

118
2e;

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

**PATRON DE ACTIVIDAD DIARIA DE ESTADIOS
INMADUROS DE Penaeus (Farfantepenaeus)
duorarum EN COMUNIDADES DE FANERO-
GAMAS ACUATICAS. LAGUNA DE
TERMINOS, CAMPECHE**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

ROSA DEL CARMEN MIER Y REYES

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

MEXICO D. F.

FEBRERO 1993



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

Resumen.....	1
Introducción.....	2
Area de estudio.....	4
Método.....	6
Resultados.....	9
Relación entre postlarvas y juveniles.....	9
Proporción en densidad.....	9
Proporción en biomasa.....	11
Contribución en densidad.....	12
Contribución en biomasa.....	13
Variación espacio-temporal.....	13
Densidad de postlarvas.....	14
Densidad de juveniles.....	15
Biomasa de postlarvas.....	17
Biomasa de juveniles.....	18
Tendencias de actividad porcentual.....	20
Indices de actividad diarios.....	20
Tendencias nocturnas.....	21
Patrón de actividad.....	22
Discusión.....	24
Composición de la captura.....	24
Factores que influyen en el patrón de actividad.....	26
Patrón e índices de actividad.....	27
Conclusiones.....	33
Literatura citada.....	35
Agradecimientos.....	44

RESUMEN

La variación diaria de la densidad y biomasa de postlarvas (LC<6mm) y juveniles (LC>6mm) de Penaeus duorarum, se analizó en las temporadas de secas, lluvias y nortes en dos localidades de Laguna de Términos, caracterizadas por presentar altas densidades de camarón rosado durante todo el año.

Isla Pájaros se consideró como una zona de inmigración temprana y emigración de P. duorarum hacia el ambiente de plataforma continental en tanto que El Cayo como zona de reclutamiento y establecimiento durante su fase inmadura. En ambas localidades los máximos valores de densidad y biomasa se obtuvieron en lluvias y nortes respectivamente. Las postlarvas fueron dominantes en número, a excepción de Isla Pájaros en nortes, y los juveniles dominantes en peso.

La influencia de la intensidad de luz como factor exógeno determinante de la actividad de los organismos fue significativa en postlarvas y juveniles. En las primeras las capturas nocturnas, crepusculares y diurnas contribuyeron con el 66%, 18% y 16% para densidad y con el 76%, 14% y 10% para biomasa respectivamente. En juveniles las capturas nocturnas contribuyeron con un promedio de 82.5%, la crepuscular con 14.5% y la diurna con 3% para ambos.

El patrón de actividad nocturno se definió máximo ($\bar{x}+2s^2$), medio ($\bar{x}+1s^2$) y mínimo ($\bar{x}-1s^2$, y $\bar{x}-2s^2$), en donde los máximos valores de actividad para ambos estadios se registraron en las primeras horas de la noche. Estos resultados indican la existencia de una repartición diaria intraespecífica, que se acentúa durante el periodo de obscuridad. En relación a ésta repartición diaria se plantea como hipótesis a resolver la existencia de una progresiva sensibilidad a la intensidad de luz e influencia de factores endógenos en P. duorarum de acuerdo a la talla.

INTRODUCCION

El camarón representa a nivel nacional un importante recurso pesquero por su alto valor alimenticio y comercial y por la fuente de empleos que genera a través de sus diversos procesos de comercialización.

La Laguna de Términos es una de las más extensas de la República, así como el más importante sistema-lagunar del sureste del Golfo de México (Yáñez-Arancibia et al, 1983). La interacción de este sistema estuarino con la Sonda de Campeche, en donde se capturan aproximadamente dos tercios de la producción camaronesa total en aguas mexicanas del Golfo de México y se registran las máximas capturas por unidad de esfuerzo de los camarones de importancia comercial (Sánchez y Soto, 1987) le confiere relevancia como zona de crianza y alimentación de diversas especies que ingresan a ella.

La marcada heterogeneidad ambiental en la laguna, permite el reclutamiento de poblaciones de crustáceos con elevadas densidades, principalmente en las áreas cubiertas por vegetación sumergida donde el número de microhabitats y nichos se encuentra diversificado por la presencia de hojas, tallos y rizomas que ofrecen mayor estabilidad, protección y disponibilidad de sustrato y alimento (Escobar, 1984) para el establecimiento, particularmente, de los estadios postlarvales y juveniles del género Penaeus a lo largo de todo el año (Sánchez y Soto, 1982; Alvarez, 1984).

Dentro de los componentes dominantes de la carcinofauna en Laguna de Términos se encuentran los estadios inmaduros de los camarones de las especies Penaeus duorarum y P. setiferus. El primero predomina en los ambientes de mayor influencia marina de la laguna caracterizado por la presencia de fanerógamas acuáticas y aguas meso-euhalinas, en tanto que el segundo, aunque coexiste espacialmente con el camarón rosado en la región norte, domina en el sector suroeste, caracterizado por aguas oligo-mesohalinas, y sedimentos con elevado porcentaje de materia orgánica provenientes de las descargas de los ríos (Sánchez y Soto, 1982; Aguilar, 1985; Gracia y Soto, 1986; Alvarez et al, 1987).

El estudio de las poblaciones de ambas especies de camarones en esta laguna se ha enfocado a analizar los patrones de inmigración (Arenas Mendieta and Yáñez-Martínez, 1981; Alarcón, 1986), la distribución relacionada a la heterogeneidad ambiental en escalas espacio-temporales que cubren amplios sectores del sistema en ciclos anuales (Sánchez y Soto, 1982; Aguilar, 1985; Gracia y Soto, 1986; Alvarez et al, 1987; García del Real, 1990), las fuentes de materia orgánica y relaciones tróficas (Raz-Guzmán y de la Lanza, 1991), y la selectividad y valor del habitat (Sánchez, 1992).

El análisis de las fluctuaciones diarias de los estadios inmaduros de los camarones forma parte de la información necesaria para estimar con exactitud la densidad de sus poblaciones. Así mismo permite efectuar planteamientos sobre la repartición de recursos en zonas de alta densidad e interacciones como la depredación.

La proporción y contribución porcentual así como los patrones de actividad diaria de los estadios inmaduros de Penaeus duorarum se analizaron a partir de la comparación de las fluctuaciones diarias y temporales de su densidad en número y en peso en condiciones de campo, entre y dentro de dos localidades caracterizadas por presentar elevadas densidades de camarones a través del año.

AREA DE ESTUDIO

Laguna de Términos se localiza adyacente a la Sonda de Campeche, entre los 91°15' y 91°51' longitud oeste y los 18°27' y 18°50' latitud norte. Presenta características típicas de sistema estuarino de barrera (Pritchard, 1967), con una superficie aproximada de 2500 km² y profundidad promedio de 3.5 m. El sistema se encuentra parcialmente separado del Golfo de México por Isla del Carmen consistente en una barrera arenosa formada por sedimentos calcáreos orgánicos de 38 km de largo y 2.5 km de ancho (Phleger y Ayala-Castañares, 1971) y comunicada con el mismo por Boca de Puerto Real al NE con un flujo neto de entrada, y por Boca del Carmen al NO con un flujo neto de salida (Fig. 1).

El sistema de marea predominante es de tipo mixto-diurno (Grivel-Piña y Arce, 1975) con una amplitud de 0.5 a 0.7 m. aproximadamente. Recibe aporte de agua dulce y materiales de origen terrestre principalmente de tres grandes ríos: Palizada, Chumpán y Candelaria, lo que aunado a los aportes de agua marina, la dominancia de vientos del este y a la época del año determinan los valores de salinidad, registrándose un gradiente general NE-SO-O (Phleger y Ayala-Castañares, 1971; Yáñez-Correa, 1971; Dressler, 1981).

Con base en la fuente de los sedimentos (Yáñez, 1963; Phleger y Ayala-Castañares, 1971; Yáñez-Arancibia y Day, 1982), parámetros hidrológicos (Signoret, 1974; Cruz-Orozco, 1980; Botello y Soto, 1981; Day y Yáñez-Arancibia, 1982) y resultados de δC_{13} (Botello y Soto, 1981; Raz-Guzmán, 1987), la laguna se divide en tres áreas:

a) al N-NE con sedimentos autóctonos de tipo calcáreo-arenoso con un alto porcentaje de CaCO₃, lo que sumado a los valores altos en salinidad y transparencia, reflejan la predominancia marina en este sector.

b) al S-SO con sedimentos alóctonos de naturaleza terrígena de consistencia limo-arcillosa con alto contenido de detritos provenientes de la descarga de los ríos, lo que refleja la influencia continental en esta área.

c) región central (zona de transición entre el ambiente marino y continental) con sedimentos areno-limo-arcillosos.

El clima es cálido-húmedo isotermal tipo AmW (García, 1973), sin alto patrón de variabilidad estacional (Yáñez-Arancibia y Day, 1982), con precipitación pluvial entre 1100-2000 mm anuales (Cruz Orozco et al, 1979) a partir del cual Day y Yáñez-Arancibia (1982) definen tres temporadas: Secas: de febrero a mayo, Lluvias: de junio a septiembre y Nortes: de octubre a enero. Aunque durante la temporada de nortes soplan vientos del NO en el

resto del año dominan las brisas marinas del NNE y ESE, lo que determina el patrón de circulación de la laguna con un fuerte flujo neto del este al oeste (Mancilla-Peraza y Vargas-Flores, 1980; Graham et al., 1981).

La vegetación costera emergente está compuesta en su mayoría por manglar y palmar. La vegetación sumergida se localiza principalmente en áreas con influencia marina, y está representada fundamentalmente por las especies de Thalassia testudinum, Halodule wrightii, Syringodium filiforme y macroalgas rodfitas.

Las localidades de El Cayo e Isla Pájaros se localizan en el sector norcentral y noreste de la laguna de Términos, en el área de marcada influencia marina con los valores menos negativos de δC_{13} (Raz-Guzmán, 1987) y mayor abundancia de vegetación sumergida. Comparten las siguientes características: aguas transparentes, someras de 1 m promedio, con aguas poli-euhalinas, mínimos valores en los parámetros de salinidad, temperatura y transparencia durante la época de nortes, medios en lluvias y máximos en secas (Yáñez-Arancibia et al., 1983), aunque estas fluctuaciones no son significativas (Alvarez, 1984; Raz-Guzmán, 1987). Ambas localidades presentan composición faunística, abundancia, frecuencia, diversidad y equitatividad semejantes a lo largo del ciclo anual (Escobar, 1984).

El Cayo ubicado en un área de acumulación biogénica presenta sedimentos con alto contenido orgánico y altos porcentajes de arenas y carbonatos (Cruz-Orozco, 1980) y bajo contenido de limo-arcillas, en tanto que en Isla Pájaros, se registran porcentajes bajos de arena y altos de limo-arcilla, carbonatos y materia orgánica. Con respecto a la vegetación, Thalassia testudinum se encuentra como especie dominante en El Cayo y asociada con Halodule wrightii en Isla Pájaros.

Información detallada sobre diversos aspectos de Laguna de Términos se encuentran en: Zarur (1961); Ayala-Castañares (1963); Yáñez (1963); Phleger y Ayala-Castañares (1971); Yáñez-Correa (1971); Signoret (1974); Grivel-Piña y Arce (1975); Cruz-Orozco et al. (1979); Vargas-Flores (1977); Vázquez-Botello (1978); Cruz-Orozco, (1980); Mancilla y Vargas (1980); Dressler (1981); Graham et al. (1981); Arenas y Yáñez-Martínez (1981); Sánchez y Soto (1982); Day y Yáñez-Arancibia (1982); Yáñez-Arancibia y Day (1982); Yáñez-Arancibia et al. (1983); Escobar (1984); Aguilar (1985); Fernández (1985); Alarcón (1986); Gracia y Soto (1986); Alvarez et al. (1987); Raz-Guzmán (1987); Gracia (1989); Gracia y Soto (1990); García del Real (1990); Lin (1991).

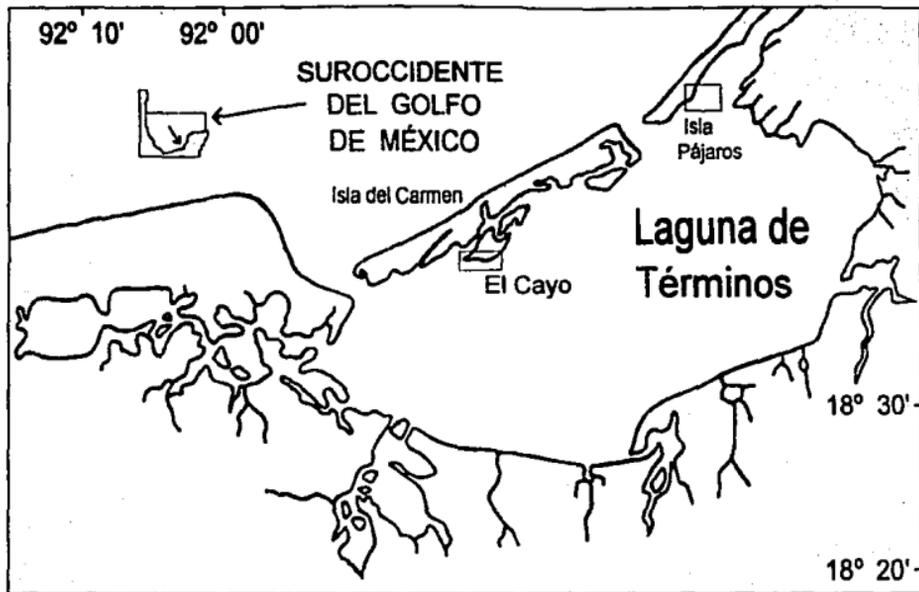


Figura 1. Area de estudio

METODO

El diseño observacional incluyó variaciones en espacio y en tiempo en dos escalas, una diaria y otra estacional.

En la selección de El Cayo e Isla Pájaro como localidades de muestreo se tomó en cuenta no sólo el que compartan condiciones ambientales similares (Sánchez y Soto, 1982; Yáñez-Arancibia et al, 1983; Raz-Guzmán, 1987) sino también el que, debido en parte a su abundante vegetación sumergida, ambas son consideradas áreas con una importante densidad de postlarvas y juveniles de P. duorarum a lo largo de todo el año (Sánchez y Soto, 1982; Alvarez, 1984; Gracia y Soto, 1986; García del Real, 1990).

El material biológico se obtuvo a partir de tres muestreos efectuados en cada localidad durante las temporadas de estiaje (marzo), lluvias (julio/agosto) y nortes (noviembre). Cada muestreo cubrió ciclos de 24 horas con intervalos de dos y cuatro horas durante el día y de dos horas durante la noche, lo que dió un total de 35 muestras en Isla Pájaros y de 31 en El Cayo. Las muestras fueron extraídas con una red de barra tipo Renfro (Renfro, 1962) de 1.8 m de ancho y 0.8 mm de luz de malla. Los arastres fueron lineales, perpendiculares a la costa, con un área de barrido de 90 m².

Diseño de registro de datos:

LOCALIDAD	EL CAYO	ISLA PAJAROS
	(ciclo de 24 hrs.)	(ciclo de 24 hrs.)
PERIODO	ILUMINACION	OBSCURIDAD
T		
E	SECAS	
M	LLUVIAS	
P.	NORTES	

Los periodos de iluminación y de obscuridad se definieron de acuerdo con los valores de luz obtenidos durante los muestreos mediante un irradiometro (Kahlsico modelo 268WA310), que a su vez fueron corroborados con información del banco de datos del Instituto de Geofísica, considerando los valores del ángulo zenital y la altura solar aparente en cada fecha y hora de muestreo.

Penaeus duorarum se identificó a partir de las características taxonómicas propuestas por Williams (1959) y Ringo y Zamora (1968) para postlarvas y por Pérez-Farfante (1970) para juveniles. La longitud cefalotorácica (LC) de los camarones se midió a partir de la inserción del pedúnculo ocular al margen medio posterior del caparazón, a partir de lo cual se dividieron en postlarvas (LC < 6mm) y juveniles (LC > 6mm), con base en la aparición de organos sexuales. Se obtuvo el peso húmedo por

muestra y estadio de desarrollo.

