

CCO-511

Dr. Jorge Sobereñ

Agradeciendo tu
valiosa asesoría

y tiempo

Alberto Sánchez

Junio 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 esta 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.



CCL



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA

COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES

UNIDAD ACADÉMICA DE LOS CICLOS PROFESIONAL Y DE POSGRADO
ESPECIALIZACIÓN, MAESTRIA Y DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR

SELECTIVIDAD Y VALOR DEL HABITAT DE LOS
ESTADIOS INMADUROS DEL CAMARON ROSADO,
Penaeus (F.) duorarum (CRUSTACEA: DECAPODA)
EN LA LAGUNA DE TERMINOS, CAMPECHE

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR

ALBERTO J. SANCHEZ MARTINEZ

1993

MEXICO, D. F.

1993

A Emiliano, Margarita,
Soledad y Armando

INDICE.

Indice de figuras y tablas	
Agradecimientos	
Resumen	
Abstract	
Introducción	1
Area de Estudio	4
Capítulo 1. Selectividad de Habitat de <u>Penaeus duorarum</u>	
Introducción	7
Método	8
Resultados	11
Discusión	16
Capítulo 2. Hábitos Alimenticios del Depredador <u>Lutjanus apodus</u> (Osteichthyes: Lutjanidae)	
Introducción	27
Método	28
Resultados	29
Discusión	33
Capítulo 3. Efecto de la Complejidad del Habitat y la Respuesta Funcional sobre la Relación entre el Depredador <u>Lutjanus apodus</u> y la Presa <u>Penaeus duorarum</u>	
Introducción	41
Método	43
Resultados	44
Discusión	46
Discusión general	
Selectividad y Valor del Habitat	57
Relación depredador-presa	61
Conceptualización en la Ecología de Poblaciones Acuáticas	64
Conclusiones	69
Literatura citada	71

Indice de Tablas

1. Promedio y varianza de la densidad de <u>Penaeus duorarum</u> (SV=sin vegetación, CV=con vegetación; números entre paréntesis= $\ln\{n+1\}$).	12
2. Selectividad de <u>Penaeus duorarum</u> (ind/m ²) (* valores significativos $p < 0.05$).	12
3. Biomosas (g/m ²) promedio de <u>Penaeus duorarum</u> (SV=sin vegetación, CV=con vegetación; números entre paréntesis= $\ln(n+1)$).	12
4. Selectividad de <u>Penaeus duorarum</u> (g/m ²) (* valores significativos $p < 0.05$).	13
5. Promedio y varianza de la longitud cefalotorácica (mm) de <u>Penaeus duorarum</u> .	14
6. Distribución de <u>L. apodus</u> (LP=longitud patrón; I=iluminación, O=obscuridad; sv=sin vegetación, cv=con vegetación).	30
7. Comparación de porcentajes de estómagos vacíos entre diferentes condiciones de iluminación y de sustrato (barras verticales indican semejanza $p > 0.05$).	32
8. Contenido estomacal de <u>L. apodus</u> (**** dominantes, *** abundantes, * ocasionales).	32

Indice de Figuras

1. Area de estudio y experimental.	5
2. Selectividad y actividad de <u>Penaeus duorarum</u> .	15
3. Respuesta funcional de <u>Lutjanus apodus</u> (líneas punteadas=1 desviación estandar.	45
4. Influencia de la complejidad del habitat (C) sobre la mortalidad por depredación (Mo/N) (líneas punteadas=1 desviación estandar).	45
5. Relación entre la densidad de presas y la complejidad del habitat (C) con la mortalidad por depredación.	47
6. Variación de la respuesta funcional con respecto a la complejidad del habitat (C).	63

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Dr. Luis A. Soto, responsable del Laboratorio de Ecología del Bentos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México, su tiempo y conocimientos compartidos como maestro y director desde la tesis de licenciatura hasta esta investigación correspondiente a la tesis doctoral. Además se reconoce la asesoría y revisión del manuscrito de los demás miembros del jurado, compuesto por los Drs. Guadalupe de la Lanza del Instituto de Biología, Jorge Soberón del Centro de Ecología, Carlos Rosas de la Facultad de Ciencias, y Alfonso Vazquez Botello, Eucario López Ochoterena y Steven Czitrom del ICMYL.

Especial reconocimiento a todos los integrantes del Laboratorio de Ecología del Bentos, en particular a aquellos que compartieron su valioso tiempo y hasta fondos económicos otorgados por el PADEP-UNAM en diversas actividades de campo y laboratorio, como Andrea Raz-Guzman, Alejandro de la Torre, Esteban Cruz y Sergio Domínguez. Además agradezco el apoyo de los estudiantes de posgrado adscritos a este laboratorio Patricia Schmidtsdorf, Beatriz Rodríguez, Pilar Peralta, Rosa Florido y Everardo Barba.

Asi mismo, agradezco a Raymundo Lecuanda (ICMYL) sus impescindibles horas de discusión con libre acceso a su acervo bibliográfico y al Dr. Rodolfo Dirzo (Centro de Ecología) por sus valiosas sugerencias. Se reconoce el apoyo logístico de las autoridades del ICMYL, en particular del M. en C. Francisco Vera y Armando Ortega, Director y Administrador de la Estación de El Carmen del ICMYL y el apoyo técnico en campo de Andrés Reda, José Luis Casanova y de los demás trabajadores de la estación.

Por último, agradezco la beca otorgada por el CONACyT para efectuar estos estudios de posgrado y a todos aquellos que por cualesquiera circunstancia fueron omitidos y que merecían o no ser incluidos.

RESUMEN

Las fases inmaduras del camarón Penaeus duorarum son un componente faunístico dominante entre los macroinvertebrados asociados a sustratos con fanerógamas acuáticas y su distribución fue analizada en función del valor del habitat mediante diseños multifactoriales observacionales y experimentales. Con estos diseños: (1) se recomiendan las escalas espacial (sustratos con vegetación) y temporal (circadiana) para el análisis de la distribución de este camarón en su fase estuarina, (2) se reconoció al pez Lutjanus apodus como depredador de P. duorarum en base a la dominancia de los peneidos en su dieta y a que la distribución espacio-temporal de ambas especies resultó sobrepuesta, (3) se demostró que el valor del habitat de la vegetación está significativamente relacionado con la presión por depredación de L. apodus, y (4) se propone caracterizar matemáticamente el tipo de respuesta funcional obtenida por métodos gráficos (sigmoideal) y de esa forma insertarla en el modelo de la teoría moderna de la relación depredador-presa. De estos resultados se discuten los aspectos teóricos de los factores que determinan o regulan la distribución de este peneido los cuales, en esta investigación, son de mayor trascendencia debido a que implica un análisis no descriptivo de componentes faunísticos móviles de una comunidad con relaciones tróficas complejas en un sistema litoral tropical. Los resultados obtenidos no descartan la importancia relativa de otros factores sobre la distribución de este decápodo como el espacio, la disponibilidad de alimento y las relaciones indirectas de la depredación. Las implicaciones teóricas y de método asociadas con el uso de enfoques reduccionistas se discuten en función de su aplicación a nivel comunidad y en otros sistemas litorales ubicados en el suroccidente del Golfo de México.

ABSTRACT

The immature stages of the shrimp Penaeus duorarum are dominant faunistic components among macroinvertebrates associated with seagrass beds. Their distribution was analysed as a function of the habitat value through multiple observational and experimental designs. These designs show that: (1) the spatial (substrate with vegetation) and temporal (circadian) scales are recommended for the distributional analysis of the estuarine stages of this shrimp, (2) the fish Lutjanus apodus was recognised as a predator of P. duorarum based on the dominance of penaeid shrimps in its diet and on the fact that the spatial and temporal distributions of both species overlap, (3) habitat value was significantly related to the predation pressure exerted by L. apodus, (4) a mathematical characterisation of the functional response obtained by graphical methods (sigmoidal) is proposed, in order to adjust it to the theoretical model of the predator-prey relationship. The factors that determine or regulate the distribution patterns of penaeid shrimp are discussed. This constitutes a non-descriptive approach of mobile faunal components in a complex trophic community in a tropical litoral system. The relative importance of other factors that influence shrimp distribution such as space, food availability and the indirect relationships of predation, was not discarded by the results obtained here. The implications related to theory and method that have to do with the use of reductionist approaches are discussed with respect to their application to the community level and to similar litoral ecosystems in the southwestern Gulf of Mexico.



