo protándrico.

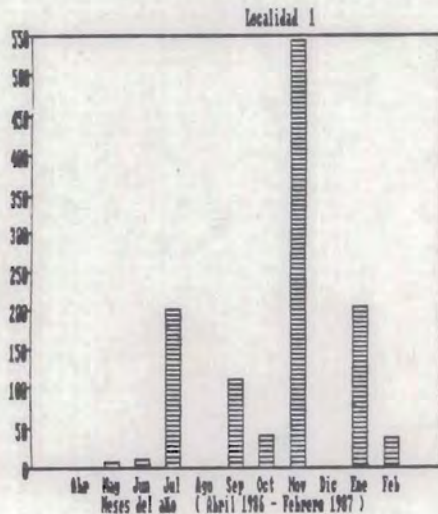
Como se vió anteriormente, en la mayoría de las localidades la talla promedio a la cual se reproducen los organismos permanece aproximadamente constante a lo largo del año. Sin embargo, en algunas localidades como la 4 y la 5 se observan dos grupos de tallas en las cuales se reproducen los individuos (ANOVA; P, 0.05). La primera de ellas es menor a los 8 mm de longitud total; y la segunda es mayor de 8 mm. A cada una de estas dos situaciones se le denominó reproducción en tallas chicas, cuando es menor a 8 mm y reproducción en tallas grandes (> 8mm). Esta denominación se aplicó por igual a todas las localidades con la idea de observar la variación en la estructura de tallas entre ellas.

Los análisis practicados a la población hasta este momento muestran que la población de *Discapseudes holthuisi* en la laguna de Alvarado está constituida por 5 grupos principales de organismos de acuerdo a sus características morfométricas.

Con base en los criterios anteriores y en los histogramas de las figuras siguientes se describe un panorama aproximado de la historia de vida de los tanaidáceos en cada uno de los grupos y localidades a lo largo de todo el año.

**Localidad 1.-** En esta localidad se observa un máximo de organismos en el mes de noviembre como se puede observar en la figura 11. Se desconoce lo que acontece en abril, mayo y junio ya que no se presentaron organismos en las muestras de dichos meses. En la figura 12; se observa reclutamiento en julio, septiembre, en octubre no se observa reclutamiento ni organismos de talla menor a 5.5 mm. y dicho reclutamiento vuelve a ocurrir en noviembre de manera considerable y disminuye en enero, reduciéndose aún más en febrero en donde al parecer se presenta madurez sexual precoz en los machos de esta localidad pues se encontró un considerable número de organismos pequeños (<4.0 mm).

Fig 11.- Variación en la densidad en la boca del río Papaloapan, (Loc 1).



Se observan en julio y enero un número considerable de juveniles que alcanzan la madurez sexual pues se observan numerosos indeterminados en tallas correspondientes a edad pubertal. Por otro lado, en octubre se observa un reducido número de indeterminados de los cuales son escasos los que poseen tallas correspondientes a la pubertad.

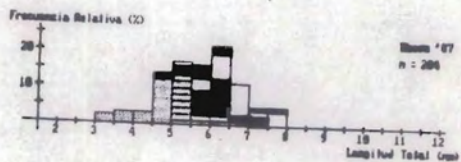
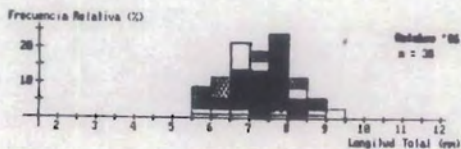
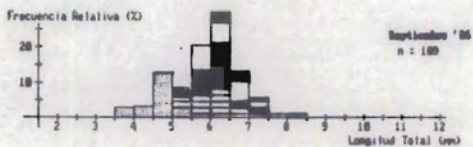
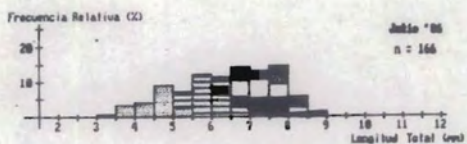
Se observan organismos reproductivos con tallas menores a 8 mm (talla chica) en prácticamente todos los meses a excepción de octubre en donde los organismos alcanzan tallas hasta 9 mm de longitud total.

En septiembre, la porción correspondiente a hembras ovigeras es reducida y se observa un número considerable de indeterminados distribuidos en las tallas de los adultos por lo que se le podría considerar como un mes de receso reproductivo.

En octubre se observó un incremento considerable en el número de machos presente en la población en comparación con la porción

**Fig 12.-** Distribución de la Frecuencia de Tallas correspondiente a la localidad 1

Estadios Juveniles
  Machos
  Hembras ovígeras  
 Indeterminados
  Hembras



de hembras copulatorias y ovigeras. En noviembre, se presenta un fuerte reclutamiento de juveniles en toda una gama de tallas diferentes; de talla chica (<3.5 mm) y juveniles de tallas grandes (>3.5 mm). Aumenta considerablemente el número de hembras y hembras ovigeras y disminuye el de machos por lo que se podría atribuir a la protándria en los meses de octubre y noviembre coincidiendo con una disminución considerable de la temperatura (tabla 5b).

Se desconoce lo que acontece en diciembre por falta de organismos en dicho mes, pero en enero de 1987, se presenta un reclutamiento de juveniles y un elevado número de organismos en etapa de madurez sexual. La reproducción es reducida pero la proporción de hembras copulatorias y machos es elevada (tabla 5c) por lo que se presume que se trata de una temporada pre-reproductiva. En febrero, aumenta considerablemente el número de machos y disminuye el de los indeterminados.

**Localidad 3.-** El valor máximo de abundancia en esta localidad es en el mes de enero (fig. 13). Se desconoce lo que acontece en mayo pues no se encontraron organismos de esta especie en la muestra de dicho mes. En la figura 14, se observa un reclutamiento constante en todos los meses. Se presentan algunos organismos en etapas pubertales, principalmente en junio y julio, siendo menor el número de éstos en enero. De la misma manera se observan organismos indeterminados en talla de adultos en esos mismos meses. No se observan indeterminados distribuidos en tallas de adulto en agosto y enero, y el número de éstos es reducido en octubre. La reproducción es constante en todos los meses, siendo de mayor intensidad en julio, octubre y noviembre; y muy reducida en agosto. Dicha reproducción se presenta en su mayoría en organismos de talla chica aunque se observan algunos organismos de 9-10 mm de longitud total para ambos sexos.

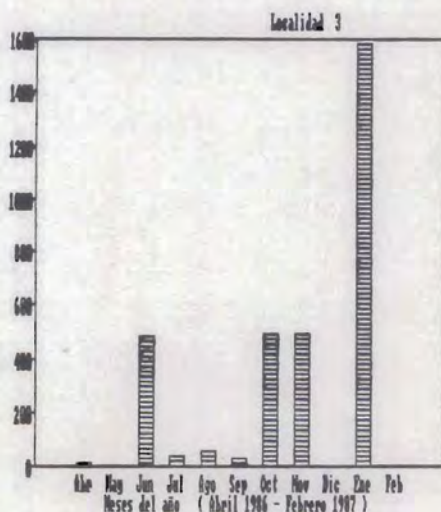
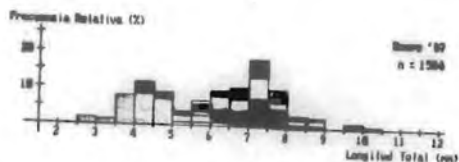
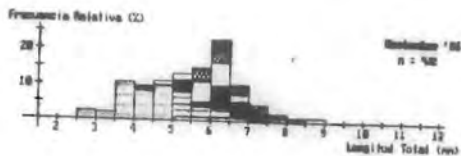
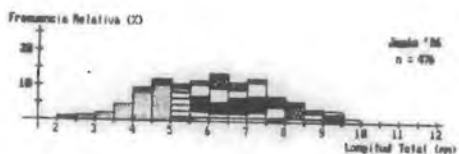


Fig 13.- Variación en la densidad en la zona frente a Cd. Alvarado, (Loc 3).

**Fig 14.-** Distribución de la Frecuencia de Tallos correspondiente a la localidad 3

Estafira Juvenil  
 Madras  
 Madras viejas  
 Indeterminados  
 Madras



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGÍA

**Localidades 4 y 5.**- De igual manera que en la localidad 3, el máximo de abundancia de organismos de la localidad 4 ocurrió en enero (Fig. 15). En esta localidad el reclutamiento disminuye de mayo a junio hasta hacerse prácticamente nulo en agosto, septiembre, octubre y noviembre (Fig. 16). En la localidad 5, se observa un bajo reclutamiento en general (fig 17).

En ambas localidades, la población de organismos presenta tallas de dimensiones superiores a los 8 mm, en los meses de agosto a diciembre (fig. 15) y agosto a febrero (fig. 17) alcanzando las tallas mayores encontradas para la especie (12 mm de longitud total). A partir de diciembre, el reclutamiento vuelve a aparecer en la población y se mantiene constante hasta febrero. Se observan organismos pubertales en mayo, junio, agosto y diciembre.

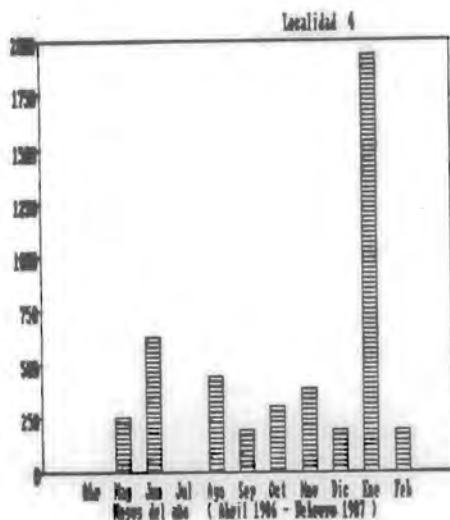
La reproducción en esta localidad ocurre de manera constante para la temporada de muestreo, siendo en general superior la proporción de hembras ovigeras a la de hembras (tablas 5a a 5c).