El Análisis de datos constó de tres fases:

1) Relación entre postlarvas y juveniles. La proporción de la densidad en número y peso entre postlarvas (pl/total de organismos) y juveniles (jv/total de organismos) se analizó gráficamente por localidad, temporada y ciclos de 24 hrs. Los datos fueron analizados estadísticamente con la prueba de Wilcoxon para muestras dependientes (Zar, 1974).

Para estimar la contribución por muestra de cada uno de los estadios se calcularon los valores porcentuales de postlarvas (pl/100% de pl) y de juveniles (jv/100% de jv). De esta manera se evitó el sesgo producido por la dominancia en número en el caso de las postlarvas y en peso en el caso de juveniles. Lo anterior se registró por localidad, temporada y ciclos de 24 hrs.

2) Variación espacio-temporal. A partir de la fase anterior se observó la necesidad de un análisis diferencial entre los estadios de desarrollo considerados. La variación espacio-temporal de las variables dependientes (densidad y biomasa) de postlarvas y de juveniles por separado se estimó mediante el análisis de las fuentes de variación consideradas (localidad, temporada, periodo, y sus efectos combinados) bajo un Análisis de Varianza (ANDEVA) para un modelo con estructura factorial (tres factores) y de efectos aleatorios:

$$Y = \mu + \alpha + \beta + \delta + \alpha\beta + \alpha\delta + \beta\delta + \alpha\beta\delta + E$$

donde:

Y = Variable continua

μ = Constante

α = Efecto de la localidad

β = Efecto de la temporada

δ = Efecto del periodo

E = Efecto de variables aleatorias no controladas y con la suposición de que $E \sim N_{ind}(\theta, \sigma^2)$.

Los datos fueron previamente transformados a logaritmo natural (ln) para homogeneizar las varianzas.

Las comparaciones múltiples entre promedios de densidad y biomasa de postlarvas y de juveniles se analizaron mediante la prueba de Student-Newman-Keuls (SNK) (Zar, 1974) y las categorías y sus efectos combinados fueron simbolizadas de la siguiente manera:

C = El Cayo, P = Isla Pájaros

S = Secas, L = Lluvias, N = Nortes

I = Iluminación, O = Oscuridad

Efectos Combinados (ej. PN=Pájaros-Nortes, CL=Cayo-Lluvias
CLI=Cayo-Lluvias-Iluminación, P8O=Pájaros-Secas-Oscuridad, etc.)

3) **Tendencias de actividad porcentual.** La actividad se cuantificó indirectamente a través de los valores de densidad y de biomasa y se definió de acuerdo a la presencia o ausencia de organismos en la columna de agua. El primer caso debido a un incremento en la actividad locomotora de los camarones que los hace más susceptibles a la captura de red y el segundo debido a los hábitos de enterramiento de éstos en el sustrato (Fuss y Ogren, 1966; Hughes, 1968; Reynolds y Casterlin, 1978; Dall et al., 1990).

Tomando en cuenta los promedios y desviaciones estandar de los valores de actividad en ciclos de 24 horas de las tres temporadas para cada localidad, se calcularon valores promedio y de desviación estándar anuales en densidad y en biomasa de postlarvas y juveniles cada dos horas del ciclo. Lo anterior se expresó como porcentajes del total de la actividad durante las 24 horas (Reynolds y Casterlin, 1978).

A partir de estos promedios anuales se calcularon índices de actividad (I.A.) promedio para el ciclo diario completo (I.A.= $100 \times \text{Ind} / 12$ muestreos), iluminación (I.A.= $100 \times \text{Ind. en ilum.} / 7$ muestreos diurnos), oscuridad (I.A.= $100 \times \text{Ind. en obsc.} / 5$ muestreos nocturnos) y máxima actividad en oscuridad. El periodo nocturno incluyó el intervalo de las 20:00 a las 04:00 hr, con lo cual se aseguró la ausencia de luz. El I.A. se calculó tanto para densidad en número como en peso.

A partir de los modelos lineales desarrollados en la fase anterior (variación espacio-temporal), se agruparon las asociaciones de valores nocturnos de densidad y biomasa de postlarvas y juveniles y se analizaron gráficamente para estimar tendencias de actividad nocturna porcentual.

Como una forma de cuantificar la variación de la actividad se propone en este trabajo el uso de los intervalos de confianza de la variación de los valores de densidad y de biomasa de postlarvas y de juveniles a una, dos y tres desviaciones estándar (s^2 , $2s^2$ y $3s^2$). A partir de los anterior se definieron patrones de actividad nocturna máxima ($\bar{X} + 2s^2$), media ($\bar{X} + s^2$) y mínima ($\bar{X} - s^2$, y $\bar{X} - 2s^2$).

RESULTADOS

Para ambas localidades de colecta se obtuvieron 66 muestreos, en los que la captura total de camarones peneidos fue de 11,876 organismos equivalente a un peso humedo de 2527 g, de los cuales Penaeus duorarum representó el 98% en densidad y 99% en biomasa, y P. setiferus, Xiphopenaeus kroveri y Sicyonia sp el restante. Debido a lo anterior los análisis se realizaron únicamente para el camarón rosado.

Relación entre postlarvas y juveniles.

Los valores de densidad y biomasa promedio anual de camarones (postlarvas y juveniles) de P. duorarum en Isla Pájaros fueron menores en densidad pero mayores en biomasa que los registrados en el El Cayo (Tabla 1).

TABLA 1

Valores de densidad y biomasa promedio anual de P. duorarum en las dos localidades de muestreo.

Isla Pájaros		El Cayo	
Ind./m ²	g/m ²	Ind./m ²	g/m ²
0.8	0.233	1.3	0.206

Proporción en densidad. En Isla Pájaros la captura total fue de 5169 organismos (44% de la captura total de las dos localidades) compuestos por 64% de postlarvas y 36% de juveniles.

En la temporada de secas se obtuvo el 40% de la captura anual en esta localidad (2067 camarones), de los cuales el 74% fueron postlarvas y el 26% juveniles. Las postlarvas contribuyeron durante el periodo de iluminación con un 95 a 100% de la densidad total de organismos, y de un 70 a 85% en el de obscuridad, a excepción de las 4:00 hr donde los juveniles (64%) fueron más abundantes que las postlarvas (Fig. 2a).

Durante lluvias se capturó el 42% de la captura anual (2178 camarones) representados por 72% de postlarvas y 28% de juveniles. Las primeras aportaron durante el periodo de iluminación de un 94 a 100% de la densidad total, a excepción de las 10:00 hr con un valor de 88%. Durante el periodo de obscuridad los valores de postlarvas fluctuaron entre 48 a 70%, con mínimos a las 22:00 hr (48%) y a las 04:00 hr (58%) (Fig. 2b).

En nortes la captura correspondió al 18% de la captura anual (924 ejemplares) de los cuales el 21% correspondió a postlarvas y el 79% a juveniles. En esta época a diferencia de las dos anteriores se registraron los mínimos porcentajes de postlarvas tanto en iluminación (0 a 38%) como en obscuridad (18 a 31%), con valores mayores de juveniles (Fig. 2c).

En las temporadas de secas y lluvias se capturaron las mayores densidades de camarones y ambas presentaron un patrón similar en cuanto al número de organismos (40 y 42% de la captura anual) y en la relación del porcentaje entre postlarvas (75%) y juveniles (25%). Durante el día las postlarvas mostraron en las dos temporadas porcentajes máximos (de 94 a 100%), con correspondientes mínimos de juveniles, en tanto que en la noche las densidades promedio de juveniles en lluvias fueron mayores a las de secas. En nortes el comportamiento fue distinto, con menor abundancia de organismos (18% de la captura anual) y porcentajes máximos de juveniles en ambas periodos.

En El Cayo la captura total fue de 6452 camarones (66% de la captura total de las dos localidades) representados por 75% de postlarvas y 25% de juveniles.

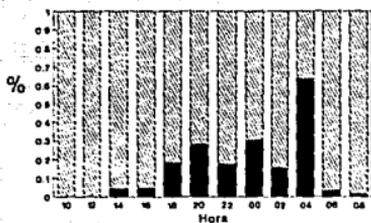
En la temporada de secas se obtuvo el 9% de la captura anual (563 organismos) de los cuales el 74% fueron postlarvas y el 26% juveniles. Las primeras contribuyeron durante el periodo de iluminación con el 100% de la densidad total de organismos. Durante la noche se obtuvieron densidades de 47 a 100%. A las 24:00 hr se observó el único valor en donde los juveniles (53%) fueron más abundantes que las postlarvas (Fig. 2a).

Durante lluvias se capturó el 56% de la captura anual (3595 camarones) representados por 81% de postlarvas y 19% de juveniles. Las primeras registraron porcentajes diurnos entre 90 y 97% a excepción de las 6:00 hr con 78%. En este caso no se registró ningún valor nocturno donde la densidad de los juveniles (de 22 a 18%) fuera mayor al de las postlarvas (78 a 82%) (Fig. 2b).

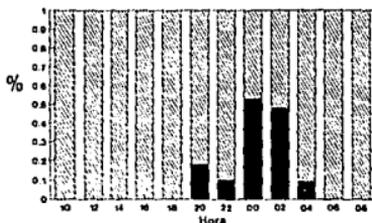
En la época de nortes la captura correspondió al 35% de la captura anual (2294 ejemplares) de los cuales el 66% correspondió a postlarvas y el 34% a juveniles. Las primeras registraron valores diurnos de 100 a 71% a las 10:00 y 14:00 hr y valores nocturnos de 57 a 70%. En los juveniles las densidades diurnas fueron de 0 y 29% y los nocturnos de 30 a 43% (Fig. 2c).

En El Cayo la proporción de juveniles (25%) fue menor que en Isla Pájaros (36%). En secas se capturó el menor número de organismos con juveniles ausentes durante el día. En nortes la abundancia tuvo un valor medio, en tanto que en lluvias se obtuvo la máxima abundancia.

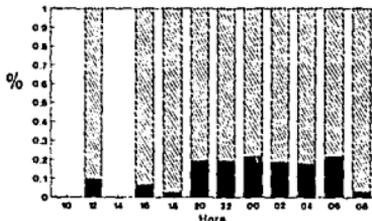
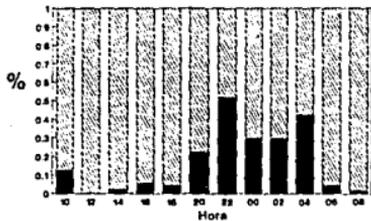
(a) ISLA PAJAROS



EL CAYO



(b)



(c)

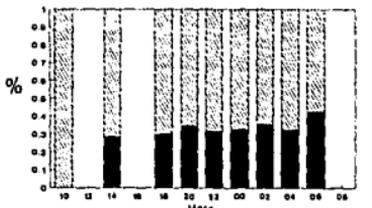
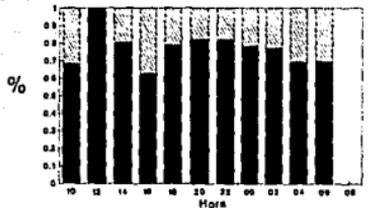


Fig 2. Relación porcentual de *P. duorarum* en densidad de postlarvas (Pl) y juveniles (Jv), en las tres estaciones: (a) Secas; (b) Lluvias, y (c) Nortes en las dos localidades

Postlarvas

Juveniles

Las capturas de postlarvas y juveniles en términos de densidad (Ind./m²) mostraron diferencias significativas (Wilcoxon, P<0.05), durante las tres temporadas de muestreo y en ambas localidades (Tabla 2).

Proporción en biomasa. En Isla Pájaros la captura total en peso fue de 1,457.635 g (58% de la captura total) representado por 5% de postlarvas y 95% de juveniles.

En la temporada de secas el peso total de organismos correspondió al 33% de la captura anual en esta localidad (476 g), del cual el 7% correspondió a postlarvas y el 93% a juveniles. Las primeras registraron porcentajes máximos solamente cuando los segundos estuvieron ausentes. El intervalo de porcentajes de juveniles fue más amplio en el día (0 a 85%) que durante la noche (78-100%), las mínimas densidades nocturnas de juveniles (78%) se observaron a las 20:00 y 24:00 hr (Fig. 3a).

Durante lluvias la biomasa total de camarones correspondió al 25% de la captura anual (365 g) del cual las postlarvas aportaron un 8% y los juveniles un 92%. Los últimos contribuyeron durante el periodo de iluminación con porcentajes de 42 a 68%, a excepción de un valor máximo a las 10:00 hr de 90%, y un mínimo de 0% a las 12:00 hr. Durante la noche los porcentajes de juveniles fueron de 92 a 94% (Fig. 3b).

En la época de nortes la biomasa total de organismos fue de 617 g (42% de la captura anual) de la cual las postlarvas aportaron un 1% y los juveniles un 99%. Las postlarvas registraron valores mínimos (< 5%) tanto diurnos como nocturnos, en tanto que en los juveniles se observaron porcentajes de hasta el 100% durante el día y de 98-99% en la noche (Fig. 3c).

Las temporadas de secas (476 g) y lluvias (365 g) presentaron un patrón similar en cuanto al peso de los organismos y el porcentaje de postlarvas (7 y 8%) y juveniles (93 y 92%), los últimos registraron máximos valores durante la noche tanto en secas (78 a 100%) como en lluvias (92 a 94%). En nortes el comportamiento fue distinto, con un valor de biomasa máximo, presentó un porcentaje mínimo de postlarvas (1%) y máximas proporciones diurnas y nocturnas de juveniles.

En El Cayo la captura total en peso fue de 1,066.711 g (42% de la captura total), constituido por 16% de postlarvas y 84% de juveniles.

En la temporada de secas la biomasa total de organismos fue de el 9% de la captura anual (90 g) de la cual el 2% correspondió a postlarvas y el 98% a juveniles. Las primeras registraron valores del 100% durante todo el periodo de iluminación y en el valor nocturno de las 6:00 hr, debido a la ausencia de juveniles. Estos

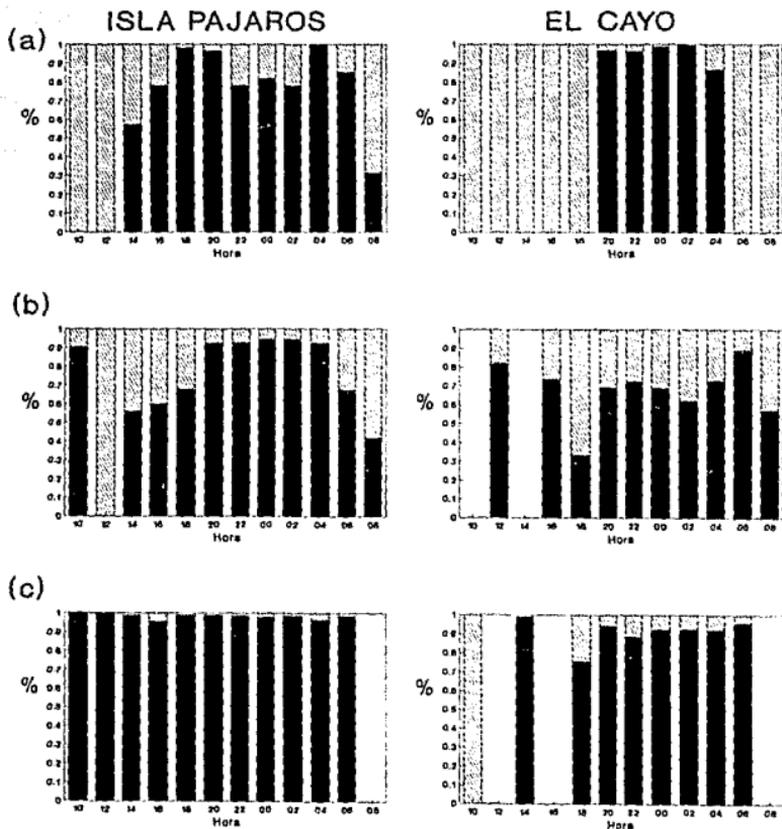


Fig. 3. Relación porcentual de *P. guineense* en biomasa de postlarvas (PI) y juveniles (Jv), en las tres estaciones: (a) Secas; (b) Lluvias, y (c) Nortes en las dos localidades.