BIF
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

INTRODUCCION

Laguna de Términos se localiza en el suroccidente del Golfo de México y es el sistema litoral de mayor extensión que se comunica con la Sonda de Campeche o facies terrígena del Banco de Campeche. En la plataforma continental del suroccidente del Golfo de México se obtuvo el 47% de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) promedio de las 13 especies de camarones penaeoideos distribuidas en esta región (Sánchez y Soto 1987). Entre estas 13 especies, las tres pertenecientes al género Penaeus representaron el 86% de la CPUE total y sus máximas densidades se asociaron con la amplitud de la plataforma continental y la presencia de sistemas lagunares costeros extensos (Sánchez y Soto 1987). Ambas condiciones geomórficas se cumplen en la Sonda de Campeche.

Las tres especies del género Penaeus presentan una fase inmadura estuarina dentro de su ciclo de vida y al menos una de ellas es registrada como un componente faunístico dominante en los sistemas litorales del suroccidente del Golfo de México (Sánchez y Soto 1982, Cárdenas 1989, Gracia y Soto 1990, Barba **et al.** 1991, Mier y Reyes **et al.** 1991, Flores 1993, Sánchez y Soto 1993). De estas, Penaeus duorarum y P. setiferus son componentes faunísticos dominantes en Laguna de Términos.

Las postlarvas planctónicas de las especies P. duorarum y P. setiferus ingresan a Laguna de Términos durante todo el año con densidades máximas durante la temporada de precipitación y un pulso de inmigración durante febrero (Arenas-Mendieta y Yañez-Martínez 1981, Alarcón 1986). Ambas especies se establecen en sustratos cubiertos por fanerógamas acuáticas en las regiones noreste y norcentral de la laguna (Sánchez y Soto 1982).

Las postlarvas epibénticas (longitud cefalotorácica=LC <6 mm) y juveniles de P. duorarum permanecen en las regiones noreste y norcentral de la Laguna (Sánchez y Soto 1982, Mier y Reyes **et al.**

1991). Ambas regiones presentan sustratos cubiertos por fanerógamas acuáticas con una fuente detritívora dominada por esta vegetación, comunidades con una estructura trófica compleja (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991) y condiciones polihalinas (Sánchez y Raz-Guzman 1992). En cambio, las postlarvas epibénticas de P. setiferus se desplazan hacia la región suroccidental cuando alcanzan los 2-3 mm de LC (Sánchez y Soto 1982), en donde se obtienen sus máximas capturas de fases juveniles (Gracia y Soto 1990). En esta región se registran sustratos finos descubiertos de vegetación con elevado contenido de materia orgánica proveniente del manglar, comunidades con cadenas tróficas cortas (Raz-Guzman y de la Lanza 1991) y condiciones oligo y mesohalinas (Sánchez y Raz-Guzman 1992).

La distribución y crecimiento de los estadios inmaduros de ambas especies se ha analizado con diseños de muestreo que contemplan escalas espacio-temporales amplias que cubrieron la totalidad de la laguna (Aguilar 1985) o sectores amplios de esta (Sánchez y Soto 1982, Alvarez **et al.** 1987). Estas investigaciones se enfocaron a explicar la distribución en relación con la heterogeneidad espacial y temporal de los parámetros fisico-químicos del agua, textura del sedimento y presencia de la vegetación acuática. Así mismo se han estudiado los índices de actividad circadiana de las postlarvas epibénticas y juveniles de P. duorarum (Mier y Reyes **et al.** 1991).

Uno de los principales objetivos de la ecología es determinar los factores que afectan la distribución y densidad de las especies (May 1986). Entre estos factores se incluyen el tiempo, la heterogeneidad y complejidad del habitat, las interacciones entre especies, la estabilidad climática, la productividad, la accesibilidad a la obtención de recursos, más cualquier efecto múltiple (Menge y Sutherland 1976, Wiens 1984, Leber 1985, Menge y Sutherland 1987, Holm 1988). En los invertebrados marinos con larva planctotrófica tanto la selectividad para establecerse en sustratos adecuados como el arreglo físico de los habitats también afecta su distribución (Thorson 1950, Kneib 1984, Connell 1985, Bell y

Westoby 1986a, Worthington **et al.** 1992).

El análisis de la distribución en escalas espacio-temporales adecuadas a la variación de la abundancia de la especie seleccionada es uno de los problemas centrales en la ecología de sistemas estuarinos (Livingston 1987). Esta definición de escalas de análisis es fundamental para plantear hipótesis a comprobar por medio de enfoques experimentales o teóricos, como es el caso de la comprobación de hipótesis sobre la distribución de la fauna en función del valor del habitat, que es el objetivo general de la presente investigación. El valor del habitat se cuantifica con respecto al incremento de la supervivencia y crecimiento de una especie (Minello **et al.** 1990).

Entre los huecos más sobresalientes en la ecología acuática está el análisis no descriptivo de la distribución y abundancia de la flora y fauna litoral en climas tropicales. Esta carencia de análisis con enfoques experimentales y teóricos se magnifica en el caso de este país y tiene implicaciones teóricas y de método regionales y globales. Por lo anterior, en este trabajo se utilizan diseños observacionales y experimentales para comprobar hipótesis, se define una escala de análisis adecuada a la especie seleccionada y se estima el valor del habitat. El valor del habitat para los estadios inmaduros de P. duorarum se evaluó mediante la selectividad del habitat y el efecto de la depredación. Para lograr este objetivo, el trabajo se dividió en tres fases de análisis que se presentan en sus correspondientes capítulos.

En la primera fase se analizó la selectividad de habitat de P. duorarum. En la segunda fase se seleccionó al depredador mediante el análisis del contenido estomacal de la especie de la familia Lutjanidae dominante, ya que los juveniles de esta familia son registrados tanto un componente dominante de la ictiofauna asociada a vegetación en Laguna de Términos (Yañez-Arancibia **et al.** 1985a) como depredadores de camarones peneidos (Harrigan **et al.** 1989,

Hettler 1989). Con los resultados conseguidos en estas dos fases, en la tercera se experimentó con el efecto de la complejidad del habitat y la respuesta funcional sobre la relación entre el pez depredador seleccionado y la presa P. duorarum.

En cada capítulo se presenta información sobre los objetivos particulares, el método aplicado y los resultados con discusión de la fase de análisis correspondiente. Después de esta introducción se describe sucintamente el área de estudio y de experimentación que es la misma en las tres fases de estudio descritas. Al final de este manuscrito se desarrolla una discusión general que integra la información del trabajo y en la cual se abordan aspectos teóricos y conceptuales que conciernen tanto al objetivo general como a los objetivos particulares, método y resultados relevantes obtenidos en cada fase de esta investigación.

AREA DE ESTUDIO

Laguna de Términos ocupa el segundo lugar en extensión entre los sistemas estuarinos localizados en el suroccidente del Golfo de México. Esta Laguna se comunica a la Sonda de Campeche mediante las bocas del Carmen y de Puerto Real y recibe la descarga de los ríos Palizada, Chumpán y Candelaria. El régimen de precipitación registra una época de sequía de febrero a mayo y una de precipitación, con lluvias de junio a septiembre y "nortes" de octubre a enero.

La fase experimental se efectuó en el muelle de la Estación El Carmen del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México ubicado en Estero Pargo. Este Estero tiene una longitud aproximada de 5,300 m con una profundidad promedio de 2 m y presenta amplias variaciones temporales de salinidad. Los aportes de agua dulce se deben al escurrimiento durante la época de lluvias (Ley Lou 1979) y agua con elevada concentración de taninos.