Se puede observar (fig 16) que en mayo y junio, la talla de los organismos adulto es de 6.5 a 10 mm, siendo mas frecuentes las tallas inferiores a los 8 mm. Sin embargo, a partir de agosto la talla de los organismos reproductivos se incrementa de manera significativa (ANOVA; 0.05, Contrastes ortogonales) con valores de 8 a 12 mm de longitud total.

No se observa un incremento repentino en la proporción de machos como ocurre con las localidades 1 y 3 pero es posible observar una elevada proporción de hembras totales sobre machos en el mes de mayo. En diciembre se observan dos grupos de tallas de machos, uno menor a 6.5 mm y otro mayor a 7 mm; probablemente como producto de una sucesión generacional.

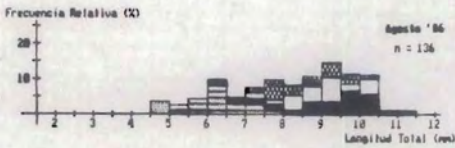
Es evidente que las tallas de las hembras, hembras ovigeras, machos e indeterminados son muy similares.

Fig 15.- Variación en la densidad en la zona frente a Punta Grande. (Loc 4).



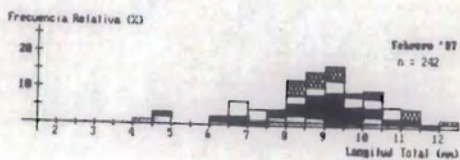
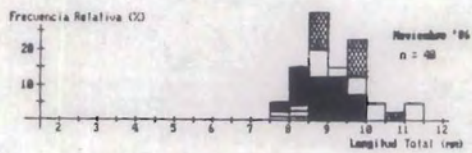
**Fig 16.-** Distribución de la Frecuencia de Tallas correspondiente a la localidad 4

■ Estadios Juveniles   ■ Machos   ■ Hembras ovigeras  
 ▨ Indeterminados   □ Hembras



**Fig 17.-** Distribución de la Frecuencia de Tallas correspondiente a la localidad 5

■ Estadios Juveniles    ■ Machos    ■ Hembras ovíparas  
 ▨ Indeterminadas    □ Hembras





**Localidad 7.-** A pesar de tratarse de una localidad del mismo ambiente que las localidades 3,4 y 5; la localidad 7 presentó un pico máximo de abundancia en julio. De manera similar a la máxima abundancia de organismos encontrada para las localidades de la laguna camaronera (9 y 11) (fig. 18).

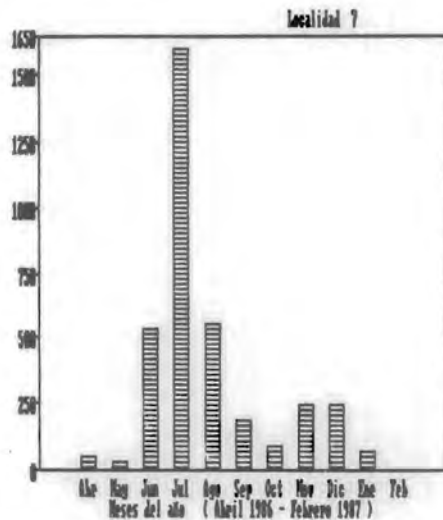


Fig 18.- Variación en la densidad en la zona frente a Punta Buen País (Loc. 7).



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

La figura 19 muestra la variación de la estructura de tallas durante la temporada de muestreo para la localidad 7 correspondiente a Punta del Buen País.

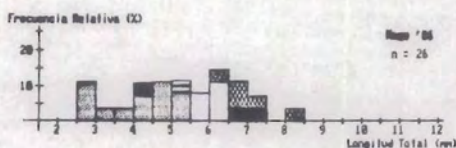
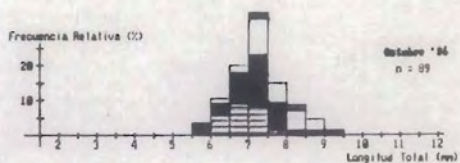
En esta localidad se encontró un considerable número de organismos (26 a 1604) durante toda la temporada de muestreo. Se observa un reclutamiento constante de organismos de abril a agosto, disminuyendo éste en septiembre y desapareciendo en octubre, noviembre, diciembre y enero.

La aparición de organismos con talla pubertal se observa de manera reducida en general, a excepción de julio donde se incrementa el número de organismos pubertales.

Se observan organismos indeterminados con talla de adulto en septiembre, diciembre y enero principalmente. La reproducción de

**Fig 19.-** Distribución de la Frecuencia de Tallas correspondiente a la localidad 7

■ Estadios Juveniles   ■ Machos   ■ Hembras ovigeras  
 ▨ Indeterminados   □ Hembras



organismos se presenta en todos los meses, encontrando en octubre una considerable reducción en el número de hembras ovigeras y un incremento de indeterminados adultos para el mismo, asociado probablemente a un período post-reproductivo.

La talla máxima alcanzada por los organismos adultos en esta localidad es menor a 10 mm (a excepción de noviembre) y en general la población adulta se distribuye en tallas inferiores a los 8 mm de longitud total.

La proporción de machos en mayo es muy reducida (tabla 5a y figura 19); misma que se incrementa para el mes de junio.

**Localidades 9 y 11 .-** Son localidades pertenecientes a la Laguna Camaronera en las cuales la aparición de esta especie fué muy reducida ya que su máximo valor poblacional se presenta en julio con 339 individuos. La población total en la Laguna Camaronera para la temporada de muestreo fué de 464 individuos por metro cuadrado; equivalente al 3.2 % de la población total de tanaidáceos en todo el complejo lagunar.

Se observa un fuerte reclutamiento de juveniles en julio, se observan algunos organismos indeterminados pubertales y la reproducción ocurre en organismos de talla inferior a 8 mm.

En diciembre, se presenta un número reducido de juveniles (tabla 5b) y se observa un número considerable de organismos con tallas pubertales. La reproducción ocurre principalmente en organismos de talla chica.

**Localidad 10.-** Esta es una localidad perteneciente al ambiente de pastos en la que, en términos generales, el número de tanaidáceos pertenecientes a *Discapseudes holthuisi* fue muy escaso a lo largo de toda la temporada de muestreo, (con excepción del mes de agosto) (tabla 5a).

En agosto se observa un incremento en el número de juveniles de tallas grandes y algunos de tallas menores. Se presentan organismos con tallas correspondientes a la madurez sexual y la reproducción es constante en tallas chicas (< 8.0 mm). Existen algunos indeterminados en tallas pubertales y la reproducción ocurre en organismos de tallas menores a 8 mm.

## DJ OTRAS RELACIONES MORFOMETRICAS

### D.1> RELACION ENTRE EL TAMAÑO DE LA HEMBRA Y EL NUMERO DE HUEVOS EN EL MARSUPIO

El número de huevos en algunas hembras ovigeras de los meses de noviembre y diciembre indicó que la relación existente entre estas variables se ajustaba al modelo polinomial de la forma:

$$Y = 56.47 (X^2) - 13.34 (X) + 13.02$$

El ajuste y la relación entre este par de variables puede observarse en la figura 20. Dicha relación muestra que una talla mayor representa una ventaja reproductiva en las hembras por lo que se espera que los organismos de la población tiendan a presentar tallas mayores con el fin de aumentar su adecuación.

Por otro lado permite determinar el número de huevos por hembra de entre 10 y 60 (para el mes de noviembre) y el intervalo de tallas al cual las hembras son ovigeras (7-10.5 mm) para el mismo mes.

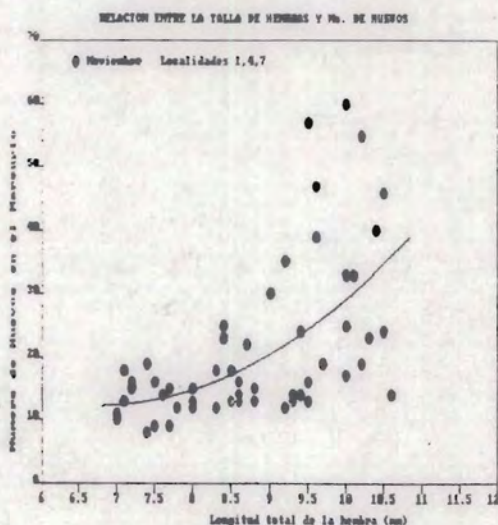


FIG 20.- Relación entre el tamaño de la hembra y el número de huevos en el marsupio para *Discapsudeus holthuisi* en la laguna de Alvarado durante el mes de noviembre, 1986.

## D.2> RELACION ENTRE LA TALLA DE LOS MACHOS Y LA LONGITUD TOTAL DE LA QUELA

El análisis se llevó a cabo con machos de las localidades 7 y 9 del mes de julio a los cuales se les midió la longitud de la quela del quelipedo (fig 5), con la idea de determinar la presencia de una heteroquelia como lo reporta la literatura para otros géneros de tanaidáceos (Borowsky, 1983; Highsmith, 1983; Johnson y Attramadal, 1982).