■ Postlarvas

□ Juveniles

últimos registraron porcentajes del 87 al 99% durante el periodo nocturno de las 20:00 a las 04:00 hr (Fig. 3a).

Durante lluvias la biomasa total de camarones fue del 38% de la captura anual (409 g) de la cual las postlarvas contribuyeron con un 28% y los juveniles con un 72%. Tanto los porcentajes de las primeras (18-43%) como de los segundos (82 a 57%) se mantuvieron constantes durante ambos periodos, a excepción de las 18:00 y 6:00 hr donde hay una disminución y un aumento pronunciado de juveniles (Fig. 3b).

En la época de nortes la biomasa total de organismos fue del 53% de la captura anual (568 g) de la cual las postlarvas aportaron un 9% y los juveniles un 91%. Los últimos registraron porcentajes diurnos y nocturnos entre 89 a 99%, a excepción de las 10:00 y 18:00 hr con valores de 0% y 78% respectivamente (Fig. 3c).

La proporción en peso de postlarvas en relación al peso de los juveniles fue mayor en El Cayo (16%) que en Isla Pájaros (5%). La temporada de secas registró el mínimo valor de biomasa, y lluvias un intermedio con el máximo porcentaje registrado para postlarvas (28%) en relación a juveniles (72%). El máximo valor de biomasa se registro en nortes con máximos valores diurnos y nocturnos de juveniles.

Las capturas de postlarvas y juveniles en términos de biomasa (g/m²) mostraron diferencias significativas (Wilcoxon, P<0.05), durante las tres temporadas de muestreo y en ambas localidades (Tabla 2).

TABLA 2

localidad estadio	DENSIDAD Ind./m ²				BIOMASA gr/m ²			
	Isla Pájaros		El Cayo		Isla Pájaros		El Cayo	
	pl	jv	pl	jv	pl	jv	pl	jv
secas	1.41	0.5*	0.4	0.1*	0.033	0.407*	0.002	0.082*
lluvias	1.44	0.6*	3.2	0.7*	0.026	0.312*	0.128	0.327*
nortes	0.20	0.7*	1.9	1.0*	0.009	0.614*	0.061	0.640*

* diferencia significativa: Wilcoxon (p<0.05)

Contribución en densidad. La relación entre los valores de densidad por hora de muestreo de ambos estadios en las temporadas de secas y lluvias de Isla Pájaros no fueron en general directamente proporcionales, en tanto que en nortes y en las tres temporadas en El Cayo, la relación tendió a ser directamente proporcional (Fig. 4)

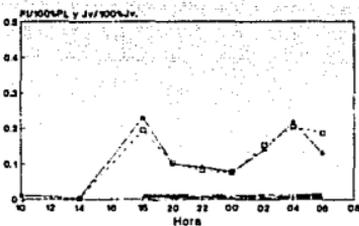
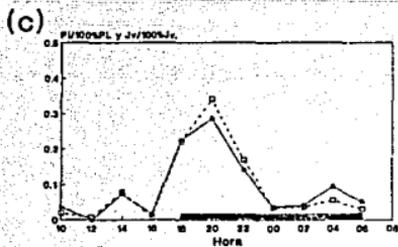
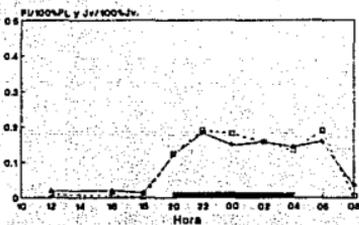
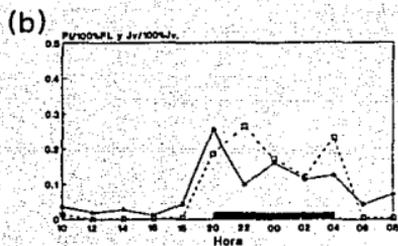
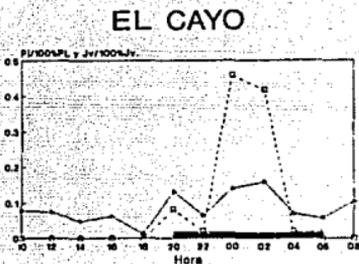
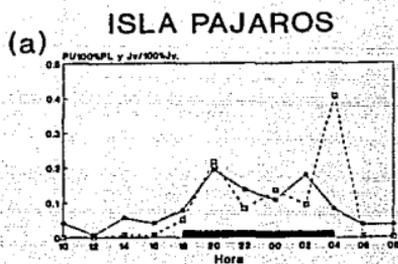


Fig. 4 Contribución porcentual de *P. duorarum* en densidad de postlarvas (PI/100%PI) y juveniles (Jv/100%Jv) en: (a) Secas (b) Lluvias y (c) Nortes en las dos localidades.

Postlarvas
 —●—●—●—

Juveniles
 -□-□-□-□-

En el ciclo diario los valores de densidad tendieron a presentar incrementos y decrementos alternados, los cuales fueron menos pronunciados en el día y más en la noche. Los valores nocturnos mínimos tendieron a ser mayores que los máximos diurnos (Fig. 4).

En ambas localidades, los máximos valores de densidad de postlarvas y juveniles se presentaron durante el periodo nocturno, a excepción de un valor a las 06:00 hr en Cayo-lluvias (Fig. 4b). En obscuridad las mayores contribuciones de juveniles en ambas localidades ocurrieron en su mayoría al comenzar y al finalizar este periodo, a excepción de El Cayo-secas (Fig. 4a) donde las mayores densidades se estimaron a las 23:30 y 01:30 hr. Las contribuciones nocturnas de las postlarvas presentaron una menor tendencia a agrupar máximos valores en los extremos del periodo de obscuridad.

Contribución en biomasa. A excepción de Isla Pájaros-secas (Fig. 5a) y El Cayo-nortes (Fig. 5c) la relación entre los valores de biomasa de ambos estadios tendió a ser directamente proporcional.

En el ciclo diario los valores de biomasa tendieron a presentar incrementos y decrementos alternados, los cuales fueron menos pronunciados en el día que en la noche. Los valores nocturnos mínimos tendieron a ser mayores que los máximos diurnos (Fig. 5).

En ambas localidades, los máximos valores de biomasa de postlarvas y juveniles se presentaron en el periodo nocturno, a excepción de un valor de juveniles en Cayo-lluvias a las 06:00 hr (Fig. 5b). A diferencia de las postlarvas las mayores contribuciones nocturnas de biomasa de juveniles en ambas localidades tendieron a presentarse en su mayoría al comienzo y al final del periodo de obscuridad, a excepción de El Cayo-secas (Fig. 5a) en donde las biomásas máximas se estimaron a las 23:30 y 01:30 hr.

Variación espacio-temporal.

Los análisis de varianza (ANDEVA) se desarrollaron con el siguiente modelo lineal en el SYSTAT (1985):

$$\text{Densidad ó Biomasa} = \text{constante} + \text{localidad} + \text{temporada} + \text{periodo} + \text{localidad} * \text{temporada} + \text{localidad} * \text{periodo} + \text{temporada} * \text{periodo} + \text{localidad} * \text{temporada} * \text{periodo}.$$

en donde las hipótesis nulas contemplan la igualdad de los promedios para cada fuente de variación y combinación entre ellas.

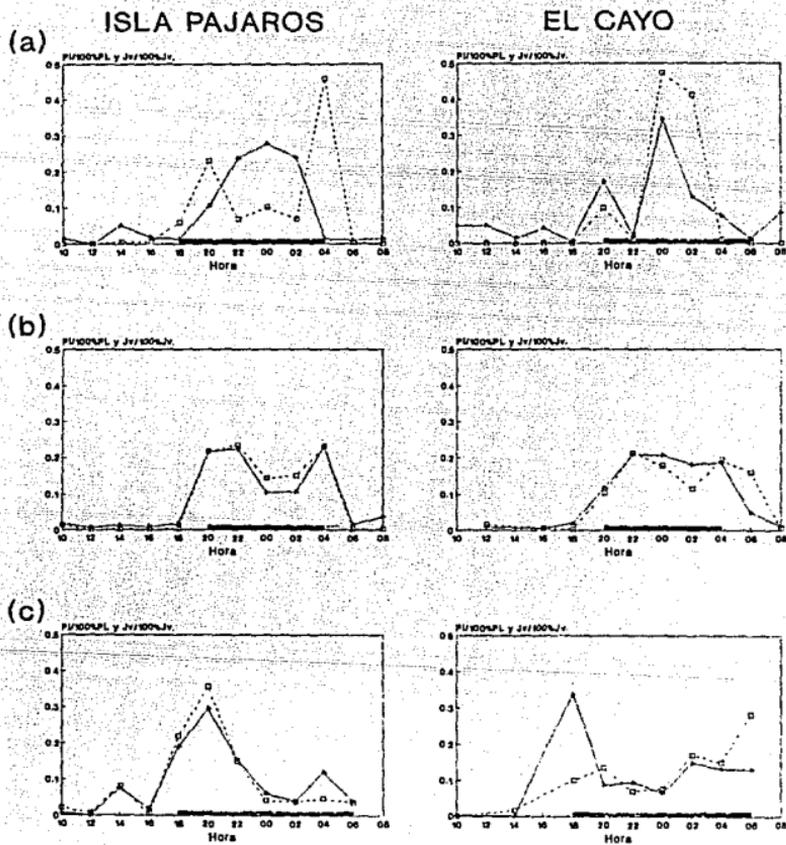


Fig. 5. Contribución porcentual de *P. duorarum* en biomasa de postlarvas (PI/100%PI) y juveniles (Jv/100%Jv) en: (a) Secas (b) Lluvias y (c) Nortes en las dos localidades.

Postlarvas

—●—●—●—●—

Juveniles

- - - □ - - - □ - - - □ - - - □

Densidad de postlarvas. Las tres fuentes de variación consideradas (localidad, temporada y periodo) así como sus efectos combinados, a excepción de localidad*periodo, presentaron diferencias altamente significativas en densidad de postlarvas (Tabla 3).

TABLE 3

Análisis de varianza de la densidad de postlarvas en las fuentes de variación consideradas y sus combinaciones.

Fuente de variación	F	P	SNK (P<0.05)
Localidad (Loc)	4.866	0.032 +	P < C
Temporada (Temp)	37.424	0.000 ++	S/N < L
Periodo (Perio)	92.855	0.000 ++	I < O
Loc*Temp	25.683	0.000 ++	PN/CS < PS/PL/CN < CL
Loc*Perio	2.134	0.150	PI/CI / PO / CO
Temp*Perio	5.463	0.007 ++	NI < SI < LI NO/SO < LO
Loc*Temp*Perio	9.636	0.000 ++	PNI/CNI/PNO/CSI < CSO/PLI/PSI/CLI < PSO/CNO/PLO < CLO

(+) Significativa

(++) Altamente significativa

En la localidad de El Cayo la densidad promedio de postlarvas (1.8 Ind/m²) fue significativamente mayor (Tabla 3) a la obtenida para Isla Pájaros (1.0 Ind/m²).

El valor de densidad promedio correspondiente a la temporada de lluvias fue significativamente mayor (2.3 Ind/m²), al de nortes (1.0 Ind/m²) y secas (0.9 Ind/m²), (Tabla 3). La densidad de postlarvas en lluvias fue más alta en ambas localidades (1.5/m² en Isla Pájaros y 3.2 Ind/m² en El Cayo), en tanto que las menores densidades se registraron en nortes (0.2 Ind/m²) para Isla Pájaros, y en secas (0.4 Ind/m²) para El Cayo.

La diferencia en densidad promedio de postlarvas durante el periodo de obscuridad (2.0 Ind/m²) fue significativamente mayor que el de iluminación (0.6 Ind/m²), (Tabla 3). La primera fue 3.3 veces mayor que la segunda.

La combinación de localidad*temporada agrupó, con valores mínimos

de densidad promedio, a PN (0.2 Ind/m²) y CS (0.4 Ind/m²). El segundo grupo incluyó a PS, PL y CN, con valores de 1.4/m² a 1.9 Ind/m² y por último el de CL con un valor de 3.2 Ind/m² (Tabla 3).

El efecto combinado de localidad*periodo, no fue significativamente diferente (Tabla 3) mostrando que la tendencia de valores menores durante la iluminación (0.5 a 0.8 Ind/m²) y mayores durante la obscuridad (1.6 a 2.5 Ind/m²) se mantiene en ambas localidades, con mayores densidades en El Cayo que en Isla Pájaros.

En la relación temporada*periodo se estimaron cinco grupos. Tres de densidades mínimas correspondientes al periodo de iluminación en las tres temporadas, NI (0.1 Ind/m²), SI (0.5 Ind/m²) y LI (1.0 Ind/m²) y dos con densidades máximas en obscuridad: NO-SO con densidad media de 1.3 Ind/m², y LO con una densidad máxima de 3.8 Ind/m² (Tabla 3).

De la combinación localidad*temporada*periodo se distinguieron cuatro grupos de densidades promedio de postlarvas (Tabla 3), dos con predominio de el periodo de iluminación y dos con predominio de obscuridad. El primero incluyó a PNI, CNI, PNO y CSI (de 0.1/m² a 0.3 Ind/m²) y el segundo a CSO, PLI, PSI y CLI (de 0.5/m² a 1.6 Ind/m²). el tercero comprendió a PSO, CNO, PLO (2.2/m², 2.4/m² y 2.6 Ind/m²) y el cuarto a CLO (4.9 Ind/m²).

El factor responsable de las agrupaciones de densidades de postlarvas en las fuentes de variación analizadas fue primordialmente la obscuridad, lo que se reflejó en la marcada tendencia a presentar valores mayores de densidades durante este periodo (Fig. 6a).

Densidad de juveniles. La densidad promedio sólo presentó variaciones altamente significativas asociadas a las fuentes de variación de temporada y periodo (Tabla 4). El valor de densidad en secas (0.3 Ind/m²) fue significativamente menor al de lluvias (0.7 Ind/m²) y nortes (0.8 Ind/m²) (Fig.6b). La densidad de juveniles en el periodo de obscuridad (1.0 Ind/m²) fue 10 veces mayor que en el de iluminación (0.1 Ind/m²).

TABLA 4

Análisis de varianza de la densidad de juveniles en las fuentes de variación consideradas y sus combinaciones.

Fuente de variación	F	P	SNK (P<0.05)
Localidad (Loc)	0.742	0.393	P / C
Temporada (Temp)	6.205	0.004 ++	S < L/N
Periodo (Perio)	76.835	0.000 ++	I < O
Loc*Temp	1.867	0.164	CS / PS/PL/PN<CL / CN
Loc*Perio	0.585	0.448	PI/CI / CO/PO
Temp*Perio	1.905	0.159	SI / LI/NI SO / NO/LO
Loc*Temp*Perio	2.749	0.073	CSI/CNI/PSI/PLI PNI/CLI/CSO / PSO/PNO CLO/CNO/PLO

(++) Altamente significativa

La densidad promedio de juveniles en las localidades fue similar con un valor de 0.6 Ind/m² en ambas (Tabla 4).

Los valores promedio de densidad calculados para la combinación localidad*temporada mostraron un valor mínimo en CS (0.1 Ind/m²), con valores progresivos en PS (0.5 Ind/m²), PL (0.6 Ind/m²), PN y CL (0.7 Ind/m²) y por último CN (1.0 Ind/m²). Ambas localidades siguieron una secuencia progresiva de densidad en relación a las temporadas de secas, lluvias y nortes (Tabla 4).