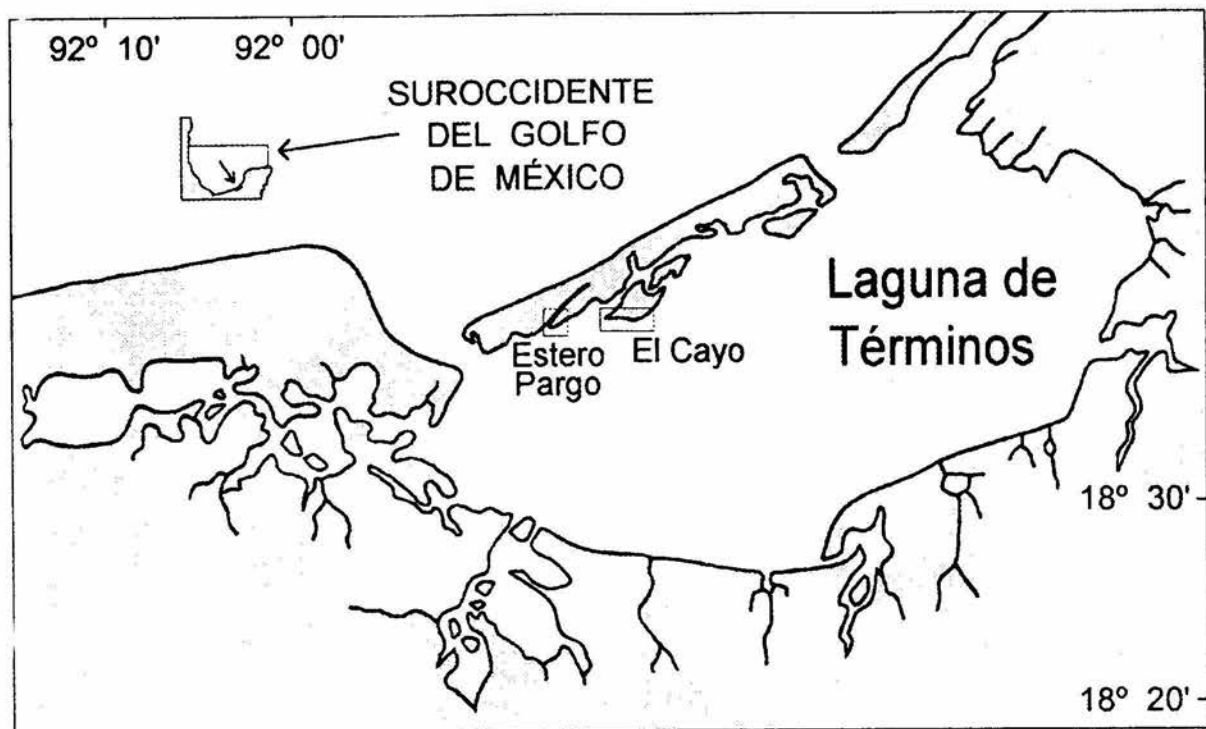


Figura 1. Area de estudio y experimental

La fase observacional y colecta de organismos para los experimentos se realizó en frente a Estero Pargo y en la localidad de El Cayo, ambas localidades se localizan en la región norcentral de la laguna (Fig. 1). El Cayo es un bajo con un área aproximada de 52,900 m², una profundidad promedio menor a 1 m y sustrato cubierto permanentemente por manchones de la fanerógama T. testudinum. Esta localidad se seleccionó para la fase observacional por presentar un alto y continuo reclutamiento de camarones inmaduros, en donde P. duorarum es el peneido dominante (Mier y Reyes *et al.* 1991). Además es una localidad en donde se describe una comunidad de peces lagunares con una alta proporción de lutjanidos durante todo el año (Vargas-Maldonado *et al.* 1981, Yañez-Arancibia *et al.* 1985a).

La región norcentral de la laguna está caracterizada por ser un ambiente polihalino (Sánchez y Raz-Guzman 1992) y en esta se registran durante todo el año densidades elevadas de

macrocrustáceos, en particular camarones peneidos, cangrejos anomuros y braquiuros, y peces (Vargas-Maldonado **et al.** 1981, Yañez-Arancibia **et al.** 1985a, Raz-Guzman **et al.** 1986, Alvarez **et al.** 1987, Raz-Guzman y Sánchez 1992, Sánchez y Raz-Guzman 1992) asociados a extensas praderas de vegetación sumergida dominadas por la fanerógama Thalassia testudinum y en menor densidad por Halodule wrightii, Syringodium filiforme y algas rodofitas. Los sedimentos predominantes son arenosos y limosos y las fuentes de materia orgánica se asocian a la vegetación lagunar con valores de $\delta^{13}\text{C}$ sedimentario entre -14.6 a -17^o/oo (Raz-Guzman y de la Lanza 1991). La vegetación circundante está dominada por manglar.

CAPITULO 1

SELECTIVIDAD DE HABITAT DE Penaeus duorarum

INTRODUCCION

La distribución y densidad de los invertebrados bentónicos, tanto en sustratos suaves como en rocosos, son afectadas entre otros factores, por la selectividad para su establecimiento y reclutamiento en sustratos que incrementen su crecimiento y supervivencia (Thorson 1950, Kneib 1984, Connell 1985), y por la heterogeneidad de estos sustratos adecuados (Bell y Westoby 1986a, Worthington **et al.** 1992).

Las comunidades de invertebrados litorales asociadas a praderas de fanerógamas acuáticas son calificadas de alta diversidad con densidades que frecuentemente son de algunos ordenes de magnitud mayores que en las zonas contiguas sin vegetación (Sheridan y Livingston 1983, Virnstein **et al.** 1983). Usualmente, esta alta diversidad y elevadas densidades se explican en función de que la disponibilidad de alimento es mayor en zonas con vegetación en comparación a cualquier otro tipo de sustrato, y a que las tasas de supervivencia de las presas potenciales se acrecientan (Heck y Crowder 1992).

La distribución de los peneidos inmaduros, sobre todo durante su fase postlarval epibentónica, se ha relacionado con fondos cubiertos con vegetación (Giles y Zamora 1973, Gore **et al.** 1981, Sánchez y Soto 1982, Alvarez **et al.** 1987, Barba **et al.** 1991, Minello y Zimmerman 1991, Sheridan 1992). A diferencia del subgénero Litopenaeus, los camarones del subgénero Farfantepenaeus son asociados a las fanerógamas acuáticas durante toda su fase inmadura (Trent **et al.** 1969, Sánchez y Soto 1982, Zimmerman y Minello 1984, Zimmerman **et al.** 1984, Minello **et al.** 1990, Mier y Reyes **et al.** 1991). El valor de los sustratos con macrofitas para los camarones se relaciona con la disminución de la tasa de

mortalidad por depredación de peces juveniles y a la disponibilidad de alimento, ya sea de origen vegetal o animal (Minello y Zimmerman 1983, 1984, Gleason 1986, Hunter y Feller 1987, Minello *et al.* 1987, Minello y Zimmerman 1991). La selectividad y el valor del habitat son afectados en diversas escalas de variación espacio-temporal que están en función de las diferentes estrategias de alimentación y adaptaciones fisiológicas de los diferentes estados de desarrollo y componentes faunísticos, así como de las interacciones directas e indirectas entre las poblaciones reclutadas y de la amplitud de las fluctuaciones ambientales.

En este capítulo, la hipótesis fue corroborar si los camarones inmaduros de *P. duorarum* seleccionan sustratos cubiertos por fanerógamas acuáticas. El método aplicado incluyó un diseño con escalas espacio-temporales reducidas adecuadas a los patrones de actividad de los camarones. Este diseño permitió comparar los resultados de las observaciones en condiciones de campo con los obtenidos en experimentación, a través del análisis de la variación de la densidad en condiciones extremas de luz en un ciclo diario. Además, en la fase experimental se estimó el efecto del incremento de la densidad sobre la selectividad.

METODO

La selectividad de habitat se analizó mediante dos enfoques, un observacional y otro experimental en acuarios. Ambos enfoques se fundamentaron en que la selectividad de *P. duorarum* es afectada por sus ritmos de actividad circadiana. Los principales factores sincronizantes de los ritmos circadianos de esta especie son la variación diaria de la intensidad de la luz (Fuss y Ogren 1966, Hughes 1968, Subrahmanyam 1976, Reynolds y Casterlin 1979, Mier y Reyes *et al.* 1991) y la variación de la salinidad relacionada con el efecto de la amplitud de la marea (Subrahmanyam 1976). Al respecto de lo anterior, las condiciones extremas de actividad circadiana de *P. duorarum* son máximas en el periodo de oscuridad

durante la marea alta y son mínimas en iluminación durante la marea baja (Subrahmanyam 1976), por lo cual los muestreos en la fase observacional se restringieron a cubrir ambas condiciones de actividad extremas.

Enfoque Observacional. Los muestreos se efectuaron en la localidad de El Cayo, cuya ubicación, características y criterios de selección se describieron en el área de estudio (pág. 5).

Los camarones se colectaron con una red de arrastre tipo Renfro (Renfro 1962) con una abertura de boca de 2 m y una luz de malla de 0.8 mm. Esta red se arrastró 25 m lineales con lo que se cubrió un área de barrido de 50 m².

Las fases epibénticas y juveniles de P. duorarum se determinaron con los criterios taxonómicos propuestos por Williams (1959), Ringo y Zamora (1968) y Pérez-Farfante (1970).

El diseño de muestreo se fundamentó en un modelo de análisis de varianza (ANDEVA) con tres factores. Los factores considerados fueron la variación estacional (sequía y precipitación), y las condiciones extremas de actividad (iluminación-bajamar y obscuridad-pleamar) y de complejidad de habitat (presencia y ausencia de vegetación). Bajo estas condiciones se efectuaron 36 arrastres en total, el 67% en la época de sequía y el resto en la de precipitación. El número de muestras entre las condiciones extremas de iluminación y de complejidad de habitat fueron iguales dentro de cada temporada.