Se encontró que entre estas variables, la relación existente se ajusta fácilmente al modelo lineal mediante la ecuación:

$$Y = 0.3176 (X) - 1.221$$

En donde la variable independiente X es la longitud total del macho en milímetros y la variable dependiente es la longitud de la quela (fig 21). El coeficiente de correlación mostró ser significativo para un tamaño de muestra de 42 individuos a una  $\alpha=0.05$  con valores de r y  $r_z$  de 0.8378 y 0.7019 respectivamente.

Al parecer no persiste la heteroquelia en esta especie ya que no se observan dos grupos de tamaño de quela sino un continuo de tamaño de dicho apéndice con relación al tamaño de los individuos.

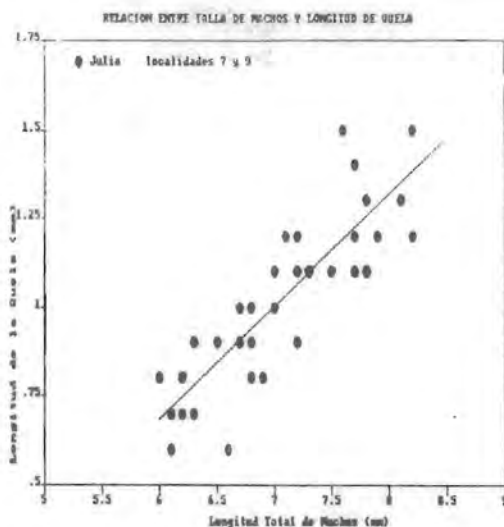


FIG 21.- Relación entre la longitud total del macho y la longitud de la quela para *Discapseudes holthuisi* en el mes de julio, 1986.



## DISCUSSION

---

## DISCUSION

### AI CARACTERIZACION DE LA POBLACION

#### a.1 DIFERENCIAS ENTRE LOCALIDADES

Al parecer existe una talla total promedio predominante para cada una de las localidades muestreadas, la cual se mantiene en el tiempo como lo mostraron las localidades correspondientes a la boca del río Papaloapan, la zona frente a ciudad Alvarado y la zona frente a Punta Grande y Punta Arbolillo.

La variación en tallas al parecer es independiente del ambiente característico de cada localidad (Soto *et al.*, 1986) ya que los organismos adulto de tallas mas grandes corresponden a las localidades 4 y 5 (7.5 - 9 mm) pertenecientes al ambiente de pastos; los más pequeños (5.5 - 6.5 mm) se encontraron en las localidades 1, 10 y 11 (fluvial, pastos y lodos); y los organismos de las localidades 3 y 7 (pastos) fueron los que presentaron tallas intermedias de 6-8 mm.

Teissier, (1960) señala que estudios alométricos han mostrado su utilidad en la comparación de formas locales y razas; pues permiten registrar variaciones morfométricas en diferentes localidades. La anterior diferenciación por talla entre localidades llevó a presuponer la existencia de grupos de individuos dentro de la población de *Discapseudes holthuisi* en la laguna.

Mediante la prueba de comparación de pendientes se determinó que dichas diferencias entre localidades no solamente se presentan en cuanto a la talla promedio de los organismos adulto, sino que coinciden con diferencias en la relación de crecimiento ( $\text{Log } L.\text{Pereón} = \alpha * L.\text{total} + b$ ).

De las cuatro variables indicadas en la metodología, los valores de correlación mostraron que la longitud total y la longitud del pereón eran las más indicadas para obtener el análisis de regresión ( $P < 0.05$ ) (Steel y Torrie, 1986). En la mayoría de las localidades el coeficiente de correlación  $r$  aumentó al obtener los valores logarítmicos de la longitud del pereón y disminuyó ligeramente en otras localidades lo cual indicó una aproximación a la isometría por parte de ambas variables como ha sugerido Teissier, (1960) en otros estudios.

De lo anterior se consideró de manera uniforme el logaritmo de la variable longitud del pereón con la variable longitud total para todas las localidades en la elaboración de la prueba de comparación de pendientes.

Los resultados de dicha prueba concordaron con lo encontrado para la talla pues las localidades 4 y 5 fueron las únicas en mostrar una similitud en sus relaciones de crecimiento alométrico. Los estudios se realizaron para machos, hembras y hembras ovígeras por separado ya que la hipótesis del incremento en crecimiento propuesta por Mayrat (1967) en: Hartnoll, (1978) señala que dentro de cada fase del desarrollo de un organismo, la tasa de crecimiento relativo de cada individuo corresponde a un valor " $\alpha$ " establecido para dicha fase.

El análisis de aglomeración aplicado (Fielou, 1984) para determinar similitud por condiciones morfométricas, sugiere considerar a las poblaciones conformantes de cada localidad en 4 grupos principales basando la línea de corte en la correlación copenética propuesta por Sneath y Sokal, 1973 (en: Ludwig, 1988). Grupos dentro de los cuales no se incluyó a las localidades 2, 8 y 11 debido a que no mostraron un número mayor a 30 individuos y la distribución de las tallas no se ajustaba al modelo Normal por lo que no fué posible aplicar la prueba de comparación de pendientes propuesta por Zar, (1974).

La presencia de estos grupos diferentes sugirió que la población de esta especie en la laguna, se encontró distribuida a manera de parches como lo han observado Sieg, 1983; Brown y Gibson, 1983 y Kneib, 1984 en otras especies de crustáceos.

No fué posible determinar las causas de dicha distribución, sin embargo se sugiere que concuerda con el modelo de parches con base en los siguientes postulados:

Woodlin (1976) y Kneib (1984) señalan que la posibilidad de las larvas de colonizar espacio en un agregado de organismos adultos con alta densidad es escasa. Lo anterior ha sido reportado por los anteriores autores en diferentes especies de invertebrados como *Ampelisca sp.*, *Corophium volutator*, *Gynera alba*, y *Leptochelia savigni*; en los cuales se observa un aumento en la agresividad de los individuos al aumentar la densidad poblacional.

En los tanaidáceos, las larvas una vez que emergen del tubo materno (Johnson y Attramadal, 1982) deben buscar un espacio donde exista recurso suficiente disponible (Begon et al., 1986) para establecer su propio tubo. Al hacerlo pueden ser depredadas fácilmente si no encuentran dicho espacio, por lo que la dispersión que pueden presentar éstas es muy restringida.

Por otro lado, los organismos adultos son principalmente tubícolas que presentan desplazamientos cortos fuera de su tubo para alimentarse (Johnson y Attramadal, 1982; Sieg, 1986) por lo que su dispersión también es restringida. Dentro de ellos, el movimiento de los machos fuera de su tubo en busca de hembras y alimento es mayor que el de las hembras ya que éstas solamente emergen de su tubo para alimentarse. Dicho movimiento es aún



menor en las hembras en estado ovigero, las cuales debido a los cuidados marsupiales de las crías no salen a alimentarse (Johnson y Attramadal op cit; Borowsky, 1983).

De igual manera, Begon et al, (1986) indican que es frecuente encontrar, en algunos lugares, una considerable proporción de detrito distribuido a manera de parches; recurso que constituye el principal alimento de esta especie (Băcescu y Gutu, 1975; Holdrich y Jones, 1983).

Por los resultados obtenidos se sugiere que los principales factores que llevaron al establecimiento de distribución en la población de *Discapseudes holthuisi* en la laguna de Alvarado, Veracruz son los siguientes:

- \* la distribución espacio-temporal y calidad del recurso (detrito).
- \* la escasa dispersión que presentan estos organismos (tanto en fases larvarias como adultas dados sus hábitos tubícolas, a la competencia entre adultos y larvas y a los cuidados marsupiales de las hembras).
- \* las posibles barreras entre localidades (Brown y Gibson, 1983).
- \* la distribución desigual de pastos en la laguna (Soto et al, 1986)
- \* la variación en heterogeneidad espacial de las localidades.
- \* la presencia de ciertos depredadores probablemente selectivos a talla (Aguilar com pers)

#### a.2 DIFERENCIAS EN TALLA PARA MACHOS Y HEMBRAS

No se encontraron diferencias entre las tallas de las hembras copulatorias y hembras en estado ovigero, por lo que se presume que cualquier hembra sexualmente diferenciada es capaz de reproducirse.

La talla a partir de la cual se alcanza la madurez sexual en machos y hembras mostró ser diferente, tal y como lo proponen algunos autores (Sastry, 1983; Ra'anán y Cohen, 1983) para otros crustáceos. Los machos maduran antes que las hembras a partir de una talla de 4.9 mm, mientras que las hembras alcanzan la madurez sexual a partir de los 5.8 mm.

De la misma manera, no se encontraron diferencias entre las tallas de los organismos adulto ( $P < 0.05$ ) por lo que se puede decir que los machos y las hembras presentan la misma distribución de tallas.

La relación de crecimiento alométrico entre hembras copulatorias y hembras ovigeras no resultó diferente ( $P < 0.05$ ) por lo que al parecer, el estado ovigero no altera de manera significativa la proporción de la relación de crecimiento considerada. Por otro lado, una comparación similar entre hembras copulatorias y machos determinó que existen diferencias

significativas ( $P < 0.05$ ) en la relación de crecimiento alométrico de cada estadio sexual; confirmando de cierta manera lo propuesto por Mayrat, 1967 en: Hartnoll, (1978) sobre la existencia de una constante de crecimiento  $\alpha$  determinada para cada fase sexual.

## BJ VARIACION EN LAS PROPORCIONES SEXUALES E INFLUENCIA DE FACTORES EXTERNOS

### b.1 TOLERANCIA A LA SALINIDAD Y TEMPERATURA

Algunos autores como Sastry, (1983) afirman que es posible que los factores ambientales afecten de manera diferencial la secuencia de los estadios en gametogenesis al igual que las fases del ciclo reproductivo. En general, considera que la reproducción de los organismos ocurre dentro de los cambios menos conspicuos de las condiciones ambientales en comparación con cambios en los cuales ocurre el crecimiento.