En la relación de localidad*periodo la iluminación presentó valores de densidad menores (PI= 0.07 Ind/m², CI= 0.1 Ind/m²) a los de obscuridad (CO= 0.9 Ind/2, PO= 1.1 Ind/m²), en ambas localidades (Tabla 4).

En el efecto combinado de temporada*periodo la iluminación registró densidades menores (SI= 0.009 Ind/m², LI y NI= 0.2 Ind/m²) a las de obscuridad (SO= 0.7 Ind/m², NO= 1.1 Ind/m² y LO 1.3 Ind/m²) con una tendencia ascendente de secas a nortes y lluvias (Tabla 4).

Los valores de densidad promedio de juveniles en el efecto múltiple de localidad*temporada*periodo tendieron a ser menores

durante la iluminación CSI, CNI, PSI y PLI (0.0 Ind/m²), PNI (0.2 Ind/m²), y CLI (0.3 Ind/m²) que en la oscuridad CSO (0.3 Ind/m²), PSO y PNO (1.0 Ind/m²), CLO y CNO (1.2 Ind/m²) y PLO (1.3 Ind/m²) (Tabla 4).

El factor responsable de las agrupaciones de densidades de juveniles en las fuentes de variación analizadas fue primordialmente la oscuridad, lo que se reflejó en la marcada tendencia a presentar valores mayores en la noche que durante el día (Fig 6b).

Biomasa de Postlarvas. El total de las fuentes de variación consideradas y sus efectos combinados presentaron diferencias de biomasa altamente significativas (Tabla 5).

TABLA 5

Análisis de varianza de la biomasa de postlarvas en las fuentes de variación consideradas y sus combinaciones.

Fuente de variación	F	P	SNK (P<0.05)
Localidad (Loc)	20.802	0.000 ++	P < C
Temporada (Temp)	33.432	0.000 ++	S < N < L
Periodo (Perio)	90.661	0.000 ++	I < O
Loc*Temp	32.105	0.000 ++	CS/PN < PL/PS/CN < CL
Loc*Perio	15.614	0.000 ++	PI/CI < PO < CO
Temp*Perio	21.139	0.000 ++	NI/SI/LI < SO < NO < LO
Loc*Temp*Perio	19.954	0.000 ++	CNI/CSI/PNI/CSO/PLI/PSI /PNO/CLI < PLO/PSO/CNO < CLO

(++) Altamente significativa

La biomasa promedio de postlarvas en El Cayo (0.06 g/m²) fue significativamente mayor a la de Isla Pájaros (0.023 g/m²), (Tabla 5).

Los valores de biomasa promedio en las temporadas de secas (0.018 g/m²), nortes (0.035 g/m²) y lluvias (0.077 g/m²), fueron significativamente distintos. La biomasa promedio durante el periodo de iluminación (0.007 g/m²) fue 9.6 veces menor a la de oscuridad (0.067 g/m²), (Tabla 5).

En la relación localidad*temporada se estimaron tres bloques. El primero con valores mínimos incluyó a CS y PN (0.002 y 0.009 g/m²), el segundo con valores medios a PL-PS-CN (0.026, 0.033 y 0.061 g/m²) y el tercero con valores máximos a CL (0.128 g/m²), (Tabla 5).

La combinación localidad*periodo incluyó tres grupos, el primero con valores mínimos (PI= 0.005 g/m² y CI= 0.009 g/m²) estuvo integrado por los periodos de iluminación de ambas localidades, y el segundo (PO= 0.042 g/m²) y tercer valor (CO= 0.104 g/m²) correspondieron al periodo de obscuridad (Tabla 5).

En el efecto combinado de temporada*periodo los mínimos valores de biomasa de postlarvas (NI= 0.002 g/m², SI= 0.004 g/m², LI= 0.015 g/m²), correspondieron al periodo de iluminación de las tres temporadas y los valores medios (SO=0.03 g/m² y NO= 0.046 g/m²) y máximos (LO= 0.143 g/m²) al periodo de obscuridad (Tabla 5).

El efecto múltiple de localidad*temporada*periodo registró tres agrupaciones. La primera de menor valor (de 0.001 g/m² a 0.025 g/m²) incluyó a todas las opciones de iluminación (CNI, CSI, PNI, PLI, PSI, CLI) y sólo a dos de obscuridad (CSO y PNO); la segunda de valor intermedio comprendió a los valores de obscuridad de PLO (0.055 g/m²), PSO (0.058 g/m²) y CNO (0.078 g/m²), y por último la de mayor valor incluyó a CLO (0.231 g/m²), (Tabla 5).

El factor responsable de las agrupaciones de biomasa de postlarvas en las fuentes de variación analizadas fue primordialmente la obscuridad, lo que se reflejó en la marcada tendencia a presentar valores mayores en la noche que durante el día (Fig. 7a).

Biomasa de juveniles. La biomasa de juveniles sólo presentó una variación altamente significativa asociada a la fuente de variación de periodo (Tabla 6). El valor de obscuridad (0.649 g/m²) fue 9.8 veces mayor que el de iluminación (0.066 g/m²).

TABLA 6

Análisis de varianza de la biomasa de juveniles en las fuentes de variación consideradas y sus combinaciones.

Fuente de variación	F	P	SNK (P<0.05)
Localidad (Loc)	2.476	0.121	C / P
Temporada (Temp)	2.954	0.061	S/L / N
Periodo (Perio)	52.847	0.000 ++	I < O
Loc*Temp	1.236	0.299	CS / PL/CL/PS / PN/CN
Loc*Perio	1.860	0.178	CI / PI / CO / PO
Temp*Perio	0.512	0.602	SI / LI / NI SO / LO / NO
Loc*Temp*Perio	1.787	0.177	CSI / PLI / PSI / CNI CLI / CSO / PNI CLO/PLO / PSO/CNO/PNO

(++) Altamente significativa

La biomasa promedio de juveniles en las localidades fue mayor (0.444 g/m²) en Isla Pájaros que en El Cayo (0.35 g/m²), (Tabla 6).

Los valores promedio de la biomasa registraron valores estacionales similares en secas (0.245 g/m²) y lluvias (0.320 g/m²) y un valor mayor en nortes (0.627 g/m²), (Tabla 6).

En la combinación de localidad*temporada se estimó un valor mínimo en CS (0.082 g/m²), tres intermedios similares en PL, CL y PS (0.312, 0.327 y 407 g/m² respectivamente) y dos mayores para PN (0.614 g/m²) y CN (0.640 g/m²). Estos valores demuestran una secuencia progresiva de biomasa de juveniles durante las temporadas de secas, lluvias y nortes para El Cayo y de lluvias, secas y nortes para Isla Pájaros (Tabla 6).

En la relación de localidad*periodo se registraron valores menores en el periodo de iluminación (CI= 0.058 g/m², PI= 0.073 g/m²) y mayores en el de oscuridad (CO=0.5 g/m², PO= 0.797 g/m²). En ambos casos Isla Pájaros reportó mayores biomasa de juveniles (Tabla 6).

Los valores promedio de biomasa de juveniles para la combinación de temporada*periodo registraron tendencia a asociar valores

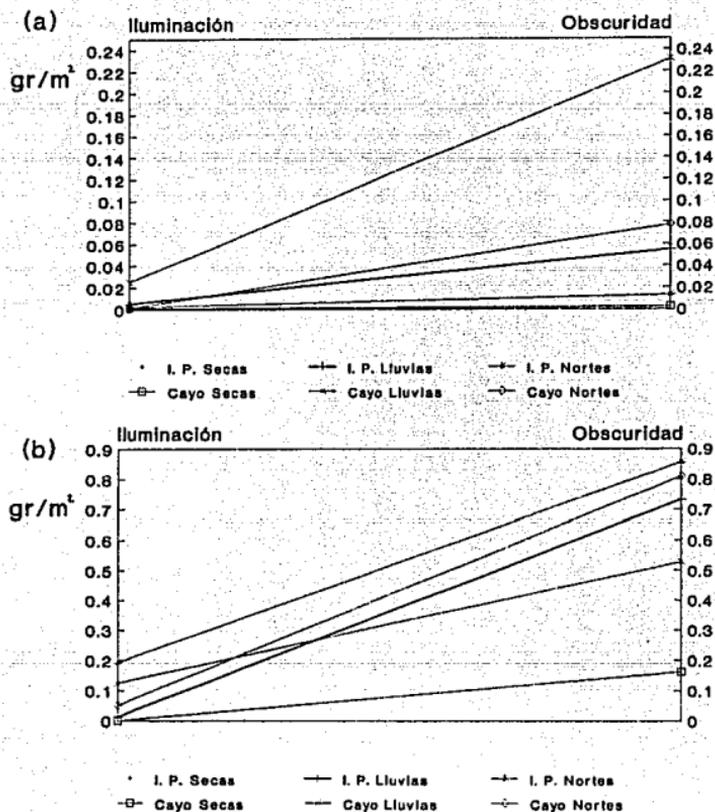


Fig. 7. Variación diaria de la biomasa promedio de (a) postlarvas y (b) juveniles de P. duorarum

menores al periodo de iluminación (SI= 0.007 g/m², LI= 0.069 g/m² y NI= 0.121 g/m²) y mayores al de oscuridad (SO= 0.483 g/m², LO= 0.630 g/m² y NO=0.833 g/m²), en ambos casos se observó una secuencia ascendente de secas a lluvias a nortes (Tabla 6).

El efecto múltiple de localidad*temporada*periodo presentó tendencia a formar cuatro grupos, el primero correspondiente al periodo de iluminación con valores menores: CSI (0 g/m²), PLI (0.0125 g/m²), PSI (0.013 g/m²), CNI (0.050 g/m²), el segundo con valores medios (diurnos y nocturnos) CLI (0.125 g/m²), CSO (0.163 g/m²) y PNI (0.192 g/m²), y el tercero: CLO (0.528 g/m²), PLO (0.732 g/m²) y cuarto: PSO (0.803 g/m²), CNO (0.809 g/m²), PNO 0.856 g/m² con valores mayores exclusivamente nocturnos (Tabla 6).

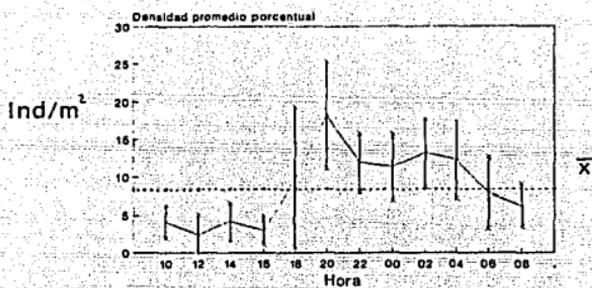
El factor responsable de las agrupaciones de biomasa de juveniles en las fuentes de variación analizadas fue la oscuridad, lo que se reflejó en la marcada tendencia a presentar valores mayores en la noche que durante el día. La biomasa en Isla Pájaros tanto en iluminación como en oscuridad fue mayor a la registrada en El Cayo (Fig.7b).

3) Tendencias de actividad porcentual.

Indices de actividad diarios. Los mínimos valores porcentuales de actividad en densidad de postlarvas se registraron durante el periodo diurno. A partir de las 18:00 se observó un aumento que continuó durante toda la noche y alcanzó su valor máximo a las 20:00 hr (18%), disminuyendo nuevamente conforme se acercó el amanecer. Los valores de actividad mostraron una amplia varianza (Fig 8a), siendo mayores los de las horas cercanas al anochecer. El indice de actividad nocturno (13.3% hr) fue 0.6 veces mayor que el promedio diario (8.3% hr) y más de el doble que el diurno (5.4% hr) (Tabla 7). La captura nocturna contribuyó con el 66%, la crepuscular con 18% y la diurna con 16%.

En biomasa de postlarvas (Fig 8b) los mínimos valores de actividad se registraron también durante el día. A partir de las 18:00 hr esta actividad comenzó a incrementarse manteniendo valores nocturnos similares, presentando valores máximos a las 24:00 (17.7%) y 20:00 hr (16.5). De las 4:00 a las 6:00 se observó un descenso pronunciado, a partir del cual se estimaron nuevamente valores mínimos. Los valores de actividad mostraron una amplia varianza, principalmente al comenzar a anochecer (18:00 hr). El indice de actividad nocturno (15.3% hr) fue 0.84 veces mayor que el promedio diario (8.3% hr) y fue más de cuatro veces mayor que el diurno (3.7% hr) (Tabla 7). La captura nocturna contribuyó con el 76%, la crepuscular con 14% y la diurna con 10%.

(a)



(b)

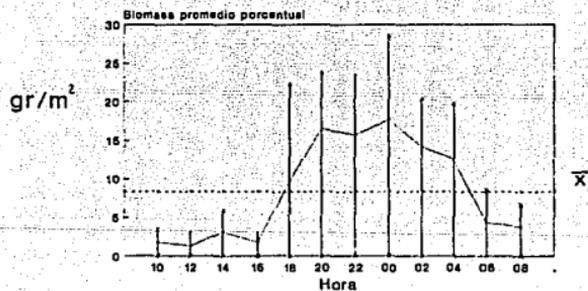
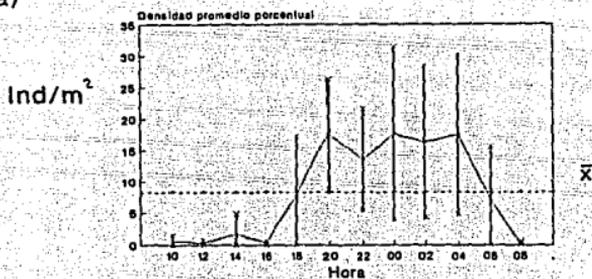


Fig. 8. Indices de actividad promedio anual de postlarvas en (a) densidad y (b) biomasa

\bar{X} = promedio de las seis estaciones en las dos localidades.

(a)



(b)

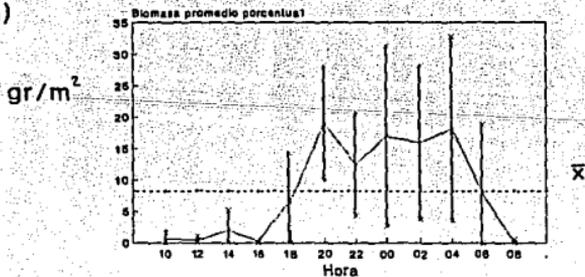


Fig. 9. Indices de actividad promedio anual de juveniles en (a) densidad y (b) biomasa

\bar{X} = promedio de las seis estaciones en las dos localidades.

En juveniles el patron de actividad en densidad (Fig 9a) y en biomasa (Fig 9b) fue similar, con mínimos valores durante el período de iluminación. A partir de las 18:00 hr los valores se incrementaron, presentando máximos nocturnos de las 20:00 a las 04:00 hr y comenzando a descender nuevamente a partir de las 06:00 hr, con mínimos a las 08:00 hr. Los valores de actividad mostraron una amplia varianza, durante todo el periodo nocturno.

En ambos valores de densidad y biomasa de juveniles el índice de actividad nocturno (16.5% hr) fue casi el doble que el promedio diario (8.3% hr) y más de seis veces mayor que el diurno (2.6% hr). En densidad los mayores índices de actividad ocurrieron a las 20, 24 y 04:00 hr con un promedio de 17.7% hr, y en biomasa al principio (20:00 hr) y final (04:00 hr) de el periodo de oscuridad con promedio de 18.5% hr (Tabla 7). Las capturas nocturnas contribuyeron con un promedio de 82%, la crepuscular con 15% y la diurna con 3% para ambos.