Las variables dependientes utilizadas en los ANDEVA fueron la densidad (ind/m²), la biomasa (g/m²) y la LC (pág. 1) promedio. Debido a la amplia varianza de las dos primeras variables, estas se transformaron con logaritmos naturales de (n+1). Los ANDEVA se efectuaron con el siguiente modelo lineal:
ind/m² o g/m² o

LC=constante+temporada+vegetación+luz+temporada*vegetación+temporada*luz+vegetación*luz+temporada*vegetación*luz y se analizaron con el programa Systat (1985). Las comparaciones múltiples entre los promedios se analizaron mediante la prueba de Tukey (Méndez 1976).

Fase Experimental en Acuarios. Los experimentos se efectuaron en el muelle de la Estación El Carmen (pág. 4). En estos experimentos se utilizaron nueve unidades experimentales con un área de 0.3 m^2 y un volumen de 0.75 m^3 . Las esquinas de los acuarios se redondearon para evitar la congregación de organismos. El sistema de circulación consideró un intercambio total del agua con bombeo en lapsos de 4 a 6 horas, con lo cual la mortalidad de los organismos sometidos a experimentación fue de cero y las condiciones de salinidad, temperatura y concentración de oxígeno resultaron similares a las del estero ($p < 0.05$). El fondo de los acuarios se cubrió con arena limosa, una mitad con T. testudinum y la otra mitad desprovista de vegetación. La densidad de la vegetación (167 tallos/m^2) se mantuvo constante.

Los estadios inmaduros de P. duorarum se colectaron al oscurecer en frente de Estero Pargo en sustratos cubiertos con T. testudinum (pág. 4). En esta colecta se utilizó la red tipo Renfro descrita con anterioridad. La muestra se vació en un contenedor con agua del sitio de colecta y los camarones se separaron del resto de los organismos en ese momento. El agua del contenedor se intercambió cada 10 minutos para evitar problemas con la concentración de oxígeno disuelto.

El análisis de la selectividad (número de camarones observados en el sustrato con vegetación) y de la actividad (número de camarones detectados en la columna de agua) se efectuó por medio de un diseño de bloques completamente aleatorizado que incluyó tres tratamientos de densidad y dos bloques de condiciones extremas de luz (iluminación y oscuridad) con tres réplicas por tratamiento-bloque. Las densidades utilizadas fueron de 3.3, 6.7 y 10 ind/m^2 .

En cada condición extrema de iluminación se efectuaron tres observaciones de selectividad y actividad.

Para cuantificar la selectividad y la actividad se aplicó un modelo logístico con variables de respuesta ordinales (Agresti 1984), mediante una distribución probabilística binomial con una proporción entre la selectividad o actividad y el número total de camarones como denominador binomial. La función de enlace fue logística ($n = \log\{\mu/(n-\mu)\}$). El procedimiento para evaluar el efecto de las diferentes condiciones sobre la selectividad y la actividad fue mediante una regresión por pasos usando la diferencia de la "devianza" en una prueba de x^2 y pruebas de t student al dividir el estimador entre el error estandar (Payne 1986, Healy 1988).

RESULTADOS

Enfoque Observacional. Los estadios inmaduros de P. duorarum representaron el 97 y 99% de la captura total de camarones, que fue de 554 organismos con un peso equivalente de 53.95 g. El 79% de los camarones de P. duorarum fueron postlarvas epibénticas con una LC promedio de 3.1 mm y el restante 21% correspondió a juveniles con un promedio de 8.5 mm de LC. La LC promedio total fue de 4.2 mm.

La variación estacional de la densidad mostró una tendencia a ser mayor durante la temporada de secas (Tabla 1), sin embargo esta diferencia no resultó significativa, al igual que el efecto múltiple de las posibles combinaciones (Tabla 2).

Las máximas densidades se obtuvieron en horas de obscuridad en sustratos cubiertos por vegetación, seguidas alternativamente por los valores de densidad correspondientes a los muestreos efectuados en horas de iluminación en vegetación u obscuridad en ausencia de vegetación (Tabla 1).

TABLA 1. Promedio y varianza de la densidad de Penaeus duorarum.
(SV=sin vegetación, CV=con vegetación;
números entre paréntesis= $\ln\{n+1\}$).

	SEQUIA		PRECIPI TACION	
	ILUMINACION BAJAMAR	OBSCURIDAD PLEAMAR	ILUMINACION BAJAMAR	OBSCURIDAD PLEAMAR
SV	2.57 (0.4±0.09)	3.71 (0.5±0.1)	0.33 (0.1±0.02)	4.67 (0.6±0.2)
CV	12.7 (0.8±0.3)	49.71 (1.2±0.8)	3.67 (0.6±0.02)	29.67 (1.4±0.03)

TABLA 2. Selectividad de Penaeus duorarum (ind/m²).
(* valores significativos $p < 0.05$)

FUENTE DE VARIACION	F	P
temporada (temp)	0.026	0.873
vegetación (veg)	9.949	0.003 *
iluminación (ilum)	5.410	0.027 *
temp*veg	0.31	0.581
temp*ilum	1.11	0.3
veg*ilum	0.663	0.422
temp*veg*ilum	0.003	0.960

TABLA 3. Biomosas (g/m²) promedio de Penaeus duorarum
(SV=sin vegetación, CV=con vegetación;
números entre paréntesis= $\ln\{n+1\}$).

	SEQUIA		PRECIPI TACION	
	ILUMINACION BAJAMAR	OBSCURIDAD PLEAMAR	ILUMINACION BAJAMAR	OBSCURIDAD PLEAMAR
SV	0.07 (0.03 ±0.001)	1.61 (0.26±0.1)	0.002 (0.001±0.00.)	0.55 (0.16±0.03)
CV	1.34 (0.2±0.09)	6.01 (0.57±0.3)	0.03 (0.01±0.001)	3.31 (0.56±0.06)

Los estadios inmaduros de P. duorarum resultaron ser significativamente selectivos sobre sustratos cubiertos por vegetación (Tabla 2). Esta selectividad se reflejó en que la densidad de los camarones en vegetación acuática aumentó 7.8 veces en comparación a la obtenida en sustratos sin vegetación. La

variación diaria de la intensidad de la luz aunada al efecto de la amplitud de la marea afectó significativamente la captura de estos peneidos (Tabla 2). En condiciones de obscuridad con pleamar la densidad de camarones resultó 2.9 veces mayor que en la condición contrastante. Este resultado confirmó la actividad nocturna de esta especie de camarones.

Al igual que la densidad, las biomásas promedio máximas ocurrieron durante los periodos de obscuridad en sustratos cubiertos por vegetación (Tabla 3). La biomasa de camarones en vegetación y en obscuridad-pleamar resultó 4.7 y 3.8 veces mayor que la colectada en sustratos sin vegetación y en iluminación-bajamar, respectivamente. Con respecto a la selectividad de esta especie para establecerse en fondos con vegetación y al efecto de las condiciones de iluminación asociadas a la amplitud de la marea confirman los resultados obtenidos con la densidad (Tabla 4).

TABLA 4. Selectividad de Penaeus duorarum (g/m²)
(* valores significativos $p < 0.05$)

FUENTE DE VARIACION	F	P
temporada (temp)	0.579	0.452
vegetación (veg)	3.950	0.055 *
iluminación (ilum)	7.1	0.012 *
temp*veg	0.051	0.823
temp*ilum	0.097	0.757
veg*ilum	1.058	0.311
temp*veg*ilum	0.392	0.536

Las LC promedio mayores se calcularon para los periodos de obscuridad. En marzo las LC promedio resultaron mayores a las de noviembre y la LC promedio correspondiente a obscuridad en sustratos sin vegetación fue la mayor, lo cual no sucedió en noviembre (Tabla 5). Sin embargo, la variación estacional y entre condiciones extremas de vegetación e iluminación de la LC no fue significativa ($p > 0.06$). Este resultado se explica en función de la marcado traslape entre las tallas de las diferentes condiciones, ya

que la LC fluctuó de 1.5 a 11.4 mm en iluminación y de 1.5 a 19.4 mm en oscuridad, mientras que la LC varió entre las temporadas de 1.5 a 19.4 en secas y de 1.5 a 16 mm en precipitación.