Así mismo indica que para muchas especies, la duración de las fases del ciclo reproductivo varía inversamente con la temperatura, a pesar de que ésta por sí sola no sea la causa principal del inicio de las actividades reproductivas.

En Alvarado, los cambios en salinidad y temperatura a lo largo del año son considerablemente significativos entre las estaciones del año (ANOVA;  $P < 0.05$ ), sin que al parecer sea afectada mayormente la reproducción ya que ésta ocurre de manera constante a lo largo del año en las localidades muestreadas.

Sastry, (1983) indica que gradientes considerables de salinidad y fluctuaciones regulares en ésta, excediendo el nivel adecuado para la reproducción, pueden afectar las diversas fases del ciclo hasta causar un fracaso reproductivo, por lo que, considera a las migraciones al interior y exterior de los estuarios como una característica asociada a la reproducción de algunas especies.

No se ha reportado la presencia de *Discapseudes holthuisi* en la zona marina fuera de la laguna (Chinolla, 1984), además de que en el presente estudio se encontró a todos los estadios sexuales presentes dentro de la misma; argumentos con los cuales se podría descartar la posibilidad de que se trate de una especie que presenta migraciones al interior y exterior de la laguna para completar alguna fase de su ciclo de vida.

Se considera que los organismos estuarinos desarrollan estrategias ecológicas y fisiológicas que les permiten vivir en un ambiente altamente cambiante como un reflejo de su plasticidad

genética (Rosas com pers). Los resultados encontrados indican que las agregaciones de esta especie coinciden con parches relativamente estáticos, lo que permite pensar que la tolerancia fisiológica al ambiente altamente cambiante en dichas localidades sea elevada, y se encuentre determinada genéticamente.

## b.2 RELACION ENTRE LOS FACTORES EXTERNOS Y EL NUMERO DE INDIVIDUOS DE CIERTOS ESTADIOS SEXUALES EN LA POBLACION.

### Reproducción

Las respuestas que integran la reproducción, crecimiento, alimentación etc. en los crustáceos están determinadas por un sinnúmero de factores los cuales cuando se encuentran en interacción son difíciles de predecir. Algunos de estos factores además de los citados, son; la calidad hidroquímica del ambiente, y el PH (Rosas C. comp pers).

Con base en lo anterior, se pretendió asociar los cambios en las poblaciones (reclutamiento de juveniles, reproducción y no reproducción) con algunas variables ambientales (salinidad y temperatura) con la idea de determinar, de cierta manera, la existencia de algún patrón de coincidencia de ciertas condiciones ambientales y cierta conducta poblacional.

No se encontró una relación de tipo lineal mediante la cual sea posible explicar la variación en la salinidad con base en la temperatura. Por otro lado, el coeficiente de correlación entre estas variables ( $r = -0.1127$ ) es muy bajo y no parece indicar que exista ningún otro tipo de relación entre ellas. Lo anterior corresponde a lo propuesto por autores como McLusky, (1981) y Yañez-Arancibia, (1986) quienes indican que la variación en la salinidad dentro de una laguna costera está en función de la temporada de lluvias dada la fuerte influencia que tiene el aporte de agua dulce proveniente del drenaje de tierra.

Por otro lado, los resultados muestran la variación que sufren estas condiciones ambientales a lo largo de la temporada de muestreo, no son suficiente evidencia ( $P < 0.05$ ) para explicar las diferencias encontradas en el número de organismos de cada estadio sexual.

El patrón temporal de el ciclo reproductivo de una población en un ambiente determinado se considera que fué seleccionado para asegurar el éxito reproductivo de la especie por lo que el ciclo de reproducción podría ser considerado como una respuesta fenotípica hacia el éxito reproductivo bajo un conjunto de factores en un ambiente dado (Sastri, 1983). Por otro lado, se considera que las poblaciones de ambientes tropicales se reproducen durante todo el año, pero presentan un máximo de actividad reproductiva durante ciertos meses. Para esta especie en particular, dado que se observó reproducción a lo largo de

toda la temporada de muestreo, se consideró como un incremento de la actividad reproductiva cuando la proporción de hembras ovigeras superaba a la de hembras copulatorias. Dicho incremento en la proporción ocurrió en cada una de las localidades en diferentes meses de la temporada muestreada probablemente como respuesta a las condiciones del medio; de tal manera que para la localidad 1, se observó una proporción menor de hembras ovigeras que de hembras copulatorias a lo largo del año, a excepción de el mes de febrero donde se presentó una proporción superior de hembras ovigeras.

En la localidad 3 no se observó ningún mes con incremento en la proporción de hembras ovigeras sino por el contrario, dicha proporción fué muy reducida en agosto. Las localidades 4 y 5 presentaron picos de máxima actividad reproductiva en junio, noviembre y enero. La localidad 7, al igual que la 3 no presentó meses de mayor actividad reproductiva y los meses de junio a octubre se presentó un descenso en dicha actividad.

#### Reclutamiento y no reproducción

Cuando el número de organismos sexualmente indeterminados se incrementa y la proporción de hembras ovigeras disminuye, se considera que se trata de una temporada de receso reproductivo (Sieg, 1983; Hartnoll, 1983) en el cual los organismos recuperan la energía perdida en la reproducción mediante la aparición de un estadio sexualmente indeterminado.

La temperatura y salinidad no parecen ser la principal causa de las temporadas de descanso reproductivo y reclutamiento ya que no parece existir un patrón de correlación entre el incremento en el número de organismos indeterminados ( $r=0.16$  y  $-0.08$ ) o de juveniles ( $r=0.05$  y  $-0.04$ ); y las oscilaciones en los anteriores factores físicos.

Sastry, 1983 considera que en las especies que se reproducen a lo largo de todo el año durante periodos extensos en aguas costeras y estuarinas tanto tropicales como templadas y boreales; el tamaño de la progame al igual que el desarrollo ovárico son afectadas principalmente por el suministro del alimento. La relación entre la disponibilidad de alimento, almacenamiento de nutrientes y la producción de gametos varía entre las especies ya que en algunas, la producción de gametos concuerda con la disponibilidad de alimento mientras que en otras, los nutrientes son almacenados cuando el alimento es abundante y utilizados posteriormente para la producción de gametos. De cualquier manera, la producción de gametos no puede llevarse a cabo si no existe una cantidad mínima de nutrientes disponibles para las gónadas.

Debido a lo anterior, y a que al parecer no existe una relación entre las condiciones externas estudiadas, se propone que sea la disponibilidad de alimento el factor de mayor influencia sobre la temporada reproductiva de éstos organismos. Sin embargo no se consideró a esta variable en el presente trabajo.

## b.2 RELACION ENTRE LOS FACTORES EXTERNOS Y EL NUMERO DE INDIVIDUOS DE CIERTOS ESTADIOS SEXUALES EN LA POBLACION.

### Reproducción

Las respuestas que integran la reproducción, crecimiento, alimentación etc. en los crustáceos están determinadas por un sinúmero de factores los cuales cuando se encuentran en interacción son impredecibles. Algunos de estos factores son, además de los citados, la calidad hidroquímica del agua y sustrato, y el pH (Rosas C. comp pers).

Con base en lo anterior, se pretendió asociar los cambios en las poblaciones (reclutamiento de juveniles, reproducción y no reproducción) con algunas variables ambientales (salinidad y temperatura) con la idea de determinar la existencia de patrones de ocurrencia y conducta poblacional.

No se encontró una relación de tipo lineal mediante la cual sea posible explicar la variación en la salinidad con base en la temperatura. Por otro lado, el coeficiente de correlación entre estas variables ( $r = -0.1127$ ) es bajo y no indicó la existencia de otra relación. Lo anterior correspondió a lo propuesto por autores como McLusky, (1981) y Yañez-Arancibia, (1986) quienes indican que la variación en la salinidad dentro de una laguna costera está en función de la temporada de lluvias dada la fuerte influencia que tiene el aporte de agua dulce proveniente del drenaje de tierra.

Por otro lado, los resultados mostraron la variación que sufren estas condiciones ambientales a lo largo de la temporada de muestreo, y no son suficiente evidencia ( $P < 0.05$ ) para explicar las diferencias encontradas en el número de organismos de cada estadio sexual.

El patrón temporal del ciclo reproductivo de una población en un ambiente determinado se consideró originado de la selección que asegura el éxito reproductivo de la especie; por lo que el ciclo de reproducción se podría considerar como una respuesta fenotípica hacia el éxito reproductivo bajo un conjunto de factores en un ambiente dado como lo explica Sastry, (1983) para algunos invertebrados. El mismo autor considera que las poblaciones de ambientes tropicales se reproducen durante todo el año, pero presentan un máximo de actividad reproductiva durante

algunos meses determinado por varios factores como temperatura, disponibilidad de alimento, presencia de depredadores etc.

En esta especie, dado que la reproducción se observó a lo largo de toda la temporada de muestreo, se consideró que la actividad reproductiva se incrementaba cuando la proporción de hembras ovigeras superó a la de hembras copulatorias. Dicho incremento en la proporción ocurrió en cada una de las localidades en diferentes meses de la temporada muestreada probablemente como respuesta a las condiciones del medio, (variación en condiciones físicas, heterogeneidad temporal de cada localidad, complejidad estructural del ambiente, etc.); de tal manera que para la localidad 1, se observó una proporción menor de hembras ovigeras que de hembras copulatorias a lo largo del año, a excepción de el mes de febrero donde se presentó una proporción superior de hembras ovigeras.