Tabla 7. Indices de actividad.

	postlarvas		juveniles	
	Ind/m ²	gr/m ²	Ind/m ²	gr/m ²
Iluminación	5.4	3.7	2.6	2.6
Oscuridad	13.3	15.3	16.5	16.5
Prom. Diario	8.3			
	20 y 02 hr	20 y 00 hr	20, 24 y 04 hr	20 y 04 hr
Máxima				
Actividad	18% 13%	16.5% 17.7%	18% 18% 17%	19% 18.1%
Prom.Max.Act.	15.5%	17.1%	17.7%	18.5%

Tendencias nocturnas. Los valores de densidad de postlarvas en el periodo de oscuridad mostraron un patrón bimodal con cuatro tendencias. En PNO (Fig 10a) se observó un máximo pronunciado al principio del periodo (20:00 hr) y uno secundario al final (04:00 hr). En CSO (Fig 10b) los mayores porcentajes fueron a la mitad del periodo (24:00 y 02:00 hr) con mínimos al final, aunque se presentó otro máximo al principio del periodo (20:00). En PSO-CNO-PLO (Fig 10c) se observó un valor máximo al principio del periodo (20:00) y otro en el intervalo 02:00-04:00 hr. Finalmente en CLO (Fig 10d) el máximo porcentaje se recorrió a las 22:00 hr, con un valor secundario a las 02:00 hr. A partir de lo anterior se observa que las mayores densidades de postlarvas tendieron a presentarse al principio y a la mitad del periodo nocturno, con máximos de mayor magnitud en el primero.

Los valores de postlarvas en biomasa mostraron tres tendencias en el periodo de oscuridad: en CSO-PNO (Fig 11a) el patrón fue bimodal con valores máximos similares al principio (20:00) y mitad (24:00 hr) del periodo. En PLO-PSO-CNO (Fig 11b) el patrón fue trimodal con máximos durante los primeros dos tercios (18:00-02:00 hr) del periodo, y en CLO (Fig 11c) el patrón fue unimodal con porcentajes máximos en el segundo tercio (22:00-24:00 hr), y valores medios en el último tercio (02:00-04:00 hr) del periodo nocturno. De esta manera se observa que los mayores valores de biomasa de postlarvas tendieron a concentrarse al igual que los de densidad, en los dos primeros tercios del periodo nocturno, pero en este caso con máximos de mayor magnitud en el segundo.

Los valores de juveniles en densidad en el periodo de oscuridad mostraron tres tendencias. En CSO (Fig 12a) el patrón fue unimodal con valores máximos a la mitad del periodo (24:00 y 02:00 hr). En PSO-PNO (Fig 12b) el patrón fue bimodal con un máximo primario al principio (20:00) y otro secundario al final (04:00 hr) y por último en CLO-CNO-PLO (Fig 12c) el patrón fue trimodal (18:00, 22:00, 04:00 hr) con el valor máximo al final del periodo nocturno. De lo anterior se observa que los juveniles mostraron patrones trimodales de actividad con densidades máximas tanto al principio, a la mitad y al final del periodo nocturno.

Los valores de juveniles en biomasa en el periodo de oscuridad mostraron tres tendencias. En CSO (Fig 13a) el patrón fue unimodal con un incremento pequeño a las 20:00 hr, valores máximos a la mitad del periodo nocturno (24:00-02:00 hr) y mínimos al final de éste (04:00-06:00). En CLO-PLO (Fig 13b) el patrón fue bimodal con un valor primario máximo a las 22:00 y uno secundario a las 04:00 hr y por último en PSO-CNO-PNO (Fig 13c) el patrón fue nuevamente bimodal con un máximo primario a las 20:00 hr y uno secundario a las 04:00 hr. En este caso los valores de máxima actividad se presentaron durante todo el periodo nocturno, con una mínima tendencia a registrar máximos al principio (20:00 hr) y al final (04:00 hr).

Patrón de actividad. Los máximos valores (Fig 14a) de actividad de postlarvas en densidad se registraron durante las primeras horas (18:00-22:00 hr) y a la mitad de la noche (02:00 hr), actividad media (Fig 14b) en los primeros dos tercios (18:00-02:00 hr) y mínima (Fig 14c y 14d) principalmente en las horas cercanas al amanecer (04:00-06:00 hr). En tanto que la actividad de postlarvas en biomasa registró únicamente valores medios de actividad distribuidos durante la mayor parte de la noche, principalmente en el segundo tercio de ésta (Fig 15a), y valores mínimos pronunciados (Fig 15b y 15c) a partir de las 02:00 hr.

La máxima actividad (Fig 16a) en densidad de juveniles se observó al principio (20:00 hr) y a la mitad de la noche (24:00-02:00 hr), y actividad media (Fig 16b) en el primer (18:00 y 22:00 hr)

y último tercio (04:00 hr). En tanto que en biomasa la actividad máxima (Fig 17a) ocurrió durante la mitad del periodo nocturno (22:00-02:00 hr) y la actividad media (Fig 17b) al principio y al final de éste (20:00 y 04:00 hr). Los valores mínimos de actividad intercalados durante toda la noche tanto en densidad (Fig 16c) como en biomasa (Fig 17c y 17d) muestran la amplia varianza en la actividad.

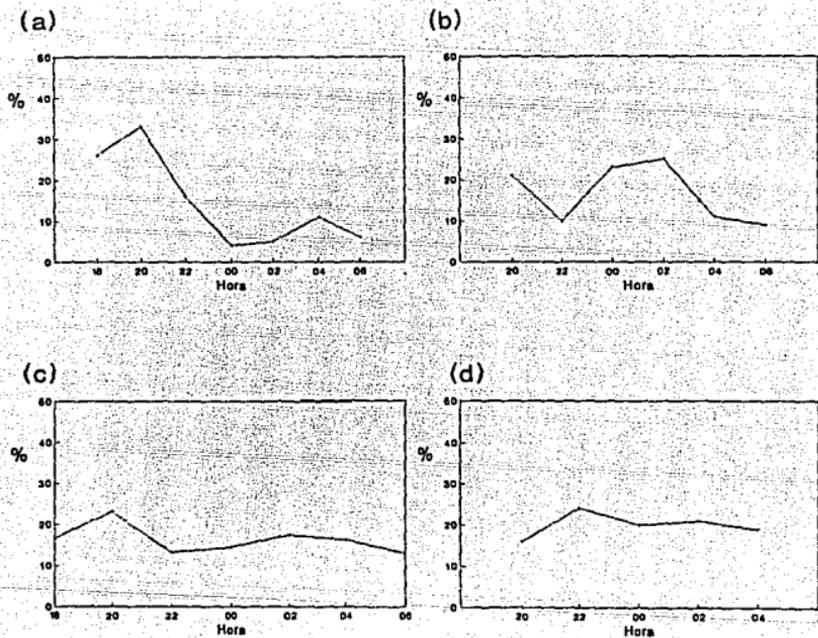
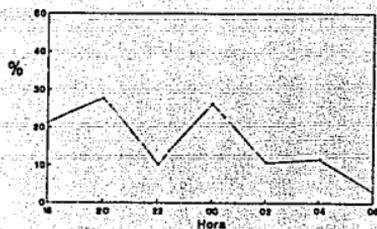
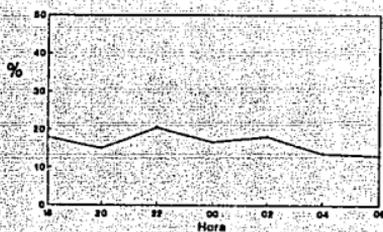


Fig. 10. Tendencias porcentuales de actividad nocturna de la densidad de postlarvas en: (a) Isla Pájaros-Norte; (b) El Cayo-Secas; (c) Isla Pájaros-Secas, El Cayo-Nortes, Isla Pájaros-Lluvias; y (d) El Cayo-Lluvias

(a)



(b)



(c)

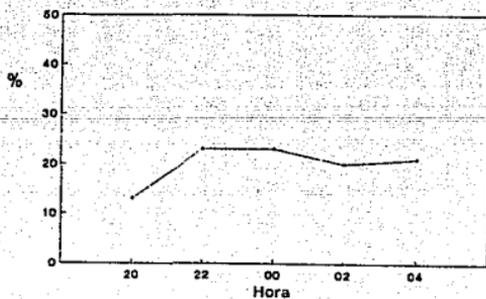


Fig 11. Tendencias porcentuales de actividad nocturna de la biomasa de postlarvas en: (a) Cayo-Secas, I. Pájaros-Nortes; (b) I. Pájaros-Lluvias, I. Pájaros-Secas, Cayo-Nortes; y (c) Cayo-Lluvias.

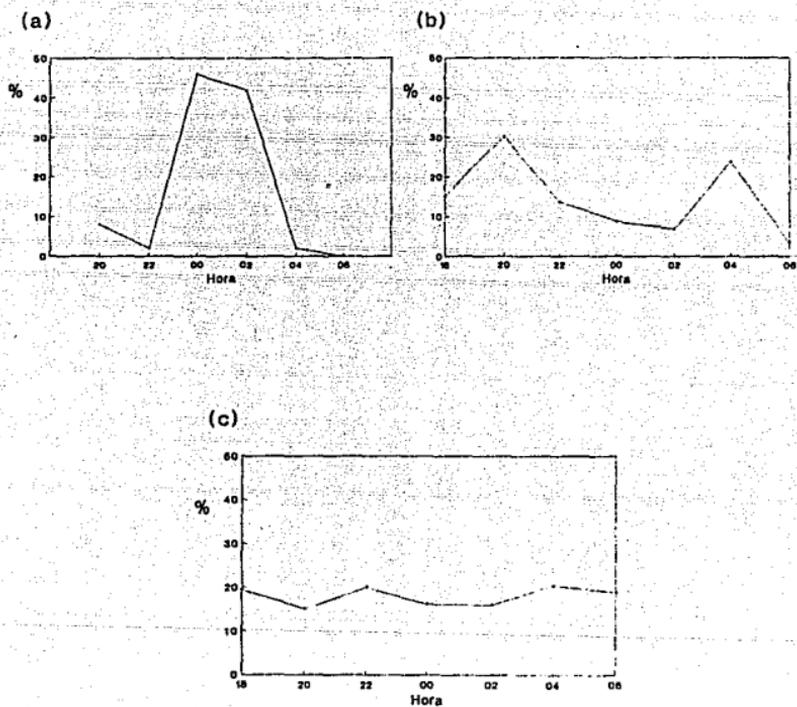
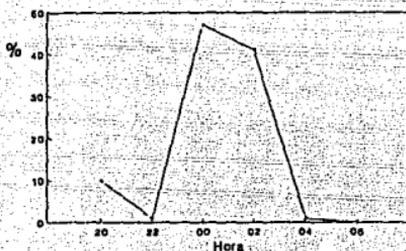
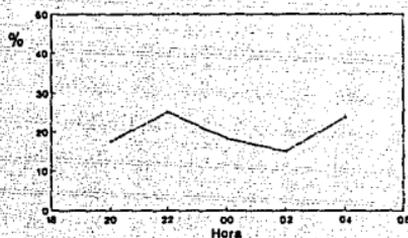


Fig. 12. Tendencias porcentuales de actividad nocturna de la densidad de juveniles en: (a) Cayo-Secas; (b) I. Pájaros-Secas, I. Pájaros-Nortes; y (c) Cayo-Lluvias, I. Pájaros-Lluvias, Cayo-Nortes.

(a)



(b)



(c)

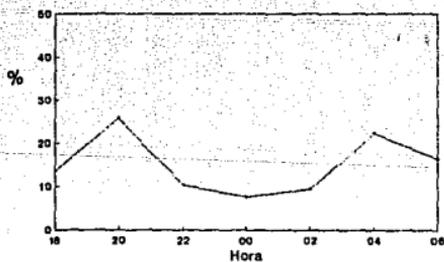
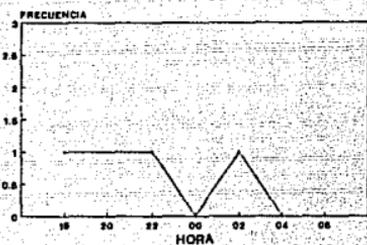
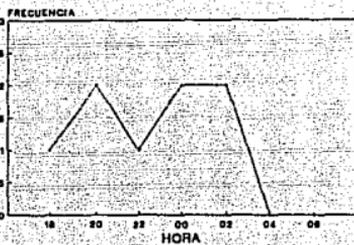


Fig 13. Tendencias porcentuales de actividad nocturna de la biomasa de juveniles en: (a) Cayo-Secas; (b) Cayo-Lluvias, I. Pájaros-Lluvias; y (c) I. Pájaros-Secas, Cayo-Nortes, I. Pájaros-Nortes

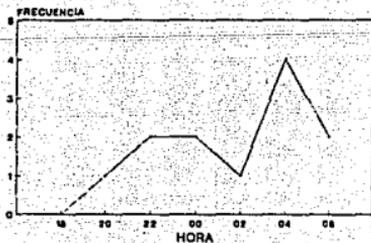
(a)



(b)



(c)



(d)

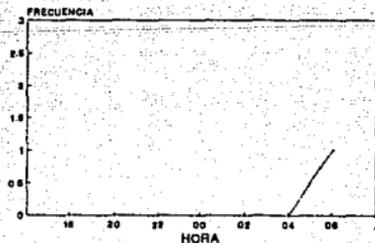
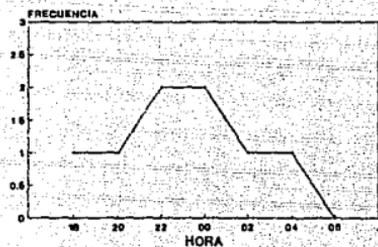
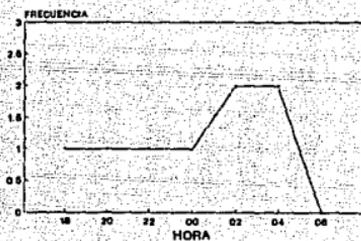


Fig 14. Patrón de actividad en densidad de postlarvas.
Actividad: (a) máxima ($\bar{x}+2s$); (b) media ($\bar{x}+s$);
y mínima (c) ($\bar{x}-s$) y (d) ($\bar{x}-2s$)

(a)



(b)



(c)

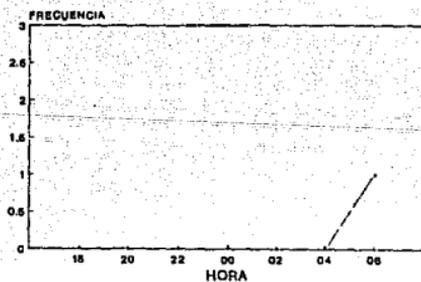
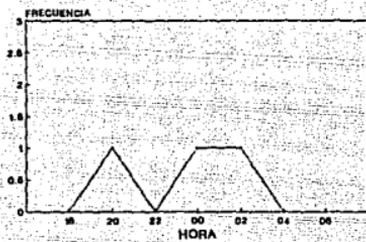
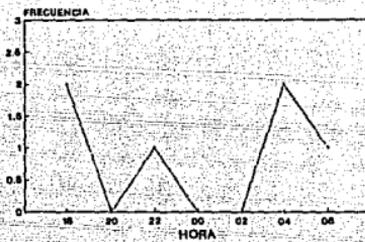


Fig 15. Patrón de actividad en biomasa de postlarvas.
Actividad: (a) media ($\bar{x}+\hat{s}$); y mínima (b) ($\bar{x}-\hat{s}$) y (c) ($\bar{x}-2\hat{s}$)

(a)



(b)



(c)

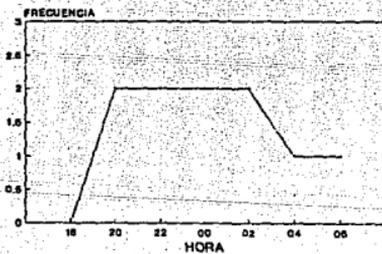
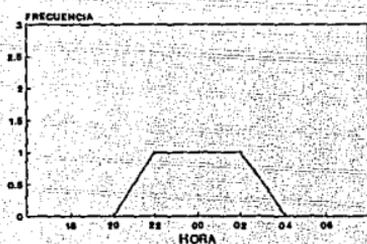
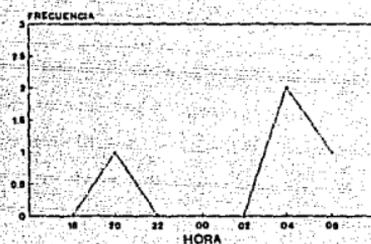


Fig 16. Patrón de actividad en densidad de juveniles.
Actividad: (a) máxima ($\bar{x}+2s$); (b) media ($\bar{x}+s$);
y (c) mínima ($\bar{x}-s$)

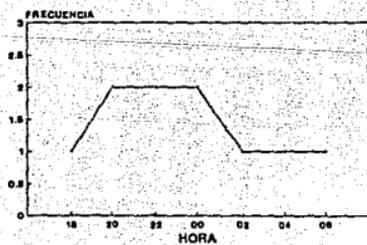
(a)



(b)



(c)



(d)

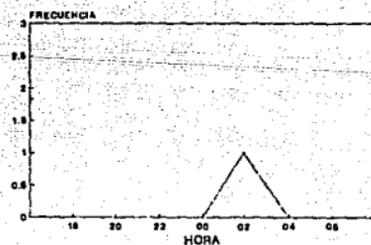


Fig 17. Patrón de actividad en biomasa de juveniles.
Actividad: (a) máxima ($\bar{x}+2s$); (b) media ($\bar{x}+s$); y mínima
(c) ($\bar{x}-s$) y (d) ($\bar{x}-2s$)

DIBCUSION.