La variación no significativa entre la talla y las diferentes condiciones implica que en estas escalas espacio-temporales de observación no se identificó una repartición de recursos vinculada a la talla. La repartición de recursos se detectó en las variaciones diarias de los peneidos inmaduros relacionadas con al menos con cuatro intervalos de tallas (dos para postlarvas y dos para juveniles), como lo proponen Mier y Reyes et al. (1991) para escalas temporales de horas.

TABLA 5. Promedio y varianza de la longitud cefalotorácica (mm) de Penaeus duorarum

	SEQUIA		PRECIPI TACION	
	ILUMINACION BAJAMAR	OSCURIDAD PLEAMAR	ILUMINACION BAJAMAR	OSCURIDAD PLEAMAR
SV	3.6±0.3	5.9±1.1	1.6±0.001	4.2±0.001
CV	3.7±0.3	3.9±0.1	2.1±0.001	4.2±0.02

Fase Experimental. El intervalo de tallas de los camarones utilizados en esta fase fué de 5.5 a 19 mm de LC con un peso que fluctuó entre 0.3 y 3.4 g.

Los estadios inmaduros de P. duorarum resultaron selectivos sobre los sustratos cubiertos con la fanerógama T. testudinum, ya que el 93% del total de los camarones utilizados en esta fase experimental estuvieron en la zona de los acuarios cubierta con vegetación. La presencia de los camarones en la vegetación aumentó 13 veces en promedio en comparación con los sustratos sin vegetación y fué mayor a la obtenida en la fase observacional.

La selectividad de P. duorarum fue afectada significativamente ($\chi^2=20.09$; $p<0.001$) por la actividad asociada a la variación

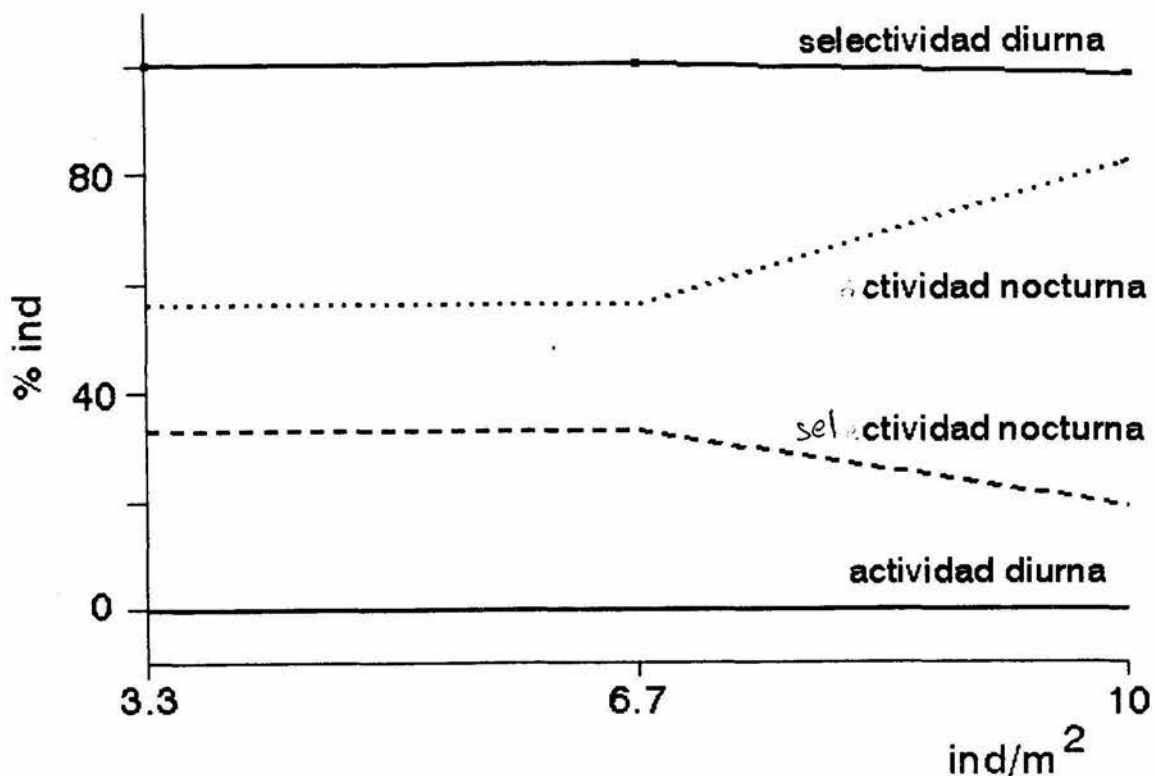


Figura 2. Selectividad y actividad de *Penaeus duorarum*

extrema de la iluminación. Durante el periodo de obscuridad la selectividad de los camarones disminuyó significativamente ($t=3.06$; $p<0.001$) con respecto a la de iluminación por un factor de 1.4 veces. Esto significó que durante el periodo de iluminación del 96 al 100% de los camarones se observaron en sustratos con vegetación. En cambio, en condiciones de obscuridad el 32% de los camarones se desplazaron hacia la zona desprovista de vegetación y la máxima selectividad (82%) ocurrió en condiciones de máxima densidad (Fig. 2). La disminución de la selectividad durante la obscuridad se relaciona con el incremento de la actividad de estos camarones durante la noche.

La variación de la densidad de los camarones no afectó significativamente su selectividad ($\chi^2=2.89$; $p>0.05$). La frecuencia de los camarones presentes en vegetación se mantuvo igual en condiciones de densidad baja e intermedia (78%) con un aumento en

densidad alta (89%), sin embargo, este incremento en densidad alta no afectó significativamente la selectividad ($t=0.7895$; $p>0.05$).

Los camarones resultaron activos sólo durante el periodo de obscuridad ($\chi^2=21.5$; $p<0.001$). La actividad de los camarones no fue explicada significativamente por la variación de la densidad. En forma contraria a lo ocurrido con la selectividad, la actividad se mantuvo constante (33%) en densidad baja e intermedia con un marcado decremento (19%) en condiciones de máxima densidad (Fig. 2)

En los resultados experimentales se observó que durante el periodo de obscuridad la permanencia de los camarones en fondos cubiertos por vegetación disminuyó entre un 18 y 44%. Esta selectividad estuvo relacionada con el incremento de la actividad, ya que durante las horas de iluminación la selectividad fue prácticamente del 100%. Así mismo, en condiciones de máxima densidad la selectividad aumentó mientras que los camarones resultaron menos activos.

En ambos enfoques del diseño la selectividad de los camarones fue afectada por las condiciones de iluminación y vegetación. Sin embargo, en el observacional la selectividad se incrementó en condiciones de obscuridad en sustratos cubiertos por vegetación, lo cual no sucedió en el experimental. Esta diferencia de selectividad se atribuye al espacio reducido de los acuarios y a la eficiencia del colector utilizado durante el enfoque observacional. Ambas causas se discuten en la página 23 de este capítulo.

DISCUSION

Los factores que afectan la distribución de los invertebrados, en particular de los peneidos inmaduros, en sistemas lagunares costeros en latitudes tropicales como es el caso de Laguna de Términos, es aún un problema a resolver. Dentro de esta problemática a analizar destaca evaluar el valor del habitat, lo

que conduce como paso inicial la estimación de la influencia que tiene la selectividad del habitat con respecto a su variación espacio-temporal.

Anteriormente, la distribución y estructura de las poblaciones de camarones inmaduros reclutados en Laguna de Términos se analizaron con diseños observacionales que permitieron cubrir la marcada heterogeneidad ambiental de esta laguna con una escala de tiempo anual que incluyó la variación estacional (Sánchez y Soto 1982, Aguilar 1985, Alvarez **et al.** 1987). En la base de los resultados descritos en las tres investigaciones citadas se propone que la utilización espacial de las dos especies dominantes de camarones (P. duorarum y P. setiferus) en Laguna de Términos es diferencial (pág. 1), y que su patrón de distribución ésta influido principalmente por la heterogeneidad física dada por las asociaciones de fanerógamas acuáticas y en menor grado por la variación temporal de la salinidad.

En el Cayo, la dominancia de P. duorarum, sobre P. setiferus coincide con registros de los patrones de distribución de estos dos peneidos en Laguna de Términos. P. duorarum se establece y recluta durante toda su fase lagunar en sustratos cubiertos por fanerógamas acuáticas, sobre todo en las regiones norcentral y noreste (pág. 1). En cambio, aunque P. setiferus inicialmente se establece y recluta en las mismas regiones y sustratos, migra hacia el suroeste que presenta condiciones ambientales contrastantes (pág. 2).