En la localidad 3 no se observó ningún mes con incremento en la proporción de hembras ovigeras sino por el contrario, dicha proporción fué muy reducida en agosto. Las localidades 4 y 5 presentaron picos de máxima actividad reproductiva en junio, noviembre y enero. La localidad 7, al igual que la 3 no presentó meses de mayor actividad reproductiva y los meses de junio a octubre se presentó un descenso en dicha actividad.

#### Reclutamiento y receso de actividad reproductiva

Hartnoll, (1983) considera que los organismos indeterminados sexualmente son hembras que pierden los oosteguitos después de una reproducción y mediante una muda indiferenciada recuperan sus energías (no existe un encausamiento de dichas energías a la producción de caracteres sexuales y gametos). Cuando el número de organismos de esta especie, sexualmente indeterminados, se incrementó y la proporción de hembras ovigeras disminuyó, se consideró que se trata de una temporada de receso reproductivo (Sieg, 1983; Hartnoll, 1983) en la cual los organismos recuperan el gasto energético asociado a la reproducción mediante la aparición de un estadio sexualmente indeterminado.

La temperatura y salinidad no parecen ser la causa principal de las temporadas de descanso reproductivo y reclutamiento ya que no parece existir un patrón de correlación entre el incremento en el número de organismos indeterminados ( $r=0.16$  y  $-0.08$ ) o de juveniles ( $r=0.05$  y  $-0.04$ ); y las oscilaciones en los anteriores factores físicos.

Sastry, (1983) considera que en las especies que se reproducen a lo largo de todo el año (en aguas costeras y estuarinas tropicales o templadas), el tamaño de la progene y el desarrollo ovárico son afectadas principalmente por el suministro del alimento.

El autor menciona que la relación entre la disponibilidad de alimento, almacenamiento de nutrientes y la producción de gametos varía entre las especies ya que en algunas, la producción de gametos concuerda con la disponibilidad de alimento mientras que en otras, los nutrientes son almacenados cuando el alimento es abundante y utilizados posteriormente para la producción de gametos.

De cualquier manera, la producción de gametos no puede llevarse a cabo si no existe una cantidad mínima de nutrientes disponibles para las gónadas.

Debido a lo anterior, y a que al parecer no existe una relación entre las condiciones externas estudiadas, se propone que sea la disponibilidad de alimento ó la calidad estacional del mismo (Fernández M.L. com pers), el factor de mayor influencia sobre la temporada reproductiva de éstos organismos.

## C3 VARIACION EN LA ESTRUCTURA DE TALLAS Y DENSIDAD POBLACIONAL

### c.1 DENSIDAD POBLACIONAL

Segon et al, (1986) y Slobodkin (1961) consideran que son varios los factores que regulan el tamaño y crecimiento de una población de organismos tales como condiciones fisicoquímicas, disponibilidad de recursos, el ciclo de vida del propio organismo y la influencia de los depredadores, competidores y parásitos. Una manera de determinar la influencia de alguno de estos factores sobre la densidad poblacional es através de correlaciones entre la variación de los mismos con la densidad poblacional. Se realizó dicha correlación la salinidad y la temperatura; encontrando que éstos no son los factores causantes de la variación en la densidad estacional ( $P < 0.05$ ).

Winfield (1987), encontró en laguna de Sontecomapan, Veracruz, un pico máximo de abundancia de organismos en invierno y una longitud total de 1.6 a 18.7 mm. para *Discapseudes holthuisi*.

Lo encontrado en Alvarado es diferente pues se observaron diferencias considerables en cuanto a talla y picos de abundancia máxima de organismos por localidad. Al parecer, existen diferencias notables en los picos de abundancia máxima de individuos para cada localidad; noviembre en la localidad 1, enero en la localidad 3, 4 y 5, y julio en la localidad 7.

Esas diferencias en las poblaciones parecen no estar relacionadas a factores externos como temperatura y salinidad por lo que se considera que se deben a factores de tipo interno (genéticos, hormonales etc) o bien a factores externos no considerados en el presente estudio (como la disponibilidad del

alimento en las diferentes localidades, distribución estacional de pastos etc.) pues no se encontró que las variaciones respondan a algún patrón ambiental de las variables físicas consideradas.

## c.2 VARIACION EN LA ESTRUCTURA DE TALLAS POR LOCALIDAD

Reaka (1986) considera que los principales factores que afectan el tamaño de los organismos adultos en los estomatópodos son el tipo de sustrato, la competencia intraespecífica, la productividad primaria, la presión de depredadores, la estructura del habitat y la temperatura.

Sin embargo, los factores que fueron analizados en el presente trabajo, no parecen afectar la talla de *Discapseudes holthuisi* ya que las variaciones de estos factores en todas las localidades fueron similares a lo largo del año (ANOVA;  $P < 0.05$ ) mientras que la talla de los organismos se mantuvo de cierta manera constante en el año y fué característica de cada localidad. Se sugiere que el tipo de sustrato, la calidad del alimento y la estructura del habitat sean los factores de mayor influencia sobre la talla de estos organismos.

Es importante señalar que una gran cantidad de organismos en diversas localidades presentaban numerosos endoparásitos (Oligochaeta)\* de tamaño considerablemente grande en relación al tamaño de los tanaidáceos. O'Brian y Van Wyk, (1983), identificaron un elevado número de asociaciones parasito-hospedero en crustáceos y considerando que los parásitos pueden: 1) inhibir el crecimiento de su hospedero afectando el mecanismo hormonal y nutricional. 2) favorecer el crecimiento y 3) no presentar efectos en el crecimiento del hospedero.

Tal parece que no existe relación entre la variación en tallas encontradas en las localidades con la presencia de dichos parásitos pues se observaron una gran cantidad de organismos parasitados en todas las localidades a lo largo del año.

Por otro lado se desconoce si la relación entre el oligoqueto y *Discapseudes holthuisi* es parásito-hospedero. Sin embargo, las dimensiones del oligoqueto y la disposición de éste a lo largo del pleón del tanaidáceo (junto al tubo digestivo) hacen suponer que se trata de un endoparásito.

\*Identificado por personal del laboratorio de poliquetos del I.C.M. y L.



## DI HERMAFRODITISMO SECUENCIAL EN *Discapseudes holthuisi*.

### d.1 EVIDENCIA DE HERMAFRODITISMO SECUENCIAL EN OTRAS ESPECIES DE TANAIIDACEOS

Se ha descrito el hermafroditismo secuencial de tipo protogínico en algunas especies de tanaidáceos como *Heterotanais oerstedii* y *Tanais stanfordi*; así como también fenómenos de hermafroditismo secuencial protándrico en *Apseudes gracillimus* y *A. galathea*, (Lang, 1958). Sin embargo no se reportan organismos exclusivamente dióicos dentro de los tanaidáceos.

La significancia adaptativa del hermafroditismo secuencial es un tema de controversia como lo señala Warner, (1975). Se han encontrado en *Neotanais serratispinosus hadalis* y *N. longimanus* características hermafroditas externas (Wolff, 1956; In Lang, 1958) y en *Heterotanais oerstedii* (Kröyer) exuvias provenientes de hembras con características hermafroditas y un tamaño correspondiente a los machos de la especie. Este autor también señala la presencia de protoginia en *Tanais stanfordi* y en *Apseudes talpa*.

*Discapseudes holthuisi* no mostró características de hermafroditismo externo ya que existió una clara diferenciación sexual entre machos y hembras de la especie.

### d.2 INFLUENCIA DE LA PROPORCION DE APARICION DE MIEMBROS DE OTRO SEXO

Highsmith, (1983) y Lang, (1958) indicaron que las hembras y machos potencialmente hermafroditas presentan una inhibición al cambio de sexo determinada por la abundancia relativa de individuos del otro sexo. El autor supone posible considerar en los tanaidáceos que los organismos potencialmente protogíneos cambiarán de sexo cuando el número de hembras que éstos puedan fertilizar como machos sea mayor al número de progíneos que puedan producir al permanecer como hembras.

La especie estudiada no presenta variaciones considerables en la proporción de machos y hembras ya que ésta es similar para ambos sexos como se puede apreciar en las tablas 5.

Tomando en consideración la variación de las proporciones sexuales, una disminución repentina en la proporción de machos junto con un aumento de hembras podría ser señal de un fenómeno de protandria en la población (sin que exista un previo reclutamiento). Por otro lado, si dicha disminución en la proporción de los machos no va acompañada de un incremento en la de las hembras, es probable que se trate de un aumento en la mortandad de los machos en su búsqueda por hembras copulatorias.

En la tabla 5a se mostró un hermafroditismo secuencial protándrico de junio a julio (localidad 1) ya que la proporción de machos disminuyó de manera considerable y la de hembras en

general aumentó. Lo mismo se pudo apreciar en la tabla 5b, septiembre a octubre en la localidad 4 ya que el porcentaje de machos disminuyó de 50% a 37.7% con un incremento considerable en el número de hembras y hembras ovigeras sin que existiera una variación en la proporción de los organismos indeterminados.

En contraste, de noviembre a diciembre en la localidad 7, el número de machos disminuyó mientras que el de hembras y hembras ovigeras se mantuvo y el de indeterminados aumentó ligeramente por lo que es probable que se trate de un incremento en la mortandad de los machos de la población en dicha localidad como resultado de la depredación en su búsqueda de hembras para copular; conducta ampliamente registrada por Johnson y Attramadal, (1982) y Borowsky, (1983).