Composición de la captura. La predominancia de el camarón rosado (P. duorarum) en densidad y biomasa (98 y 99% respectivamente) sobre el blanco (P. setiferus) y la ausencia del camarón café (P. aztecus) en ambas localidades, se atribuye a su distribución en la plataforma continental y dentro del sistema estuarino. En la primera las máximas concentraciones de P. setiferus y P. aztecus se localizan en las zonas afectadas por las descargas fluviales del sistema Grijalva-Usumacinta, al noreste de la Sonda de Campeche (Sánchez y Soto, 1987) y frente a la Boca del Carmen en Laguna de Términos (Soto y Gracia, 1986; Gracia y Soto, 1990), y las de P. duorarum al oeste de la Sonda de Campeche, cercana a Boca de Puerto Real (Sánchez y Soto, 1987). En la laguna los estadios juveniles de P. setiferus y P. aztecus son más abundantes en la zona sur-suroeste en donde predominan los sustratos limo-arcillosos en ambientes oligo-mesohalinos y las postlarvas epibénticas y juveniles de P. duorarum en la región este en ambientes de influencia marina y sustratos cubiertos con vegetación sumergida (Signoret, 1974; Sánchez y Soto, 1982; Aguilar, 1985; Alvarez et al., 1987; Gracia y Soto 1990; Sánchez, 1992).

Tanto El Cayo como Isla Pájaros se ubican en el sector N-NE de la laguna caracterizado por presentar condiciones similares de salinidad, transparencia, carbono delta 13 y elevada abundancia de vegetación sumergida (Yáñez-Arancibia et al., 1983; Raz-Guzmán y De la Lanza, 1991). Sin embargo los valores de densidad y biomasa de postlarvas y juveniles variaron espacial (entre localidades) y temporalmente (estacional y diaria). Las variaciones entre localidades se atribuyen a los patrones de migración de los organismos, las diferencias climáticas durante el muestreo, y a los patrones de comportamiento de postlarvas y juveniles.

La cercanía de Isla Pájaros a la Boca de Puerto Real, principal flujo de agua marina a la laguna (Phleger y Ayala-Castañares, 1971; Graham et al., 1981), facilita al mismo tiempo, el establecimiento y reclutamiento temprano de postlarvas epibénticas (LC < 6.0 mm) y el reclutamiento de juveniles (LC > 6.0 mm) en proceso de emigración del sistema lagunar con altos valores de biomasa. El establecimiento y reclutamiento diferencial en Isla Pájaros se refleja en que la composición por tallas de las fases postlarvales y juveniles estuvo dominada por los valores extremos de LC que explican el contraste entre mínimas densidades con máximas biomasa anuales de camarones con respecto a El Cayo. El planteamiento anterior permite proponer a la localidad de Isla Pájaros como una zona de inmigración temprana y emigración hacia el ambiente de plataforma continental.

La mayor densidad pero menor biomasa anual registrada en El Cayo, se atribuye a que por su localización norcentral en la laguna

está influida anualmente tanto por el influjo de agua que entra por Boca de Puerto Real durante los vientos del sureste, como por la entrada de agua por Boca del Carmen durante los vientos del norte (Graham et al., 1981). Las condiciones anteriores favorecen el resguardo de organismos de diferentes cohortes, lo que se observó en la heterogeneidad y representatividad de las diferentes clases en la estructura de tallas y en las mayores densidades en número y peso de postlarvas con relación a Isla Pájaros. A partir de lo anterior El Cayo se consideró como un área de reclutamiento y establecimiento de P. duorarum, lo que coincide con lo propuesto por Alvarez et al. (1987).

Los patrones de migración de los organismos están relacionados con la circulación del sistema lagunar (Graham et al., 1981), la ubicación de las localidades de muestreo con respecto a las bocas de la laguna y con la distribución de las fanerógamas sumergidas (Sánchez y Soto, 1982; Alvarez et al., 1987).

La excepción al patrón de distribución propuesto para ambas localidades se observó en la temporada de secas. En Isla Pájaros se registraron densidades elevadas de postlarvas y de juveniles, de peso intermedio (0.033 g/m² y 407 g/m² respectivamente) debido probablemente a la captura de organismos recluidos en el área. En el Cayo, el establecimiento y reclutamiento de organismos fué mínimo y as consecuencia de que en esta temporada el proceso de inmigración de postlarvas planctónicas es mínimo (Arenas y Yáñez-Martínez, 1981; Alarcón, 1986) y a que la densidad y altura de las hojas de los manchones de T. testudinum se reducen (Reveles, 1983). Esta variación de la complejidad física (Stoner y Lewis, 1985; Virnstein, 1987) de los pastos afecta el valor del habitat de los camarones (Bell & Westoby, 1986a, 1987b) y en particular la mortalidad por depredación de P. duorarum en Laguna de Términos (Sánchez, 1992).

Las máximas densidades, dominadas por postlarvas de tallas grandes (\bar{X} =3.8 mm de lc) y juveniles medianos (\bar{X} = 10.5 mm de lc), se registraron durante la temporada de lluvias en ambas localidades. Estos máximos coinciden con registros anteriores en esta laguna (Sánchez y Soto, 1982; Aguilar, 1985; García del Real, 1990) y coincide con los valores máximos de inmigración de postlarvas planctónicas y de la actividad de reproducción de los camarones (Arenas y Yáñez-Martínez, 1981; Alarcón, 1986). Asimismo en esta temporada se registra la mayor productividad en la laguna a causa de la descomposición de la vegetación sumergida y de la precipitación pluvial que acarrea nutrientes y detrito (Yáñez-Arancibia y Day, 1982; Day y Yáñez-Arancibia, 1982). Este incremento de material detritico puede incrementar la disponibilidad de alimento (De la Lanza et al., 1986; McTigue y Zimmerman, 1991).

En la temporada de nortes se registraron los máximos valores de biomasa, con un incremento en la proporción de juveniles en ambas

localidades. Esto coincide con el proceso de emigración efectuado por las fases estuarinas durante esta época (Sánchez y Soto, 1987), influido en parte por la disminución de la temperatura en el sistema lagunar (Aguilar, 1985) y favorecido por el cambio de dirección de los vientos del oeste en esta temporada que originan una mayor entrada de agua por Boca del Carmen, con corrientes de entrada y salida por Puerto Real lo que facilita el proceso de emigración de juveniles a través de este último. Lo anterior aunado a la presencia de fuertes vientos durante el muestreo en Isla Pájaros, que pudieron provocar exfoliación de las frondas de *T. testudinum* e inestabilidad ambiental, podría ser la causa de la baja densidad total de camarones, de los mínimos porcentajes de postlarvas y de organismos de tallas intermedias, y la captura de juveniles de máxima talla y peso en esta localidad.

Factores que influyen en el patrón de actividad. Los ciclos periódicos de actividad de *P. duorarum* han sido relacionados con factores como la salinidad y la temperatura, las fases lunares y principalmente con los ciclos de marea, y los periodos de iluminación y de obscuridad (Temple y Fischer, 1965; Fuss y Ogren, 1966; Saloman, 1968; Hughes, 1968, 1969, 1972; Subrahmanyam, 1976; Reynolds y Casterlin, 1978; Rulifson, 1983). La dependencia directa de estos ciclos de actividad con la iluminación y las mareas se ha observado en condiciones de laboratorio, donde dichas variaciones cíclicas, coinciden con las de las mareas e iluminación de los sitios de los que provienen, reguladas, al parecer, por un "reloj interno" (Temple y Fischer, 1965; Fuss y Ogren, 1966; Hughes, 1968, 1969 y 1972; Reynolds y Casterlin, 1978; Naylor, 1988).

A pesar de que se ha observado que la marea influye en la actividad de los camarones, con valores mayores durante la marea alta y menores en la baja, ésta parece estar sujeta a los periodos de iluminación-obscuridad, de manera que la actividad de los organismos es por lo general, más pronunciada en la noche (Penn, 1984) a pesar de que la marea alta ocurra durante el día y la marea baja en la obscuridad (Young y Carpenter, 1977). Sin embargo los ritmos de marea y los del periodo diario, aunque como factores independientes, pueden sumarse, de manera que cuando coincide marea alta con obscuridad se registran los máximos valores de actividad junto con un incremento en el consumo de oxígeno (Subrahmanyam, 1976). Además, el hecho de que después de siete días de mantener a los organismo en cautiverio los ritmos de marea decaigan en tanto que la actividad nocturna persista (Fuss y Ogren, 1966; Wickham, 1967), parece indicar que la actividad diaria del camarón rosado es controlada por mecanismos endógenos (Palmer, 1974), en tanto que los ritmos de marea requieren de frecuentes estímulos ambientales.

En cuanto a la salinidad y la temperatura como variables aisladas o combinadas en Laguna de Términos, éstas no parecen ser deter-

minantes en la densidad y distribución de las fases estuarinas de P. duorarum (Sánchez y Soto, 1982; Gracia y Soto, 1986).

De esta manera la luz parece ser el factor ambiental más importante del que depende la actividad de los camarones (Fuss y Ogren, 1966; Saloman, 1968; Hughes, 1972; Young y Carpenter, 1977; Penn, 1984), reflejado en sus hábitos de enterramiento y de emergencia sobre el sustrato y/o la columna de agua, así como el responsable de la sincronía entre el ritmo circadiano y el ciclo de iluminación y obscuridad (Hughes, 1968, 1969, 1972; Subrahmanyam, 1976).

Patrón e índices de actividad. Diversos estudios parecen coincidir en que los diferentes estadios de P. duorarum, larvas planctónicas (Temple y Fischer, 1965), postlarvas (Young y Carpenter, 1977; Arenas y Yáñez-Martínez, 1981), juveniles (Reynolds y Casterlin, 1978; Román-Contreras, 1986) y adultos (Hughes, 1968; Hindley y Penn, 1975) incrementan su actividad justamente antes de 6 después del comienzo de la obscuridad.

Sin embargo en este estudio las postlarvas a diferencia de los juveniles mostraron una menor actividad nocturna, y dentro de éstas especialmente las de menor talla, probablemente a causa de estrategias intraespecíficas de repartición de recursos. Como resultado de esta repartición, sólo se calcularon valores de densidad y/o de biomasa críticos entre ambos estadios (Fig.4 y 5) para una misma hora en Isla Pájaros en el intervalo de las 22:00 a las 04:00 hrs en donde se obtuvo una relación inversamente proporcional entre ambos estadios lo que se atribuye a la mayor diferenciación en la estructura de tallas en esta localidad.

En las postlarvas y juveniles de P. duorarum se observó una evidente diferenciación de cuatro intervalos de tallas de organismos comprendidos en el intervalo total de tallas capturado (datos no publicados), por lo que una división a nivel de subcategorías en las longitudes de los organismos permitiría un análisis más fino sobre los valores de densidad y biomasa críticos y su relación con estrategias de repartición de recursos (Rosas et al., 1992).

La prevalencia de diferencias altamente significativas en casi la totalidad de las fuentes de variación consideradas y sus combinaciones para la densidad y biomasa de las postlarvas (Tablas 3 y 5), indican una mayor susceptibilidad de éstas a la variación espacial (entre localidades) y temporal (entre estaciones), y una menor varianza de la densidad y biomasa en los ciclos de 24 hrs en comparación con la de los juveniles. En éstos últimos sólo el periodo y en menor grado la variación estacional influyeron significativamente en la densidad, y únicamente el periodo en la biomasa (Tablas 4 y 6). Lo anterior parece indicar que los juveniles de menor tamaño son más susceptibles a las temporadas y

los de mayor tamaño únicamente al periodo.

Así mismo, la amplia varianza de los datos en todos los casos refleja la variabilidad potencial de la actividad en la población y entre los individuos (Hughes, 1968; Segal, 1970; Penn y Stalker, 1975; Reynolds y Casterlin, 1978), lo que es común al cuantificar el comportamiento de los camarones (Penn, 1975).

En general, la actividad de los camarones se incrementó a partir de las 18:00 hr., este aumento de actividad se mantuvo constante durante la noche y decreció hacia los bajos niveles diurnos al comienzo de la fotofase. Fuss y Ogren (1966) relacionan esta actividad máxima con intensidades de luz menores a 0.01 lux (1.076-0.01076 lumens/m²). Los máximos valores de actividad se registraron en las primeras horas de la noche principalmente a las 20:00 hr. Este dato coincide con lo registrado por otros autores (Temple y Fisher, 1965; Hughes, 1968; Saloman, 1968; Segal, 1970; Reynolds y Casterlin, 1978).

Los juveniles de menor talla (6 a 9mm de LC) mostraron valores máximos de actividad en el segundo tercio de la noche y los mayores (>10 mm de LC) un incremento máximo al principio del periodo y uno menor al final de éste. Este incremento secundario ha sido observado anteriormente por Reynolds y Casterlin (1978), quienes lo interpretan como un comportamiento asociado a la búsqueda de un lugar donde esconderse, como la contraparte del proceso de emerger.

En Isla Pájaros-nortes fue el único muestreo en donde se capturaron juveniles mayores durante el periodo de iluminación. Esto coincidió con condiciones meteorológicas con fuertes vientos que pudieron provocar una menor incidencia de luz debida a la turbidez del agua ocasionada por el rebotamiento del sustrato (Hildebrand, 1955; Fuss y Ogren, 1966). Un aumento en la disponibilidad de alimento pudiera ser otro factor a considerar. Hughes (1968) ha mostrado que cuando se les proporciona alimento este ritmo de actividad determinado por la transición iluminación-obscuridad puede ser influido por un comportamiento alimentario oportunista, y ocasionar emergencias diurnas.

Diferentes autores han registrado diferencias en el grado de sensibilidad a la luz de acuerdo a la talla de P. duorarum (Fuss y Ogren, 1966; Hughes, 1968; Saloman, 1968; Segal, 1970; Hindley y Penn, 1975; Reynolds y Casterlin, 1978). Aunque los diversos planteamientos parecen coincidir en que los organismos de menor talla pueden ser menos dependientes a ritmos inherentes (ritmo circadiano endógeno) que los mayores. Existen contradicciones en cuanto a cual de los dos estadios es más receptivo y sensible a los estímulos exógenos.

En este trabajo la distribución de los valores de actividad dentro del periodo nocturno, mostró máxima actividad de los or-

ganismos de menor talla (<6 mm de LC) en el primer tercio de la noche, de los de talla mediana (6-9 mm de LC) en el segundo tercio y de los más grandes (<10 mm de LC) en el primer (principalmente) y último tercio del periodo de obscuridad. Esto parece indicar una repartición temporal intraespecífica, no sólo durante el ciclo diario sino dentro del mismo periodo de obscuridad.