La emigración hacia sustratos sin vegetación de las postlarvas epibénticas de P. setiferus se atribuyó a un proceso de competencia interespecífica (Sánchez y Soto 1982), similar al comprobado para esta especie y P. aztecus en Texas (Giles y Zamora 1973). Esta emigración hacia zonas desprovistas de vegetación explica su densidad mínima en la zona norte de la laguna (Sánchez y Soto 1982, Aguilar 1985, Alvarez **et al.** 1987). En Texas, la emigración se atribuye a la estrategia de P. setiferus de presentar una tasa de

crecimiento mayor que P. aztecus, aunada a tener la capacidad de explotar una amplia variedad de alimento de origen vegetal y animal (Minello y Zimmerman 1991).

La influencia no significativa de la variación estacional en la densidad de los camarones inmaduros de P. duorarum, en contraste con el efecto significativo de las condiciones extremas de actividad circadiana sobre la densidad obtenida al combinar el efecto de la iluminación con el de la marea, permitió comprobar parte del modelo propuesto por Mier y Reyes *et al.* (1991). Estos autores desarrollaron el modelo para los camarones inmaduros de esta especie asociados a fanerógamas acuáticas en Laguna de Términos. El modelo se basó en un diseño observacional que abarcó la variación espacial en dos localidades y la temporal en dos escalas (la estacional y la circadiana). Ellos concluyeron que el factor que determina la variación espacio-temporal de la densidad y biomasa de las postlarvas epibénticas y juveniles fue la actividad circadiana de estos camarones.

Los resultados del modelo de Mier y Reyes *et al.* (1991), aunados a los obtenidos en este capítulo, permiten definir la escala de tiempo nocturna en ciclos diarios (24 hrs) como la apropiada para analizar la variabilidad de los camarones inmaduros de esta especie. La definición de esta escala de variación poblacional para P. duorarum se considera imprescindible, ya que la definición de escalas es considerada uno de los problemas centrales a resolver en el análisis ecológico de flora y fauna estuarina (Livingston 1987) y en general de sistemas litorales tanto a nivel poblacional y de comunidad como de sistema. Principalmente en sistemas litorales tropicales, en donde la variación circadiana de la densidad de organismos y parámetros fisico-químicos es en ocasiones mayor que la estacional, aunque para sistemas litorales se plantee que las variaciones interanuales suelen tener mayor magnitud que las estacionales (Virnstein 1990).

La utilización de escalas de tiempo diarias parece contraponerse a los autores que proponen la aplicación de escalas interanuales para la obtención de datos y análisis de los sistemas estuarinos (Coull 1985, Wolfe **et al** 1987, Virnstein 1990). Sin embargo, ambas se complementan pues la variación circadiana permite resolver hipótesis acerca de los factores que determinan o regulan la selectividad y valor del habitat, evitando la variancia producida al incluir la variación estacional. En cambio, las escalas interanuales son útiles para interpretar como las variaciones a corto plazo afectan las fuentes y disponibilidad de los recursos bióticos de los sistemas estuarinos (Flint 1985), lo que permite proponer e implementar modelos de conservación y uso de estas poblaciones a largo plazo relacionadas con la variación de los ambientes estuarinos (Wolfe **et al** 1987).

La definición de la escala de estudio a nivel espacial permite evaluar con menor interferencia los factores que afectan la selectividad de los camarones. La observación de la distribución de los camarones en espacios reducidos que abarcan las condiciones extremas de presencia-ausencia de vegetación disminuyen el sesgo producido por la variación espacial al incluir otros factores ambientales y ecológicos vinculados a la heterogeneidad de la laguna que influyen sobre la distribución. La variación de los resultados producidos en función de la escala espacial utilizada se ha documentado para otras comunidades estuarinas (Virnstein 1990, Worthington **et al.** 1992)

La actividad circadiana de los crustáceos decápodos en diferentes estadios de desarrollo es afectada directamente por la intensidad de luz como el factor sincronizante (Aréchiga y Naylor 1976, Naylor 1988). Frecuentemente, la mayoría de los decápodos son activos durante el periodo de obscuridad (Allen 1972, Moller y Jones 1975, de Coursey 1983, Bauer 1985, Forbes y Benfield 1986, Dall **et al.** 1990). En particular, los camarones inmaduros y adultos de P. duorarum son registrados con actividad preferentemente nocturna

(pág. 8).

La máxima captura y actividad nocturna de P. duorarum registrada observacional y experimentalmente en Laguna de Términos coincide con otros resultados para juveniles de la misma especie (Hughes 1968, Reynolds y Casterlin 1979). Estos autores, la actividad máxima la relacionaron experimentalmente con la penumbra. El primer autor propuso que la transición iluminación-obscuridad es el componente más importante que mantiene la sincronía entre la oscilación interna y el ciclo externo de iluminación-obscuridad. Sin embargo, los máximos índices de actividad de peneidos asociados a fanerógamas acuáticas se presentaron durante diferentes intervalos de horas del periodo de obscuridad, con una amplia varianza que impidió plantear un modelo de actividad (Mier y Reyes et al. 1991).

Anteriormente, en forma experimental se comprobó que la máxima actividad de P. duorarum ocurrió durante la obscuridad en condiciones de marea alta, en contraste con la mínima actividad en condiciones de iluminación con marea baja y que la actividad diurna-nocturna es endógenamente controlada mientras que los ritmos vinculados a la marea requieren de marcadores externos sincronizadores (Subrahmanyam 1976). Sus resultados están de acuerdo con el enfoque observacional de este trabajo y concuerda con Fuss y Ogren (1966) quienes registraron que la actividad locomotora de P. duorarum persiste bajo condiciones constantes de iluminación.

El incremento de la actividad de los estadios inmaduros de P. duorarum asociada a ciclos mareales se ha vinculado a su respuesta a reducidos cambios de 2 a 3^o/oo de salinidad (Hughes 1969). Esta respuesta a la salinidad es a consecuencia de la emigración los camarones juveniles hacia la plataforma continental con la corriente de reflujo de marea (Hughes 1972). Sin embargo, debido a la marcada variación de la respuesta a los cambios de salinidad no

se concluye que este parámetro fisicoquímico sea el único factor sincronizante (Hughes 1969, Allen 1972).

Otros factores que afectan los ritmos locomotores de los camarones son los requerimientos del sustrato, hábitos de enterramiento, la temperatura y el fotoperiodo (Fuss y Ogren 1966, Aldrich *et al.* 1968, Moller y Jones 1975, Subrahmanyam 1976). Estos factores relacionados a la actividad circadiana y variación diaria de la marea de los camarones inmaduros afectan su distribución pues inciden en la selectividad y valor del habitat, movilidad (inmigración, migración dentro del estuario y emigración) y tolerancias fisiológicas.

El valor del habitat se evalúa en como éste afecta al crecimiento y a la supervivencia (Minello y Zimmerman 1991), lo que se refleja en forma diferencial a nivel intraespecífico (ontogénicamente) e interespecífico. El valor de la selectividad se ha correlacionado entre el incremento de la densidad y la diversidad faunística con la complejidad cualitativa del habitat (Stoner y Lewis 1985). El aumento de la supervivencia asociada a la complejidad estructural del habitat se ha comprobado para sustratos rocosos (Coull y Wells 1983, Witman 1985) y sustratos suaves (Woodin 1978, Heck y Orth 1980, Leber 1985, Nelson y Bonsdorff 1990, Zimmerman *et al.* 1990).

La mayor abundancia y riqueza faunística en sustratos con mayor complejidad estructural, como los cubiertos con vegetación acuática, se refleja en el aumento considerable de la abundancia y riqueza específica en sustratos con macrofitas en comparación con los adyacentes desprovistos de esta (Stoner *et al.* 1983, Virnstein *et al.* 1983, Zimmerman *et al.* 1984, Heck y Thoman 1984). Este incremento de abundancia y riqueza faunística en sustratos con vegetación se enlaza con mayor frecuencia a la complejidad cualitativa y cuantitativa del habitat. La cualitativa se refiere a la arquitectura de la vegetación que se refleja en la disponibilidad de alimento y espacio, preferencia de habitat,

interacciones competitivas y supervivencia diferencial por depredación (Savino y Stein 1982, Summerson y Peterson 1984, Stoner y Lewis 1985, Leber 1985, Williams *et al.* 1990), aunque se plantea que algunos peracáridos son capaces de separar y combinar su uso como refugio y como alimento (Buschmann 1990). Mientras que, la cuantitativa (biomasa y área de superficie) influye en menor grado, aunque ambas están asociadas (Stoner y Lewis 1985).