#### d.3 REDUCCION DE LAS PARTES BUCALES EN ALGUNOS TANAIACEOS

Lang, (1958) señala que los machos de algunas especies de tanaiáceos presentan una reducción de sus partes bucales lo cual les impide alimentarse y es una de las principales causas de mortandad en la población macho. Stoner (1986) consideró que el hermafroditismo secuencial se encontró generalmente asociado con una conducta social compleja influenciada por procesos de selección y dimorfismo sexual secundario evidente como es el caso de *Leptocheilia dubia* y *L. forrestii* que presentaron una reducción de las partes bucales en los machos.

En la presente especie, las partes bucales de los machos no se encontraron reducidas y al parecer estos organismos si se alimentan ya que en estudios de dieta los tractos digestivos se encontraron siempre llenos (Fernández M.L. com pers).

#### d.4 HETEROQUELIA EN MACHOS COMO EVIDENCIA DE PROTOGINIA

El dimorfismo sexual del quelípodo es común entre los tanaiáceos (Holdrich y Jones, 1983). El significado adaptativo de esta heteroquelia ha sido tema de controversia entre diversos autores: Stoner (1986) la consideró como evidencia de un cambio de sexo de hembras a machos; Highsmith (1983) mostró que en *Leptocheilia dubia* los quelípedos de los machos se utilizan en la conducta competitiva que se da entre los machos para conseguir hembras con las cuales copular. Sin embargo, en *Tanais dulongii*, Johnson y Attramadal (1982) señalaron que la quela le sirve al macho para sujetar las quelas de la hembra durante la cópula, para rasgar la entrada a la madriguera de ésta al introducirse, así como para el desplazamiento entre los pastos y algas del fondo.

Sin embargo, en *Discapseudes holthuisi*, no se observó una heteroquelia (fig.21) sino más bien un continuo de tallas de el quelípodo que aumenta conforme aumenta el tamaño del macho.

Las evidencias anteriores; reducción de partes bucales, una proporción de machos inferior a aquella de hembras (5:1 y 5:0), y a la existencia de una heteroquelia evidente en los machos; son consideradas por autores como Stoner (op cit) y Highsmith (op cit) como evidencia indirecta de un hermafroditismo secuencial de tipo protogínico.

De existir hermafroditismo secuencial en esta especie, se considera que sería de tipo protándrico pues el número de machos similar al de hembras, no se presenta una heteroquelia y al parecer, los machos de esta especie si se alimentan.

Por otro lado, los trabajos de Hartnoll, (1983) y Teissier, (1960), han considerado que independientemente de las variaciones entre las especies; la manera en la cual aumenta el tamaño de la progene con relación al tamaño de la hembra es siempre una relación alométrica como la observada en la figura 20 (p-48).

Lo anterior es una evidencia más que apoyaría la aparición de un hermafroditismo secuencial protándrico (Lang, 1958; Highsmith, 1983 y Warner, 1975) en la población de esta especie pues los organismos podrían reproducirse como machos hasta alcanzar cierta talla (Hartnoll, 1982) y a partir de ella cambiar de sexo a hembras con el fin de aumentar su progene bajo el supuesto de que el número de hijos que podría dejar como macho es menor a el número de huevos que podría dejar como hembra.

Sin embargo, es posible considerar la posibilidad de que se trate de una especie dióica (García Saez com pers) pues no existe un seguimiento de cohortes como el realizado por Fredette y Díaz, (1986) en *Gammarus mucronatus*, ni estudios en laboratorio o un análisis histológico de las gónadas, ni se han observado características morfológicas hermafroditas externas (Lang, 1958), o diferencias considerables entre las tallas de los machos y las hembras que apoyen la idea de una ventaja reproductiva en cuanto al tamaño (Hartnoll, 1983).

Por lo anterior, se establece que con los datos existentes al momento, que *Discapseudes holthuisi* presenta un hermafroditismo secuencial protándrico inducido al parecer por la proporción de los machos en la población.

## EJ VARIACION EN LA POBLACION DE CADA LOCALIDAD

Como se observó en los resultados, se presentan diferencias considerables en la historia de vida de cada localidad; probablemente como una respuesta a ciertas condiciones del lugar a manera de estrategia ecológica.

Con base en dicha variación, y en las diferencias encontradas en cuanto a longitud total se refiere, se propone un modelo de tres estrategias locales para la especie *Discapseudes holthuisi* en la laguna de Alvarado, Veracruz (fig 22).

A una de las estrategias se le ha denominado Conservadora ya que los organismos agrupados en ella se reproducen constantemente a lo largo del año sin que existan periodos de máximos reproductivos. Los organismos que han adoptado esta estrategia no alcanzan una talla mayor a los 8 mm de longitud total y presentan un reclutamiento constante todo el año por lo que se refleja que la localidad en donde habitan contiene recursos (alimento y espacio) suficientes a lo largo del año y por lo tanto la competencia intraespecífica por recurso que se da principalmente entre larvas y adultos (Woodlin, 1976; Kneib, 1984) es muy baja. También cabe la posibilidad que se trate de una localidad donde abunden los depredadores y la talla sea determinada por presiones de depredación.

De las siete localidades muestreadas, la localidad que mejor se apega al patrón de reproducción de tipo conservador es la localidad 3. Sin embargo, las demás localidades parecen apeparse parcialmente a este patrón.

La segunda estrategia es la denominada Obligada en la cual los organismos siguen un patrón de reproducción base de tipo conservador pero en un momento dado la densidad de los machos es mayor que la de las hembras por lo que se presume la existencia de un hermafroditismo secuencial protándrico.

En los organismos agrupados con este tipo de estrategia, las tallas máximas alcanzadas son inferiores a 8 mm y una vez que se lleva a cabo la protandria, el desgaste energético provoca que los organismos ya no dediquen tiempo y energía en su crecimiento sino que toda la energía disponible sea encausada en la reproducción. Pianka (1982) considera que los organismos en general disponen de una cantidad limitada de tiempo, materia y energía para realizar su alimentación, crecimiento, mantenimiento y reproducción. Entonces podría considerarse que la manera en la cual un organismo reparte estos recursos entre varias demandas antagónicas determina la forma en que el organismo se adapta a

los diversos aspectos de su ambiente.

La localidad 1 en la laguna de Alvarado fué la que presentó un patrón de reproducción de este tipo. Sin embargo, los análisis realizados en el presente trabajo no demuestran si la temperatura y la salinidad afectan la incidencia de la protandria de manera directa o si lo hacen indirectamente alterando la disponibilidad del alimento, la depredación y la mortandad de alguno de los estadios sexuales en particular pues esta localidad corresponde aun ambiente con poca estabilidad física.

La tercer estrategia se le ha denominado Oportunista ya que a la primera oportunidad de acumulación de recurso los organismos disminuyen su actividad reproductiva, incrementan la acumulación de recurso energético y talla para aumentar su adecuación en un ambiente de alta competencia entre larvas y adultos por el espacio (Woodlin, 1976 y Kneib, 1984) (fig 20).

En esta estrategia, las poblaciones se reproducen por un periodo corto de tiempo de manera conservadora con una alta competencia intraespecifica que da como resultado un bajo reclutamiento de juveniles. Cuando las condiciones ambientales son favorables, es probable que el recurso alimenticio aumente, y los organismos suspenden su reproducción conservadora y dedican cierto tiempo ( $\approx$  2 meses) para aumentar su tamaño.

Una vez que los organismos han incrementado su tamaño, empiezan una temporada de reproducción en la cual la competencia intraespecifica por espacio es muy elevada y el reclutamiento practicamente no existe. En la estrategia oportunista, también parece presentarse la protandria como una forma de nivelar las proporciones sexuales en la población.

Las localidades que presentan este patrón son la 4 y la 5 que corresponden a el ambiente estructuralmente mas complejo en la laguna (ambiente de pastos) (Soto et al, 1986). La localidad 7 se comporta casi todo el año como conservadora pero en cierta época (noviembre y diciembre) aumentan ligeramente de talla y sobrepasan los 8 mm por lo que se le podría llegar a considerar como oportunista.

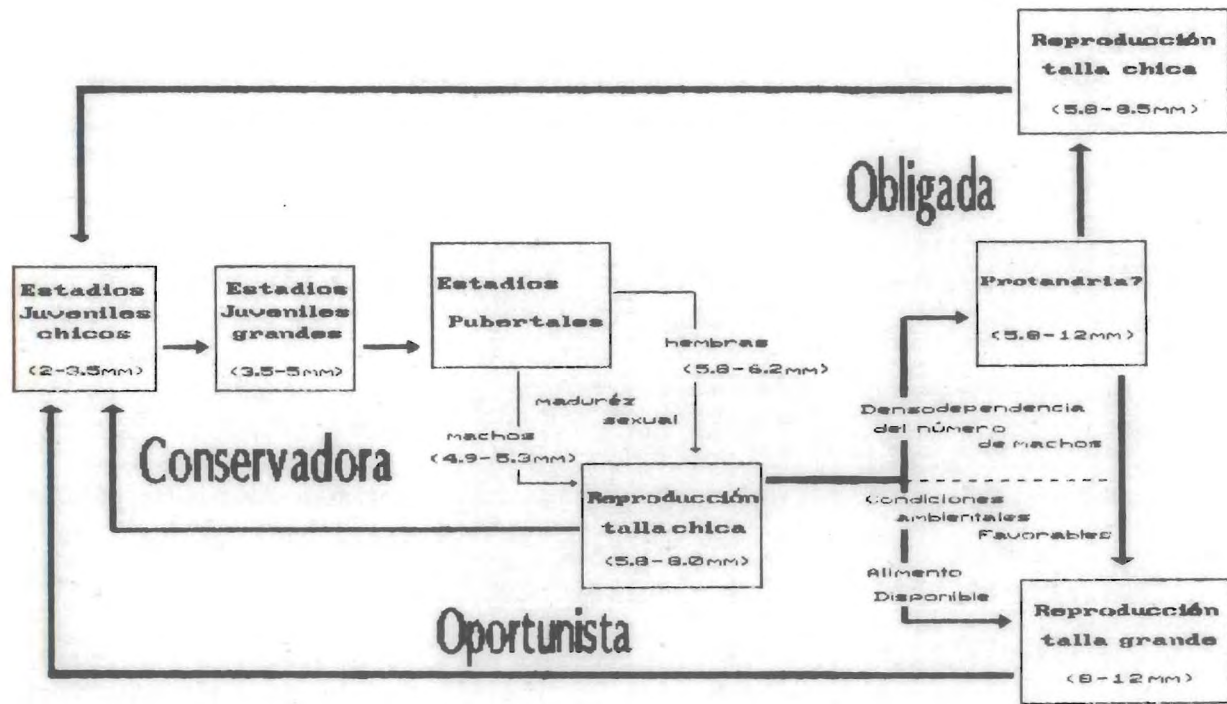


Fig 22.- Estrategias Reproductivas Principales

## FJ RELACION ENTRE EL TAMAÑO DE LA HEMBRA Y EL NUMERO DE HUEVOS EN EL MARSUPIO

Se encontró que la relación existente entre la talla de las hembras y el número de huevos en el marsupio se ajusta a un modelo polinomial de la forma:

$$\text{No.huevos} = 56.47(\text{t.de la hembra})^2 - 13.34(\text{t.hembra}) + 13.02$$

Es decir, conforme se incrementa el tamaño de la hembra, aumenta de manera exponencial la cantidad de huevos que puede llevar en el marsupio. Lo anterior apoya la idea propuesta por Hartnoll, (1983) que indica que una talla mayor incrementa la adecuación de los crustáceos pues les permite aumentar el número de progene.

Se encontró una talla límite reproductiva de 10.5 mm - 11 mm de longitud total, y un número máximo de 62 huevos dentro de un marsupio. La talla mínima de hembras ovigeras para el mes analizado mostró ser de 7 mm con 10-20 huevos dentro del marsupio. Sin embargo, la mayoría de las hembras presentó un número de huevos menor a 30 por lo que podría considerarse a esta especie como un estratega k (Pianka, 1982) con relación a otros crustáceos.

## CONCLUSIONES

---



## CONCLUSIONES

- Se propone la existencia de 4 grupos diferentes de organismos dentro de la población de *Discapseudes holthuisi* en la laguna de Alvarado, Veracruz con base en criterios morfométricos (longitud total promedio y relación de crecimiento alométrico en organismos adultos).
  
- Se sugiere que los factores influyentes en el tipo de distribución presentada por la especie (en parches) son:
  - \* la distribución espacial y temporal del alimento
  - \* la escasa dispersión que presentan estos organismos
  - \* las barreras entre localidades
  - \* la presencia de ciertos depredadores
  - \* la heterogeneidad espacial de las localidades
  
- La madurez sexual en los machos se alcanzó a una talla promedio entre 4.89 mm y 5.34 mm de longitud total. Y en las hembras a una talla promedio entre 5.84 mm y 6.20 mm de longitud total ( $P < 0.05$ ).
  
- Las tallas de machos y hembras ovígeras no son diferentes a un nivel de confiabilidad del 95% por lo que se consideró que una hembra es capaz de reproducirse a partir del momento de inicio de la madurez sexual.
  
- La relación de crecimiento entre machos y hembras ovígeras fue idéntica mientras que entre machos y hembras no lo fue.
  
- Los adultos de esta especie al parecer se reproducen en dos grupos de tallas; uno con tallas menores a 8 mm de longitud total, y otro con tallas mayores a dicha cantidad ( $P < 0.05$ ).
  
- Se sugiere la presencia de un hermafroditismo secuencial de tipo protándrico para la especie sin caracteres morfológicos externos que diferencien.
  
- Se presentan estadios sexualmente determinados en alternancia con estadios indeterminados en esta especie con fines de ganancia energética.

- La proporción entre machos y hembras es constante (1:1).
- No existe relación entre la temperatura y la salinidad con el número de juveniles (reclutamiento), ni con el número de organismos sexualmente indeterminado, y organismos potencialmente reproductivos o la densidad poblacional ( $P < 0.05$ ). Se propone al alimento como factor determinante de lo anterior.
- La estructura de tallas en la población de la especie varía entre las localidades al igual que el reclutamiento de juveniles, los picos de densidad máxima y las temporadas de mayor actividad reproductiva ( $P < 0.05$ ).
- Existe una relación de tipo polinomial de segundo orden entre el tamaño (longitud total) de las hembras y el número de huevos en el marsupio.
- Se encontraron de 10 a 62 huevos dentro del marsupio de las hembras.
- No se observa la presencia de una heteroquelia en los machos de la especie.

## **RECOMENDACIONES**

---

## RECOMENDACIONES

\* Se considera necesario realizar un estudio mas detallado para poder determinar el tipo de asociación existente entre el oligoqueto y esta especie de tanaidaceo en la laguna de Alvarado, asi como también hacer un análisis estadístico para determinar la posible influencia del parásito en el crecimiento.

\* Es importante determinar mediante un estudio de gónadas la presencia de organismos hermafroditas en la especie, así como determinar con técnicas histológicas el tipo de hermafroditismo secuencial que se presenta y sus características.

\* Por otro lado resultaría de interés realizar estudios con organismos vivos sobre la conducta reproductiva en esta especie y los cuidados marsupiales de las hembras.

\* Se considera necesario realizar un estudio sobre distribución estacional y calidad del detrito del cual se alimentan estos organismos para poder asociarlo a variaciones en tamaño, picos de máxima y mínima actividad reproductiva, reclutamiento y densidad poblacional.

\* Se sugiere realizar estudios con organismos vivos para poder determinar la duración del ciclo de vida o bien hacer un seguimiento de cohortes para la especie.

## LITERATURA CITADA

- BACESCU, M. y M. GUTU. 1975. A new genus (Discapseudes holthuisi n.g.) and three new species of Apseudidae (CRUSTACEA: TANAIDACEA) from the northeastern coast of south America. Zool. Med. 44(11) : 95-113
- REGON, M., J.L. HARPER, & C.R. TOWNSEND. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Por una educación popular. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. p 876.
- BOROWSKY, B.. 1983. Reproductive Behavior of three tube-building peracarid crustaceans: the amphipods Jassa falcata and Ampithoe valida and the tanaid Tanas cavolinii. MAR. BIOL. 77 : 257-263
- BROWN J.H. y A.C. GIBSON. 1983. Biogeography. C.W. Mosby Co. St Luis. p 196-220
- CHINOLLA, C.P. 1984. Contribución al conocimiento de la macrofauna bentónica intermareal en Sontecomapan, Veracruz. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala. U.N.A.M. Mexico. p 66
- FREDETTE, T.J. y R.J. DIAZ. 1986. Life history of Gammarus mucronatus Say, (AMPHIPODA: GAMMARIDAE) in warm temperate estuarine habitats, York River, Virginia. JOUR. CRUST. BIOL. 6(1): 57-78.
- GARCIA-MONTES. 1988. Composición, distribución y estructura de las comunidades de macroinvertebrados epibentónicos del sistema lagunar Alvarado, Veracruz. Tesis de Maestría. UACEPYP del CCH, UNAM. Mexico. p 115
- HARTNOLL R.H. 1978. The determination of relative growth in crustacea. CRUSTACEANA. 34(3) : 281-293
- HARTNOLL, R.H. 1982. Growth In: 1982 Abele L.G. (ed). The Biology of Crustacea. Vol 2. Academic Press. p 111-196
- HARTNOLL, R.H. 1983. Growth, sexual maturity and reproductive output. In: 1983 Schram F.R. (ed). Factors in Adult Growth CRUSTACEAN ISSUES. 3 : 101-128

- HIGHSMITH, R. 1983. Sex reversal and fighting behavior: coevolved phenomena in a Tanaid crustacean. *ECOLOGY*. 64(4) : 719-726
- HOLDRICH D.M. y J.A. JONES. 1983. Tanaids. Cambridge University Press. London. U.K. pp 95.
- JOHNSON S.B. y Y.G. ATTRAMADAL. 1982. Reproductive behavior and larval development of Tanais cavolinii (CRUSTACEA:TANAIDACEA). *MAR. BIOL.* 71 : 11-16
- KNEIB,R.T. 1984. Patterns of invertebrate distribution and abundance in the intertidal saltmarsh: Causes and questions. *ESTUARIES* 7(4a) : 392-412
- LANG, V.K. 1958. Protogynie bei Zwei Tanaidacen-Arten. *ARKIV FOR ZOOLOGI.* band 11 nr 32
- LUDWIG,J.A., J.F.REYNOLDS. 1988. Statistical Ecology: A primer on methods and computing. J.Wiley & Sons. N.Y. p 189-202.
- MESSING, C.G. 1981. Notes on recent changes in Tanaidacean terminology. *CRUSTACEANA.* 41(1) : 96-100
- MESSING, C.G. 1983. Postmarsupial development and growth of Paqurapseudes largoensis. (CRUSTACEA, TANAIDACEA). *JOUR. CRUST. BIOL.* 3(3) : 380-408
- Manual del IME. 1983. Apuntes del laboratorio de Fisica General. Facultad de Ciencias. UNAM. p 1-13.
- McLUSKY, D.S. 1981. The estuarine ecosystem. Blackie & Son Great Britain. pp 143
- PIANKA,E.R.1982.Ecologia Evolutiva. Omega. Barcelona, Esp. pp 365
- O'BRIAN,J.,P.VAN WYK.1983. Effects of crustacean parasitic castrators (epicaridean isopods and rhizocephalan barnacles) on growth of crustacean hosts. In: Schram, Factors in Adult Growth. *CRUST. ISSUES* vol.3 : 101-102.
- PIELOU,E.C. 1984.The Interpretation of Ecological Data. J.Wiley & Sons. N.Y. p 13-81.