A partir de lo anterior se plantea como hipótesis la existencia de una progresiva sensibilidad a la intensidad de luz de acuerdo a la talla, y que ésto aunado a la influencia de otros factores como (temperatura, salinidad, oxígeno, etc.) pudiera ser un factor decisivo en la actividad de P. duorarum. De manera que las postlarvas de menor talla, parecen presentar una actividad determinada, en menor grado que en los organismos mayores, por la luz; en la medida que crecen se incrementa esta sensibilidad, a principio a nivel de presencia/ausencia de luz, y más tarde a una percepción más fina que deriva en una mayor susceptibilidad a los momentos de transición de los periodos de iluminación/obscuridad, obscuridad/iluminación. Al mismo tiempo que se incrementa esta sensibilidad, se desarrolla un mecanismo endógeno, que regula la actividad, y que se manifiesta progresivamente en los juveniles mayores y los adultos.

Las contribuciones porcentuales nocturnas, crepusculares y diurnas de postlarvas y juveniles en este trabajo son congruentes con los resultados de Saloman (1968) quien menciona que las capturas de camarones estuvieron inversamente relacionadas con la cantidad de luz transmitida al fondo y quien registró para una zona con vegetación sumergida en Florida valores de abundancia de 87, 11 y 2% para la noche, los crepúsculos y el día respectivamente. Sin embargo como muestran los resultados del presente trabajo es importante considerar que los porcentajes esperados dependen del estadio de desarrollo que domine en el área durante el muestreo, de manera que las contribuciones nocturnas serán mayores si el estadio dominante es de juveniles (de alrededor del 82%), y menores si es de postlarvas (de alrededor del 66%).

Los valores nocturnos para postlarvas fueron en densidad tres y en biomasa nueve veces mayores que los diurnos, mientras que para juveniles los valores nocturnos fueron diez veces mayores que los diurnos tanto para densidad como para biomasa. Otros autores mencionan abundancias nocturnas del doble que la diurnas, para camarones en condiciones de laboratorio (Reynolds y Casterlin, 1978) y epifauna asociada a pastos marinos (Howard, 1987), y de el triple para carideos (Bauer, 1985). Estas diferencias en la relación de valores diurnos y nocturnos en este trabajo y el de otros autores se atribuye en algunos casos a las condiciones de laboratorio con fotoceldas y luz blanca que pudieran disminuir, la mayor actividad nocturna de P. duorarum y en otros casos a las condiciones de muestreo (marea, condiciones climáticas). En relación a otras especies de crustáceos es probablemente que en

el caso específico de P. duorarum éste pudiera presentar, en particular, diferencias más pronunciadas entre los índices de actividad diurno y nocturno debido al hábito de enterramiento (Hughes, 1968). No se descarta el hecho de que el índice de actividad promedio anual calculado en particular para juveniles se incrementó debido a la ausencia total de éstos durante el día en El Cayo-secas.

Resulta interesante analizar la trascendencia de este tipo de comportamiento en fases de desarrollo posteriores del camarón dentro de la comunidad biológica. Sánchez y Soto (1987) registraron para peneidos adultos del Golfo de México diferencias específicas en cuanto a los valores de abundancia relativa, donde P. duorarum y P. aztecus presentaron valores de tipo dominante en la fase nocturna, en comparación con los presentados por P. setiferus con valores diurnos/nocturnos similares, aunque mencionan que el 69% de los arrastres exitosos ocurrieron en periodos de obscuridad. Estas diferencias de actividad diaria entre el camarón rosado y el blanco coincide con lo observado por otros autores (Pérez-Farfante, 1970; García y Le Reste, 1981; Sheridan et al., 1984; Penn, 1984), y pueden considerarse como parte de las estrategias de repartición de recursos interespecíficas sobre todo en organismos con hábitos alimenticios similares, epibéntófagos y omnívoros (Anderes, 1982), como es el caso de los camarones peneidos (Sheridan et al., 1984; Rosas et al., 1992).

El delimitar el área de muestreo mediante una barrera física que impidiera el tránsito de los organismos ayudaría a determinar con mayor exactitud si las diferencias en abundancia de P. duorarum entre los periodos de iluminación-obscuridad, se debe a la diferencia de organismos activos y enterrados ó a una migración entre y dentro de los parches de vegetación. Aunque en éste último los movimientos fuera de las áreas de pastos marinos pudieran exponer quizá a los camarones a un incremento en la depredación.

La actividad diurna con hábitos enterradores durante el día y activos en la noche, le brinda al camarón rosado dos ventajas. La primera es la reducción en los requerimientos de energía (Dall, 1986), y la segunda como una estrategia de conservación, al disminuir por un lado el número de depredadores potenciales (los diurnos con sistemas de captura visual, Fuss y Ogren (1966), y por otro la competencia por un recurso alimentario potencialmente limitado (Hildebrand, 1955; Greening y Livingston, 1982). La profundidad a la que se entierran los camarones varía de acuerdo a la especie, P. duorarum lo hace a mayor profundidad que P. setiferus y P. aztecus (Williams, 1958).

Subrahmanyam (1976) menciona que dentro de las ventajas de la actividad nocturna de los peneidos, especialmente durante las fases de marea alta es la de incrementar la supervivencia de los

juveniles del camarón rosado en su emigración hacia la plataforma continental, ya que la sincronización de sus ritmos de locomoción puede ser un elemento de agregación que facilite la emigración en masa. Además el incremento en la sensibilidad de los juveniles de mayor tallas a la luz, pudiera ser un proceso de adaptación necesario para la sobrevivencia en ambientes hostiles.

Dentro de los autores que asocian la actividad de los peneidos con la búsqueda de alimento San Feliú y Alcaraz (1971) observaron que los camarones capturan el alimento caminando por el fondo y no como expone Tamiyavanish (1972), que comen cuando están enterrados. Estudios en el campo del contenido estomacal de P. esculentus mostraron que la cantidad de alimento se incrementó después de la puesta del sol (Wassenberg & Hill, 1987), y que éste no comienza a alimentarse inmediatamente después de desenterrarse, sino que lo hace después de unos 40 minutos del ocaso, para alcanzar una máxima actividad de alimentación dos horas después de la obscuridad (Hill & Wassenberg, 1987). Este hecho junto con que debido al reducido volumen del intestino de los peneidos éstos deben alimentarse varias veces cada noche con intervalos de ingestión y egestión de unos 40 min entre cada uno (Dall, 1968), podría ser la explicación de la máxima actividad de P. duorarum aproximadamente dos horas después de la puesta del sol y la amplia varianza de la actividad con incrementos y decrementos durante la noche registrada en este estudio.

A pesar de que las condiciones de macerado de el contenido intestinal de los peneidos dificulta la identificación del alimento (McTigue y Feller, 1989), la utilización de técnicas inmunológicas (Hunter y Feller, 1987) es útil para determinar de manera indirecta la dieta y proponer relaciones tróficas entre los diferentes componentes faunísticos. La información de los patrones de actividad diarios de la macrofauna asociada a pastos marinos y los cambios en la disponibilidad de presas (Howard, 1987), resulta de singular importancia si se considera que a partir del análisis de la alimentación y hábitos alimentarios de la macrofauna se obtiene información acerca de las interacciones depredador-presa o productor-consumidor, aspectos del flujo de energía y relaciones ecológicas dentro de la comunidad.

La relación entre los patrones de actividad de los camarones y la depredación por peces en Laguna de Términos ha sido analizada para Lutjanus apodus y P. duorarum en condiciones de laboratorio y campo (Sánchez, sometido) y para Polydactylus octonemus, distribuido en el oriente y occidente de la laguna, y L. synagris, principalmente en la zona oriental de ésta (Rivera, 1990). P. octonemus con una distribución más amplia dentro de la laguna muestra un horario alimenticio más flexible que le permite coincidir con mayores densidades tanto de el camarón rosado como el blanco. En tanto que L. synagris (el cual estuvo asociado más directamente con P. duorarum, con máximas abundancias en lluvias y menores en nortes) ajusta su actividad alimentaria, no sólo al

periodo de mayor actividad de esta especie de mayor abundancia en su área de distribución, sino además a los intervalos de máxima actividad de ambos estadios (22:00 a 02:00 hrs), lo que le garantiza una densidad máxima de presas.

Los patrones de actividad diaria del camarón tienen implicaciones significativas tanto para los aspectos prácticos de los programas de captura en las operaciones de pesca, como en el diseño de muestreos que permitan una estimación apropiada de los parámetros de la población. Evidentemente las estimaciones de abundancia de las poblaciones de *P. duorarum* en sus diferentes estadios, van a estar determinadas por la hora del día en que se llevan a cabo (Penn, 1976; Heck, 1977; Greening y Livingston, 1982) principalmente, como se vió en este estudio, en el caso de los juveniles.

Es necesario además, el desarrollo de enfoques experimentales para comprobar las hipótesis planteadas a partir de diseños observacionales. Lo anterior resulta especialmente importante, de manera inmediata para una especie con el valor comercial como el del camarón, más susceptible a ser sobreexplotada. Esta información a su vez puede contribuir en la conceptualización de la estructura de las comunidades de crustáceos en los pastos marinos a partir de su interacción en las redes tróficas del sistema.

CONCLUSIONES

- 1) Los valores de densidad y biomasa promedio anual de postlarvas y juveniles de P. duorarum en Isla Pájaros fueron menores en densidad pero mayores en biomasa que los registrados en el El Cayo. A partir de lo anterior y tomando en cuenta la estructura de tallas se consideró a Isla Pájaros como una zona de inmigración temprana y emigración de juveniles y preadultos hacia la plataforma continental y El Cayo como un área de reclutamiento y establecimiento de P. duorarum.
- 2) Las máximos valores de camarones en ambas localidades se obtuvieron en lluvias para densidad y en nortes para biomasa.
- 3) Las postlarvas fueron, a excepción de Isla Pájaros en época de nortes, siempre dominantes en número y los juveniles en peso.
- 4) De los factores analizados la luz como factor individual resultó determinante en la actividad de P. duorarum, sin embargo en comparación a los juveniles las postlarvas (especialmente las de menor talla) presentaron mayor variación espacial (entre localidades) y temporal (entre estaciones). En los juveniles sólo el periodo y en menor grado la variación estacional influyeron significativamente en la densidad, y únicamente el periodo en la biomasa, lo que indica que los organismos de menor talla son todavía susceptibles a las temporadas y los mayores solamente al periodo.
- 5) Los valores nocturnos fueron en relación a los diurnos 3.3 y 9.6 veces mayores para las postlarvas y 10 y 9.8 veces mayores para los juveniles en densidad y biomasa respectivamente.
- 6) De acuerdo a la talla de P. duorarum se sugiere la existencia de una progresiva sensibilidad a la intensidad de luz e influencia de factores endógenos. En general la actividad de los camarones se incrementó a partir de las 18:00 hr., con valores máximos a las 20:00 hr. La distribución de los valores de actividad dentro del periodo nocturno, con máxima actividad de los organismos de menor talla (<6 mm de LC) en el primer tercio de la noche, los de talla mediana (6-9 mm de LC) en el segundo tercio y los más grandes (>10 mm de LC) en el primer (principalmente) y último tercio del periodo de oscuridad, indica una repartición temporal intraespecífica, no solo a nivel diario sino dentro del mismo periodo de oscuridad.
- 7) Las estimaciones de abundancia de las poblaciones de P. duorarum están determinadas por la hora del día en que éstas se llevan a cabo, principalmente en el caso de los juveniles, y los porcentajes esperados dependerán del estadio de desarrollo que domine en el área durante el muestreo, de manera que las contribuciones nocturnas serán mayores si el estadio dominante es de juveniles (de apróx. un 82%), y menores si es de postlarvas (de

aprox. un 66%).

8) La amplia varianza de los datos en todos los casos refleja la variabilidad potencial de la actividad en la población y entre los individuos.

LITERATURA CITADA.

- Aguilar V. 1985. Camarones peneidos de la Laguna de Términos, Campeche: Composición, Distribución y Parámetros Poblacionales. Tesis profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. México. 53 p.
- Alarcon G. 1986. Estratificación de las postlarvas planctónicas de camarones peneidos durante la inmigración a través de la Boca de Puerto Real, Laguna de Términos. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México: 78 p.
- Alvarez, F. N. 1984. Aspectos poblacionales de las postlarvas epibénticas de Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum, Burkenroad 1939, en la Laguna de Términos, Campeche. Tesis profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Auton. México: 60 p.
- Alvarez, F., A. Gracia & L.A. Soto. 1987. Crecimiento y mortalidad de las fases estuarinas del camarón rosado Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum Burkenroad, 1939 en la Laguna de Términos, Campeche, México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 14: 207-220.
- Anderes, B.L., 1982. Composición de la base alimentaria de camarones comerciales del género Penaeus y su relación con la meiofauna. Rev. Cub. Inv. Pesq. 7 (3).
- Arenas, M. R. y A. Yañez-Martínez, 1981. Patrón anual de inmigración de postlarvas de camarones (Crustacea: Decapoda: Penaeidae), en la Boca de Puerto Real, Laguna de Términos, Campeche. Tesis profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. México. 92 p.
- Ayala-Castañares, A., 1963. Sistemática y distribución de los foraminíferos recientes de la Laguna de Términos, Campeche, México. Bol. Inst. Geol. Univ. Nal. Autón. México, 67 (3).
- Bauer, R.T. 1985. Diel and seasonal variation in species composition and abundance of caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) from seagrasses meadows on the north coast of Puerto Rico. Bull Mar. Sci. 36: 150-162.
- Bell, J. D., & M. Westoby. 1986a. Abundance of macrofauna in dense seagrass in due to habitat preference, not predation. Oecologia (Berlín). 68:205-209.
- Bell, J. D., & M. Westoby. 1986b. Importance of local changes in leaf height and density to fish and decapods associated with seagrasses. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 104:249-274.
- Botello, A.V. y L.A. Soto, 1981. Proyecto: "Cuantificación de hidrocarburos fósiles y metales pesados en sedimentos y or-

- ganismos marinos de la Sonda de Campeche". Primer informe final presentado al "Programa Coordinador de Estudios Ecológicos en la Sonda de Campeche." Centro de Cienc. del Mar y Limnol., UNAM. 66p.
- Cruz-Orozco, R., F. Ley Lou. A. Machado Navarro, y V. M. Alba Cornejo., 1979. Resumen de las condiciones meteorológicas registradas en la estación de investigaciones marinas "El Carmen" durante el año 1979. An. del Inst. de Geofísica, 25: 39-52.
- Cruz-Orozco, R., 1980. Estudio del Sistema fluvio-lagunar deltaico de la región de Campeche, Tabasco, en particular de la Laguna de Términos y áreas adyacentes, para su mejor uso y aprovechamiento. Tercer reporte presentado al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología. México. 61 p.
- Dall, W. 1968. Food and feeding of some Australian penaeid shrimps. FAO Fisheries Report Series 57 (2), 251-258.
- Dall, W. 1986. Estimation of routine metabolic rate in a penaeid prawn, Penaeus esculentus Haswell. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 96, 57-74.
- Dall W., B.J. Hill, P.C. Rothlisberg & D.J. Sharples. 1990. The biology of the Penaeidae. Adv. Mar. Biol. 27: 489 p.
- Day, J. W. Jr. & A. Yáñez- Arancibia, 1982. Coastal Lagoons and Estuaries, Ecosystem approach. Ciencia interamericana (mar. Sci.) 22 (1-2): 11-26.
- De la Lanza, G. M. A. Rodríguez-Medina y L.A. Soto. 1986. Ensayo experimental del consumo de detritos de halofitas por los camarones peneidos Penaeus vannamei y P. stylirostris An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. Méx. 57, Ser. Zool. (1): 199-212.
- Dressler, R., 1981. Investigación sobre mareas y efectos del viento en la Laguna de Términos (México) mediante un modelo hidrodinámico numérico. Informe Técnico CICESE OC-82:01 19 p
- Escobar B. E. G., 1984. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos en la Laguna de Términos, Campeche: Composición y estructura. Tesis de Maestría. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. CCH, UACP y P. Univ. Nal. Autón. México. 193 p.
- Fernández, M.L., 1985. Estudio comparativo de la epifauna asociada a praderas de Thalassia testudinum entre los ambientes marino y lagunar en la costa de Campeche, Méx. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 89 p.
- Fuss, Ch. M, & L.H. Ogren. 1966. Factors affecting activity and

burrowing habits of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole. 130: 170-191.