Entre los factores que forman la complejidad del habitat, la utilización de sustratos con vegetación por disponibilidad de alimento se ha comprobado para camarones (Hunter y Feller 1987, Kitting *et al.* 1984, Minello y Zimmerman 1991) y para otros invertebrados y peces juveniles (Morgan 1980, Fry *et al.* 1987, Heck y Weinstein 1989, Hettler 1989).

La depredación y la perturbación son consideradas determinantes en la abundancia y distribución de las comunidades en sustratos suaves y duros (Menge 1976, Menge y Sutherland 1976, Woodin 1978, Holland *et al.* 1980, Leber 1985, Miller y Carefoot 1989, Posey y Hines 1991). En el caso de comunidades distribuidas en vegetación acuática el valor de este habitat se ha relacionado a la reducción de la tasa de depredación, lo cual se ha descrito para anfípodos (Stoner 1982), carideos (Coen *et al.* 1981, Heck y Thoman 1981, Morgan 1980, Main 1987), camarones peneidos juveniles (Minello y Zimmerman 1983, Minello *et al.* 1989), anomuros y braquiuros (Heck y Wilson 1987, Wilson *et al.* 1990) y peces (Stoner 1983, Savino y Stein 1982, Nelson y Bonsdorff 1990).

La selectividad de macrocrustáceos, en particular peneidos inmaduros para establecerse sobre sustratos cubiertos con vegetación se ha observado para peneidos inmaduros en el Indo-Pacífico Oeste (Coles *et al.* 1987, Poiner *et al.* 1987) y para *P. duorarum*, *P. aztecus* y *P. setiferus* (Zimmerman y Minello 1984, Zimmerman *et al.* 1984, Cárdenas 1989, Holmquist *et al.* 1989, Barba *et al.* 1991, Mier y Reyes *et al.* 1991, Minello y Zimmerman 1991,

Sheridan 1992, Flores 1993, Sánchez y Soto 1993) que son las tres especies de camarón dominantes en los sistemas litorales del suroccidente del Golfo de México (pág. 1).

Para P. aztecus se ha demostrado preferencia para reclutarse en sustratos cubiertos por Spartina alterniflora (Trent et al. 1969, Zimmerman y Minello 1984, Zimmerman et al. 1984), Ruppia maritima (Sánchez y Soto 1993), y en general por sustratos cubiertos por vegetación de marisma en zona intermareal y fanerógamas acuáticas (Minello y Zimmerman 1991). La selectividad de habitat de este peneido se explica en función de que es un carnívoro obligado que se alimenta de la fauna reclutada en la vegetación y utiliza la estructura física de la misma para protección en contra de depredadores (Minello y Zimmerman 1991).

La selectividad de P. setiferus para establecerse en sustratos cubiertos con vegetación acuática es variable. Por un lado, su distribución se ha relacionado con la presencia de Ruppia maritima y Halodule wrightii con macroalgas (Flores 1993, Sánchez y Soto 1993). Por otro lado, la mayoría de los autores han registrado que las fases inmaduras de P. setiferus no presentan una marcada selectividad por sustratos cubiertos (Sánchez y Soto 1982, Zimmerman y Minello 1984, Minello y Zimmerman 1985). En esta especie la ausencia de selectividad se atribuye a la emigración hacia zonas desprotegidas por procesos densodependientes con alguna especie del subgénero Farfantepenaeus (Giles y Zamora 1973, Sánchez y Soto 1982). A pesar de que falta información para explicar su interacción con el habitat, P. setiferus depende en menor grado de los sustratos con vegetación pues es omnívora con mayores posibilidades de incorporar material vegetal en su dieta (McTigue y Zimmerman 1991). Así mismo, sus adaptaciones para evadir la depredación están relacionadas con una tasa de crecimiento mayor que la de P. aztecus y no con la utilización de la estructura física de la vegetación (Minello y Zimmerman 1991).

La selectividad de los estadios inmaduros de P. duorarum para establecerse en sustratos cubiertos por fanerógamas acuáticas se ha registrado en campo (Gore *et al.* 1981, Sánchez y Soto 1982, Holmquist *et al.* 1989, Barba *et al.* 1991, Mier y Reyes *et al.* 1991, Flores 1993, Sheridan 1992) y comprobado experimentalmente en esta investigación. Esta especie es un componente faunístico dominante en algunos de los sistemas litorales del Golfo de México (Holmquist *et al.* 1989, Barba *et al.* 1991, Sheridan 1992, Flores 1993, Alvarez *et al.* inédito), y es considerada tanto un depredador importante de nemátodos, poliquetos, otros decápodos y epifauna distribuida en macrofitas (Nelson 1981, Leber 1985, Nelson y Capone 1990) como una presa de algunos peces juveniles distribuidos en vegetación acuática (Harrigan *et al.* 1989, Hettler 1989).

La disminución de la selectividad de P. duorarum durante el periodo de obscuridad en los resultados experimentales se atribuye a dos causas. La primera relacionada al espacio de los acuarios, ya que al incrementarse la actividad en la condición de obscuridad los camarones colocados en un espacio reducido se mueven al sustrato sin vegetación. Esta explicación no coincide con el marcado aumento de la selectividad en condiciones de máxima densidad y con la mayor selectividad obtenida con el enfoque experimental que con el observacional (13 y 7-8 veces, respectivamente), lo que indica la ausencia de un desplazamiento por densodependencia. En contraste, la segunda causa se debe a que la disminución de la selectividad también se registra en la naturaleza, pero la varianza asociada a la eficiencia de la red de arrastre enmascara la diferencia.

Sin embargo, la variación entre la selectividad de P. duorarum y las condiciones extremas de iluminación abre una serie de preguntas que se pueden analizar mediante aproximaciones experimentales que consideren la respuesta individual en cuanto a sus requerimientos de tiempos de alimentación y gastos energéticos por otros procesos como perturbación.

La significativa selectividad de *P. duorarum* para establecerse en sustratos con vegetación confirman los resultados mencionados. Sin embargo, falta comprobar si la causa de esta selectividad es la disponibilidad de alimento vegetal o animal asociado a este tipo de habitat o a otro factor como la complejidad estructural del habitat que les permita acrecentar su supervivencia al disminuir la tasa de depredación. Entre los factores vinculados a la complejidad estructural del habitat están la capacidad de sostener altas densidades de camarones a consecuencia de la disminución en la intensidad de competencia intra e interespecífica o la distribución en parches de la vegetación que teóricamente disminuye la intensidad de depredación y permite coexistencia (Hanski 1981). De estas preguntas algunos resultados conseguidos con enfoques observacionales y experimentales se han contestado parcialmente para *P. aztecus* (Hunter y Feller 1987, Minello *et al.* 1989, Minello y Zimmerman 1991).

En Laguna de Términos, la comprobación observacional y experimental de la selectividad por sustratos cubiertos con vegetación de los estadios inmaduros de *P. duorarum* permite plantear hipótesis y diseños concretos para analizar con mayor profundidad los factores que afectan el valor de la vegetación como habitat (Capítulo 3). Otro resultado importante es la definición de la escala espacial y temporal en el análisis de la distribución de esta especie. Ambos resultados aportan avances sobre la dinámica de esta especie, la cual en su fase inmadura es un componente faunístico dominante en otros sistemas lagunares del suroccidente del Golfo de México (pág. 23).

CAPITULO 2.

HABITOS ALIMENTICIOS DEL DEPRDADOR Lutjanus apodus (OSTEICHTHYES: LUTJANIDAE).

INTRODUCCION

Los peces asociados a vegetación sumergida se clasifican con respecto a su ocurrencia temporal y utilización del microhabitat en epibénticos y especies de la columna de agua (Kikuchi y Pérès 1977). Los epibénticos son residentes permanentes de los parches y probablemente con una utilización restringida del habitat (Sogard **et al.** 1987) y los de la columna de agua se caracterizan por una marcada movilidad entre parches y áreas adyacentes (Sogard **et al.** 1989a).

El análisis del contenido estomacal de los peces juveniles reclutados en vegetación acuática es de utilidad para determinar cualitativamente su papel en la cadena alimenticia (Harrigan **et al.** 1989). Estos análisis basados en muestreos observacionales permiten resolver con diseños experimentales hipótesis sobre su interacción como depredadores de otros peces e invertebrados. La selección de un depredador es relevante para plantear hipótesis que permitan estimar que factores están regulando la estructura de las comunidades de invertebrados y peces distribuidos en vegetación, sobre todo en sistemas litorales tropicales en donde la información es aún limitada.