RA'ANAN, Z. y A. COHEN. 1983. Ontogeny of social structure and population dynamics in the giant freshwater prawn Macrobrachium rosenbergii (de Man). In: Schram (ed) Factors in Adult Growth. CRUST. ISSUES. 3 : 277-311.

REAKA, M.L. 1986. Biogeographic patterns of body size in stomatopod crustacea: Ecological and evolutionary consequences. In: Schram (ed) Crustacean Biogeography. CRUST. ISSUES. 4 : 209-235

RZENDOWSKY, J. 1983. Vegetación de México. Limusa. México, D.F. p 33.

SASTRY, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg F.J. y W.B. Vernberg, THE BIOLOGY OF CRUSTACEA. 8 : 179-270

SEVILLA, M.L. 1977. Introducción a la Ecología Marina. Instituto Politecnico Nacional. pp 220

SIEB, J. 1983. Evolution of Tanaidacea. In: Schram F.R. (ed) Crustacean Phylogeny. CRUST. ISSUES. 1 : 229-256

SIEB, J. 1986. Distribution of the Tanaidacea: Synopsis of the known data and suggestions on possible distribution patterns. In: Schram F.R. Crustacean Biogeography. CRUST. ISSUES. 4 : 165-193

SLOBODKIN, L.B. 1961. Growth and regulation of animal populations. Dover Publ. New York. pp 152

SOTO, L.A., G. LANZA de la, A. GRACIA, A. TORRE de la, A. SANCHEZ E. ESCOBAR, J. GARCIA, V. AGUILAR, A. RAZ-GUZMAN. 1986. Composición faunística y estructura trófica de las comunidades epibénticas. 2 INF TEC. CONACYT PCERMA 021436. P 132-150

STEEL, R.G. y J.H. TORRIE. 1986. Bioestadística. McGraw Hill. Mexico, D.F. pp 622

STONER, A.W. 1986. Cohabitation on algal habitat islands by two hermaphroditic tanaidacea (CRUSTACEA: PERACARIDA). JOUR. CRUST. BIOL. 6(4) : 719-728

TEISSIER, G. 1960. Relative growth. In : Waterman T.H. (ed) The physiology of Crustacea. Academic Press. New York. p 537-560

VILLALOBOS, A., S. GOMEZ, V. ARENAS, J. CARRERA, G. LANZA de la. 1975. Estudios hidrobiológicos en la laguna de Alvarado. AN. INST. BIOL. UNAM. 46(1) : 1-34

WARNER, R.R. 1975. The adaptive significance of sequential hermafroditism in animals. AMER. NAT. 109(965) : 61-82

WINFIELD, I.C. 1987. Abundancia, distribución y estacionalidad del orden Tanaidacea (Hansen 1895) (CRUSTACEA : PERACARIDA) de la laguna de Sontecomapan, Veracruz. Tesis de Licenciatura. ENEP IZTACALA. UNAM. México. pp 66

WOODLIN, S.A. 1976. Adult - larval interactions in dense infaunal assemblages: Patterns of abundance. JOUR. MAR. RES. 34(1) : 25-41.

WYNE-EDWARDS, V.C. 1964. Population control in animals. in: Harding, G. 1968. 39 Steps to Biology. Readings from Scientific American. W.H. Freeman & Co. Sn. Francisco. p 262-268.

YANEZ-ARANCIBIA, A. 1986. Ecología de la zona costera. Agt. ed. Mexico, D.F. pp 189

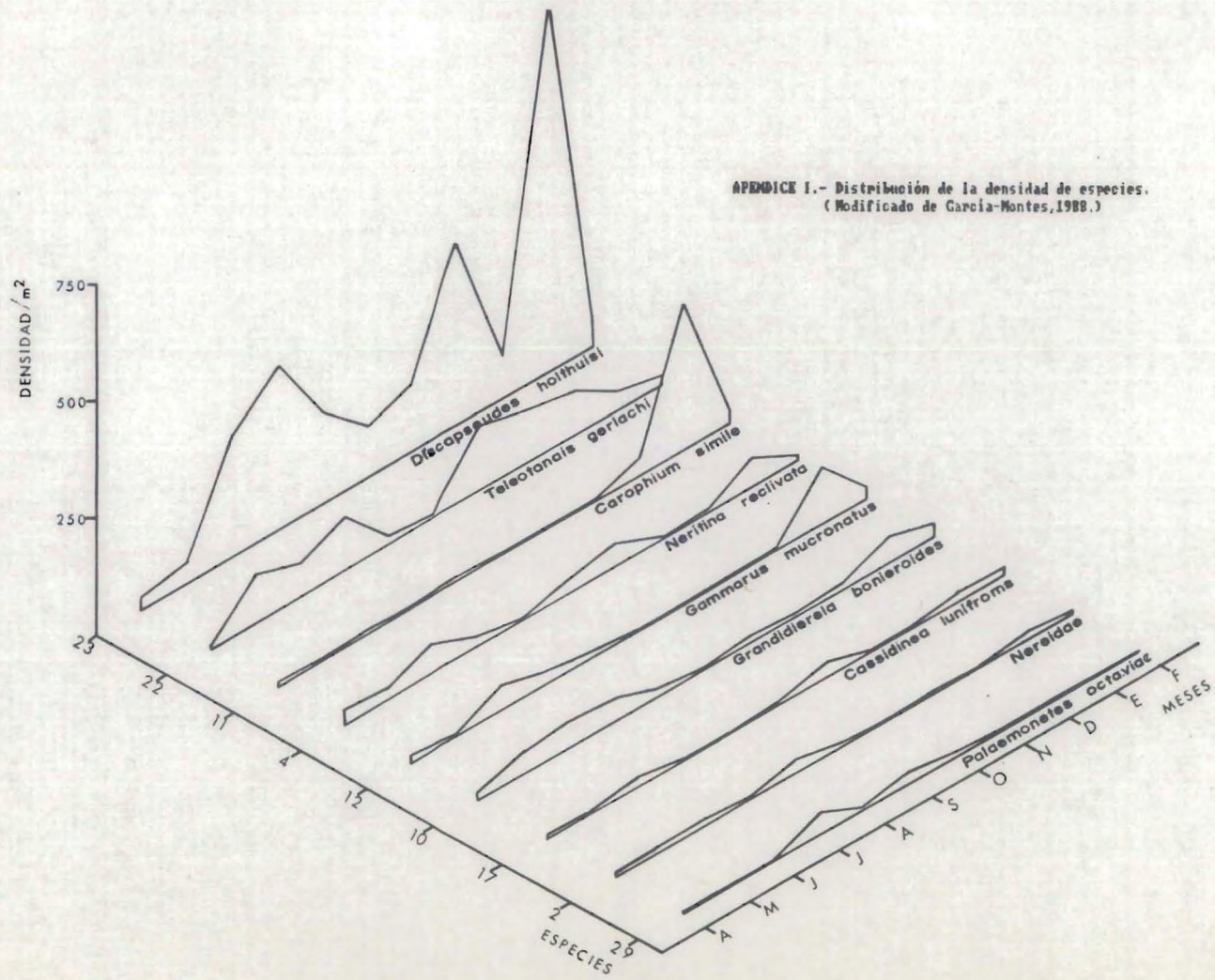
ZAR, J.H. 1974. Bioestatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc. New Jersey. pp 601

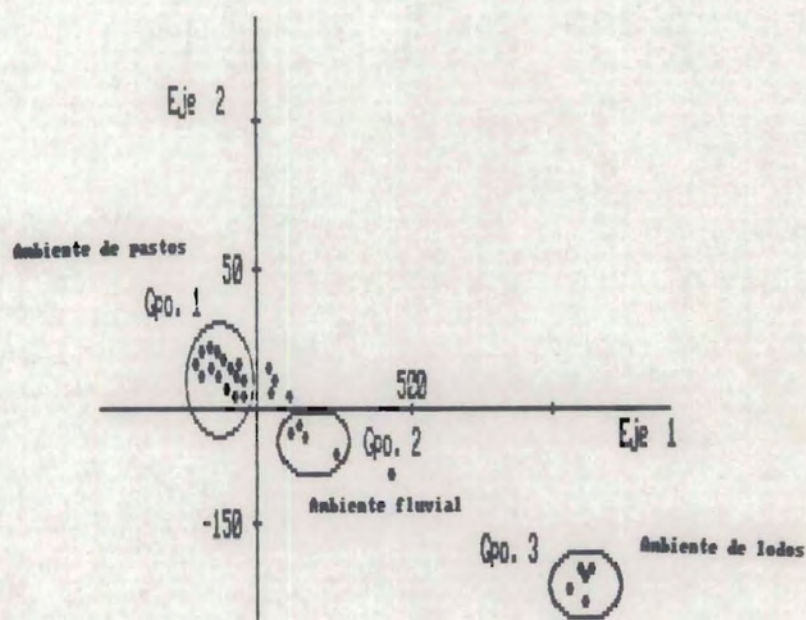


## APENDICES

---

APENDICE I.- Distribución de la densidad de especies.  
 (Modificado de García-Montes, 1988.)





**APENDICE II.-** Resultado preliminar del análisis de componentes principales. (Modif. de Soto et al., 1988)