García, E., 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen. UNAM, Inst. de Geog. 9-84.

García del Real, R. 1990. Abundancia de las fases estuarinas del camarón rosado (*Penaeus* (*Parfantepenaeus*) *duorarum* Burkenroad, 1939 en el área de Puerto Real, Laguna de Términos, Campeche. Tesis Prof. Fac. de Ciencias UNAM. México. 90 p.

García, S & L. Le Reste, 1981. Life cycles dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stocks. FAO Fish, Tech. Pap., (203): 215 p.

Gracia, A. y L.A. Soto. 1986. Condiciones de reclutamiento de las poblaciones de camarones peneidos en un sistema lagunamarino tropical: Laguna de Términos-Banco de Campeche. En: A Yáñez-Arancibia y D. Pauly (Eds.). IOC/FAO Workshop on recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities. IOC Workshop Report No. 44: 257-265.

Gracia, A. 1989. Ecología y pesquería del camarón blanco *Penaeus setiferus* (Linnaeus, 1767). En la Laguna de Términos. Sonda de Campeche. Tesis de Doctorado Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.

Gracia, A. y L. A. Soto. 1990. Populations study of the penaeid shrimp of Terminos Lagoon, Campeche, México. An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 17:241-255.

Graham, D.S., J.P. Daniels, J.M Hill y J.W. Day Jr. 1981. A preliminary model of the circulation of Laguna de Términos, Campeche, México. An Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 8 (1):51-62.

Greening, H.S. y R.J. Livingston. 1982. Diel variation in the structure of seagrass-associated epibenthic macroinvertebrate communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 7, 147-156 (1982).

Grivel-Piña, F. y R. Arce, 1975. Configuración cotidiana en la Laguna de Términos, Campeche. An. Inst. Geof. Univ. Autón. México. 21: 139-144 pp.

Heck, K.L. Jr. 1977. Comparative species richness, composition and abundance of invertebrates in Caribbean seagrass (*Thalassia testudinum*) meadows (Panama). Mar. Biol. 41, 335-348.

Hildebrand, H.H., 1955. A study of the fauna of the pink shrimp

- (Penaeus duorarum Burkenroad) grounds in the Gulf of Campeche. Publ. Inst. mar. Sci. Univ. Tex., 4(1):169-232.
- Hill, B.J. & Wassenberg, T.J. 1987. Feeding behaviour of adult tiger prawns, Penaeus esculentus under laboratory conditions. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 38, 183-190.
- Hindley, J.P.R. & Penn, J. W. 1975. Activity measurement of decapod crustaceans: a comparison of white and infrared photographic illumination. Australian J. of Marine and freshwater Research 26: 281-285.
- Howard, R.K. 1987. Diel variation in the abundance of epifauna associated with seagrasses of the Indian River, Florida, USA. Marine Biology 96, 137-142.
- Hughes, D. A. 1968. Factors controlling the emergence of pink shrimp (Penaeus duorarum) from the substrate. Biological Bulletin (Marine Biology Laboratory, Woods Hole) 134:48-59.
- Hughes, D. A. 1969. Responses to salinity change as a tidal transport mechanism of pink shrimp, Penaeus duorarum. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole. 136: 43-53.
- Hughes, D. A. 1972. On the endogenous control of the tide-associated displacements of the pink shrimp, Penaeus duorarum Burkenroad. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole. 142: 271-280.
- Hunter, J. & R.J. Feller. 1987. Immunological dietary analysis of two penaeid shrimp species from a South Carolina tidal creek. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol.107, pp.61-70.
- Lin J., L. 1990. Patrones de distribución de Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum Burkenroad 1939, en el noreste de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis Prof. Fac. de Ciencias UNAM. México.
- Mancilla Peraza, M. y M. Vargas Flores, 1980. Los primeros estudios sobre la circulación y el flujo neto de agua a través de la Laguna de Términos, Campeche. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 7 (2): 1-12.
- McTigue, T.A. & R.J. Feller. 1989. Feeding of juvenile white shrimp Penaeus setiferus: periodic or continuous?. Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 52:227-233.
- McTigue, T.A. & R.J. Zimmerman. 1991. Carnivory versus herbivory in juvenile Penaeus setiferus (Linnaeus) and Penaeus aztecus (Ives). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 151:1-16.

- Naylor E. 1988. Rhythmic behaviour of decapod crustaceans. 177-199. In: A.A. Fincham & P.S. Rainbow (eds.) Aspects of Decapod Crustacean Biology. Symp. zool. Soc. Lond. (59). Clarendon Press. Oxford.
- Palmer, J.D., 1974. Biological clocks in marine organisms: The control of physiological and behavioral tidal rhythms. John Wiley and Sons, New York, 173.
- Penn, J. W. 1975. The influence of tidal cycles on the distributional pathway of Penaeus latisulcatus Kishinouye in Shark Bay, Western Australia. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 26:93-102.
- Penn, J.W. 1976. Tagging experiments with western king prawn, Penaeus latisulcatus Kishinouye. II. Estimation of population parameters. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 27:239-250.
- Penn, J.W. 1984. The behavior and catchability of some commercially exploited penaeids and their relationship to stock and recruitment. In "Penaeid Shrimps - Their Biology and Management" (J.A. Gulland and B.J. Rothschild, eds.), pp. 173-186. Fishing News Books, Farnham.
- Penn, J.W. & Stalker, R.W. 1975. A daylight sampling net for juvenile penaeid prawns. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 26: 287-291.
- Pérez-Farfante, I. 1970. Diagnostic caracteres of juveniles of the shrimps Penaeus aztecus aztecus, P. duorarum duorarum, and P. brasiliensis (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) U.S. Fish. Wildl. Serv. Spe. Sci. Rep. (fish) No. 599.
- Phleger, F.B. y Ayala-Castañares, A. 1971. Processes and history of Terminos Lagoon, México. Am. Assoc. Petrol. Geol. Bull. 55 (12): 2130-2140.
- Pritchard, D. W. 1967. What is an Estuary: Physical Viewpoint. Estuaries. American Association for the advancement of Science. Ed. G.H. LAUFI. Washington.
- Raz-Guzmán, A., 1987. Proporción isotópica del carbono orgánico en camarones, sedimento y vegetación de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Maestría. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UACyP-CCH. UNAM. 45 p.
- Raz-Guzmán, A. & G. de la Lanza. 1991. Evaluation of photosynthetic pathways of vegetation, and of sources of sedimentary organic matter through d13C in Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. Anales Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Bot. 62: 39-63.

- Renfro, W.C. 1962. Small beam net for sampling postlarvas shrimp. In: Galvestone Biological Laboratory, June 30, 1962. U.S. Fish. Wildl. Serv. Circ. 161 pp 86-87.
- Reveles, M.A., 1983. Contribución al estudio de los anélidos poliquetos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* en la porción este-sur de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México. 78 p.
- Reynolds, W.W. & Casterlin, M.E. 1978. Diel Activity of the pink shrimp *Penaeus duorarum*. Department of Biology, The Pennsylvania State University, Wilkes-Barre, Pennsylvania 18708 U.S.A.
- Ringo R.D. & Zamora G. 1968. A penaeid postlarval character of taxonomic value. Bull. Mar. Sci. 18 (2): 471-76.
- Rivera, E. 1990. Ecología trófica en dos poblaciones de peces tropicales costeros (*Polydactylus octonemus* y *Lutianus synagris*) del sur del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México: 59 p.
- Román-Contreras, R. 1986. Comportamiento nictimeral de crustáceos decápodos en la Boca de Estero Pargo, Laguna de Términos, Campeche, México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 13 (2): 149-158.
- Rosas, C., Sánchez, A., Soto, L., Escobar, E., Bolongaro-Crevenna, A. 1992. Oxygen consumption and metabolic amplitude of decapod crustacean from the northwest continental shelf of the Gulf of México. Comp. Biochem. Physiol. Vol. 101A, No. 3, pp, 491-496.
- Rulifson, R.A. 1983. Behavioral aspects of juvenile penaeid shrimps, *P. aztecus* y *P. duorarum*, during tidal transport. Contributions in Marine Science. (1983) Vol. 26:55-63.
- Saloman C.H. 1968. Diel and seasonal occurrence of pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad, in two divergent habitats of Tampa Bay, Florida. U.S. Fish. Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish. (561): 55p.
- San Feliú, J. M. y M. Alcaraz, 1971. Estudio de la alimentación en el langostino. Pub. Tec. Jun. Est. Pesca. 9:239-352. En: B.L Anderes, 1982. Composición de la base alimentaria de camarones comerciales del género *Penaeus* y su relación con la meiofauna. Rev. Cub. Inv. Pesq. 7 (3).
- Sánchez A.J., 1992. Selectividad y valor del habitat de los estadios inmaduros del camarón rosado, *Penaeus (F.) duorarum*

(Crustacea: decapoda) en la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de doctorado en Ciencias del Mar. UACPyP-CCH. Univ. Nal. Auton. México.

- Sánchez, A.J. (sometido). Feeding habits of Lutjanus apodus (Osteichthyes: Lutjanidae) in Laguna de Términos, to the southwest of the Gulf of México. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.
- Sánchez A. J. y L. A. Soto, 1982. Comportamiento anual de las postlarvas epibentónicas de camarones peneidos en el sector oriental de la Laguna de Términos, Campeche. VI Congreso Nal. de Zool. Mazatlán, Sin. 6-12 diciembre, 1982. México.
- Sánchez A. J. y L. A. Soto. 1987. Camarones de la superfamilia Penaeoidea (Rafinesque, 1815) distribuidos en la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 14(2): 157-180.
- Segal, E. 1970. Light-Invertebrates. In: Marine Ecology, Edited by Otto Kinne, Vol.1, Part 1, pp. 159-211. Wiley-Interscience. New York.
- Sheridan, P. F., J. A. Browder, y J.E. Powers, 1984. Ecological interactions between penaeid shrimp and bottomfish assemblages. In: Gulland, J. A., y B. J. Rothild, 1984. Penaeid shrimps-their biology and management. Fishing News Books Limited. England: 235-254.
- Signoret, M., 1974. abundancia, tamaño y distribución de camarones (Crustacea, Penaeidae) de la Laguna de Términos, Campeche y su relación con algunos factores hidrológicos. AN Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Zool. 45: 119-140.
- Soto, L. A. y G. A. Gracia., 1986. Ecología Poblacional de los camarones peneidos en los principales sistemas lagunares del Golfo de México. CONACYT-PCECBNA. 021436.
- Stoner, A.W. & F.G. Lewis. 1985. The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical seagrass meadows. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 94: 19-40.
- Subrahmanyam, C.B. 1976. Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity and oxygen consumption in the pink shrimp, Penaeus duorarum. Contrib. Mar. Sci. 20: 123-132.
- SYSTAT. 1985. The system for statistics. SYSTAT INC. U. S. A. 420 p.
- Tamiyavanish, S. 1972. A study on the natural food of Penaeus

- marquiensis de Man, in the shrimps farms at Ang-Sila Chelburi province. Third Symp. Mar. Fishes. Marine Fish. Lab. January 26-27 1972. In: B.L. Anderes. 1982. Composición de la base alimentaria de camarones comerciales del género Penaeus y su relación con la meiofauna. Rev. Cub. Inv. Pesq. 7 (3).
- Temple, R.F. & Fischer, C. C. 1965. Vertical distribution of planktonic stages of penaeid shrimp. Publications of the Institute of Marine Science of the University of Texas 10:769-786.
- Vargas-Flores, M., 1977. Las corrientes y el transporte neto de agua en la Laguna de Términos, Camp. Tesis Profesional. Facultad de Ingeniería. Univ. Nal. Autón. México. 94 p.
- Vázquez-Botello, A., 1978. Variación de los parámetros hidrológicos en las épocas de sequía y lluvias (mayo y noviembre de 1974) en la Laguna de Términos, Campeche, México. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 5: 159-178.
- Virnstain, R.W. 1987. Seagrass-associated Invertebrate Communities of the Southeastern U.S.A.: A Review. 89-116, In: M. J. Durako, R.C. Phillips & R.R. Lewis (eds.). Proceedings of the Symposium on Subtropical-tropical Seagrasses of the Southeastern United States. Fla. Mar. Res. Publ. (42)/ Fla. Dept. Nat. resour. Bur. Mar. Res. St. Petersburg, Florida.
- Wassenberg, T.J. and Hill, B.J. 1987. Natural diet of the tiger prawns Penaeus esculentus and P. semisulcatus. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 38, 169-182.
- Wickham, D.A., 1967. Observations on the activity patterns of juveniles of the pink shrimp, Penaeus duorarum. Bull. Mar. Sci., 17(4):769-86.
- Williams, A. B. 1958. Substrates as a factor in shrimp distribution. Limnol. Oceanogr. 3 (3): 283-290.
- Williams, A. B. 1959. Spotted and brown shrimp postlarvae (Penaeus) in North Carolina. Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb. 9 (3): 281-90.
- Yañez, A. 1963. Batimetría, salinidad, temperatura y distribución de los sedimentos recientes de la Laguna de Términos, Campeche, México. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Geol. 67(1): 47 p.
- Yañez-Arancibia, A. y J. W. Day Jr., 1982. Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the southern Gulf of Mexico. Oceanol. Acta, Proc. Intl. Symp. on coastal lagoons. SCOR/IABO/UNESCO. France, 8-

14 September, 1981. pp 431-440.

- Yáñez-Arancibia, A., A.L. Lara-Domínguez, P. Chavance & D. Flores-Hernández. 1983. Environmental behavior of Terminos Lagoon, ecological system, Campeche, México. An. Inst. Cienc. Mar. y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 10(1):137-136.
- Yáñez-Correa, A., 1971. Procesos costeros y sedimentos recientes de la plataforma continental al sur de la Bahía de Campeche. Soc. Geol. Mexicana 22 (2): 75-115.
- Young, P.C. and Carpenter, S.M. 1977. Recruitment of postlarval penaeid prawns to nursery areas in Moreton Bay, Queensland. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 28, 745-773.
- Zar, J.H., 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall INC. U.S.A. 620 p.
- Zarur, A., 1961. Estudio biológico preliminar de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México. 169 p.

AGRADECIMIENTOS

Al M. en C. Alberto Sánchez Martínez por la dirección y asesoría en la elaboración de esta tesis y por su amistad.

Al Dr. Luis Soto y al Dr. Carlos Rosas por su apoyo y orientación.

A los miembros del jurado Biól. Jesús Arturo Serrano Lomelín y M. en C. Alicia de la Luz Durán González por su interés y observaciones en la revisión del manuscrito.

Al Biól. Agustín Peña de la Cruz por su comprensión, estímulo e invaluable apoyo y aliento, especialmente en los momentos más difíciles, donde siempre conté con él.

Al Dr. Adolfo Gracia por su apoyo, al Biól. Gildardo Alarcón por sus sugerencias en cuanto al proceso de datos. Al M. en C. Fernando Alvarez por el material de trabajo. A la Dra. Elva Escobar por su asesoría. Al Biól. Esteban Cruz-Alba por su colaboración.

A los compañeros del Laboratorio de Energía Solar del Instituto de Geofísica por su cooperación y apoyo.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología del Bentos.

A las autoridades del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, por las facilidades brindadas.

Este trabajo se realizó como parte del proyecto "Ecología poblacional de los camarones penidos de los principales sistemas lagunares del Golfo de México", financiado por CONACYT, No. de registro 55060.