Las especies de la familia Lutjanidae son reconocidas como depredadores de crustáceos y peces (Weinstein y Heck 1979, Yañez-Arancibia y Sánchez-Gil 1986, Heck y Wilson 1987, Rivera 1990). En su fase juvenil su dieta está compuesta principalmente de anfípodos, camarones y pequeños cangrejos asociados a vegetación acuática (Odum y Heald 1972, Heck y Wilson 1987, Harrigan **et al.** 1989, Heck y Weinstein 1989, Hettler 1989).

En Laguna de Términos se han registrado seis especies de lutjanidos (Yañez-Arancibia *et al.* 1985a) de las cuales Lutjanus griseus es un componente dominante en áreas en donde interaccionan fanerógamas marinas con manglar (Yañez-Arancibia *et al.* 1985b). Estas seis especies se agruparon como consumidores de tercer orden, con una distribución relacionada a regiones caracterizadas por sustratos cubiertos por fanerógamas acuáticas en ambientes euhalinos (Vargas-Maldonado *et al.* 1981, Yañez-Arancibia *et al.* 1985a, Yañez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986).

El objetivo particular en este capítulo consiste en la adecuada selección de un depredador de la familia Lutjanidae, para lo cual se necesitan cumplir dos condiciones. La primera que sea un componente dominante de esta familia, y la segunda que presente una distribución espacio-temporal sobrepuesta con P. duorarum. Entonces, si se cumplen las dos condiciones anteriores y si los camarones peneidos son un componente dominante de la dieta del lutjanido seleccionado, este pez puede ser considerado dentro de un diseño experimental que analice la influencia de la depredación en la distribución de los peneidos inmaduros asociados a sustratos con fanerógamas acuáticas, que es el objetivo particular de la tercera fase de esta investigación (pág. 4).

METODO

Los muestreos se efectuaron en la periferia del bajo de El Cayo, cuya ubicación, características y criterios de selección se describieron en el área de estudio.

El muestreo se diseñó para cubrir dos propósitos. El primero contempló la selección del lutjanido dominante y el segundo el reconocimiento del patrón alimenticio de la especie seleccionada con respecto a una escala espacial reducida, similar a la utilizada para P. duorarum (Capítulo 1). Por lo anterior, este diseño abarcó condiciones extremas de presencia-ausencia de vegetación, así como

a una escala temporal circadiana que implicó condiciones extremas de iluminación-obscuridad. El diseño de colecta incluyó 27 arrastres en condiciones de iluminación (71%) y obscuridad (29%) y en sustratos con vegetación (58%) y sin ella (42%).

Los arrastres se efectuaron con una red de prueba camaronera con una abertura de boca de 4.8 m y una luz de malla de 1.25 cm. La red se arrastró durante 3 min. El área de barrido promedio calculada para cada arrastre con un 60% de abertura de boca fue de 662.4 m².

El análisis del contenido estomacal utilizado se efectuó mediante el método gravimétrico, determinando el peso húmedo. Windell y Bowen (1978) consideran ventajoso utilizar este método con peso seco, sin embargo por la cantidad mínima del contenido estomacal no fué factible efectuarlo con precisión.

Los componentes del contenido estomacal se agruparon en seis categorías alimenticias: carideos, peneidos, el cangrejo xanthido Dyspanopeus texanus, restos de braquiuros, restos de decápodos, y restos no identificados (RNI). Las categorías alimenticias se jerarquizaron mediante el análisis gráfico de Olmstead-Tukey (Sokal y Rohlf 1969), cuyos resultados se resumen en la tabla 7.

Los caracteres taxonómicos propuestos por Chace (1972) para carideos, Pérez-Farfante (1970) para camarones peneidos y Rathbun (1930) para xanthidos se utilizaron para la identificación de los organismos del contenido estomacal. Los lutjanidos se identificaron siguiendo los caracteres propuestos por Castro-Aguirre (1978) y Reséndez (1981). La longitud patrón (LP) de los peces se midió en mm.

RESULTADOS

Distribución espacio-temporal. Lutjanus apodus representó en número el 96% de las especies colectadas de la familia lutjanidae con una

densidad y biomasa promedio de captura por arrastre de 0.002 ind/m² y 0.1 g/m². Las especies Lutjanus analis y L. griseus sumaron el 4% restante. La captura total de L. apodus fue de 42 organismos con un peso de 1,764 g, lo que representó el 3 y 4% del total de 1,245 peces con un peso de 46,781 g.

El peso total calculado para este pez durante los arrastres nocturnos representó el 84% y su promedio fue significativamente mayor que el diurno (t; p<0.05). También, en la abundancia promedio se estimó una diferencia significativa (t; p<0.05), ya que durante las horas de iluminación sólo se capturó el 19% del total de este lutjanido. La LP promedio y el valor mínimo del intervalo fueron similares entre ambas condiciones de iluminación, mientras que el valor máximo del intervalo nocturno fue mayor que el diurno (Tabla 6).

TABLA 6. Distribución de L. apodus.
(LP = longitud patrón; I = iluminación, O = oscuridad;
sv = sin vegetación, cv = con vegetación)

valores	No		peso (g)		LP (mm)	
	I	O	I	O	I	O
promedio	0.4	3.78	142	246.7	93	109
mínimo	0	0	75.1	34.8	71	71
máximo	5	17	208.9	485.1	170	215
valores	sv	cv	sv	cv	sv	cv
promedio	0.27	2.17	75.1	241.3	107	102
mínimo	0	0	-	34.8	72	71
máximo	3	17	-	485.1	170	215

La abundancia y peso promedio de L. apodus fueron significativamente mayores (t; p<0.05) en sustratos cubiertos por T. testudinum (93 y 96% respectivamente) que en sustratos descubiertos. El promedio de la LP resultó mayor en sustratos descubiertos, sin ser significativa la diferencia (t; p>0.05) entre los promedios de ambas condiciones. En forma similar a las condiciones de iluminación, los valores máximos de sus respectivos intervalos difieren considerablemente (Tabla 6).

El pez seleccionado duplicó su representatividad con respecto a la demás ictiofauna en abundancia y peso (6 y 8%) cuando se consideraron solamente arrastres nocturnos en sustratos cubiertos por fanerógamas. Las restantes especies de peces, dominadas por las familias Gerridae y Sparidae, resultaron preferentemente diurnas en peso (59%), mientras que en abundancia la proporción diurna-nocturna fue similar. Además, el 69% en abundancia y el 75% en peso de las restantes especies de peces se capturaron sobre vegetación acuática. Estas tendencias porcentuales del incremento en abundancia y peso de L. apodus en condiciones de obscuridad en fondos con vegetación se asoció a su variación circadiana (pág. 32) y su probable utilización restringida del habitat por ser un residente permanente en los parches de vegetación (pág. 33).

Durante este muestreo se capturaron 208 camarones inmaduros de la especie P. duorarum con un peso de 299 g. El 98 y 99% de abundancia y biomasa de los peneidos se capturaron en condiciones de obscuridad en sustratos cubiertos por T. testudinum.

La LC (pág. 1) promedio de los camarones colectados en los mismos arrastres que L. apodus fue de 11.3 mm con una variación entre 2.3 y 11.9 mm. Las fases juveniles predominaron en abundancia con el 98% sobre las postlarvas epibénticas, y presentaron una proporción de sexos favorable a las hembras (0.56).

Los estadios inmaduros de camarón representaron el 5% del peso total con respecto a otros crustáceos. Los demás grupos crustáceos estuvieron compuestos por nueve especies de las familias Majidae, Portunidae, Xanthidae y Squillidae. Las dos primeras familias dominaron en peso, mientras que la primera y los xanthidos fueron más abundantes (Florido 1993). Al igual que los peneidos y L. apodus, las máximas capturas de otros crustáceos ocurrieron en condiciones de obscuridad en sustratos con vegetación. La ausencia de carideos y peracáridos se atribuyó a la selectividad de la red.

Análisis de la dieta. El 20% de los estómagos estuvo vacío. El porcentaje de estómagos vacíos que ocurrieron en peces capturados sobre vegetación y durante el periodo de obscuridad resultaron significativamente menores a los calculados en sustrato sin vegetación y en el periodo de iluminación. Sin embargo, el porcentaje de estómagos vacíos en obscuridad e iluminación resultaron significativamente similares (Tabla 7).

TABLA 7. Comparación de porcentajes de estómagos vacíos entre diferentes condiciones de iluminación y de sustrato (barras verticales indican semejanza $p > 0.05$)

%	condición	comparaciones		
0.5	sin vegetación	ī		
0.25	iluminación	ī	ī	
0.18	obscuridad		ī	ī
0.16	con vegetación			ī

El contenido estomacal de L. apodus estuvo compuesto casi en su totalidad por macroinvertebrados epibénticos. En número estuvo dominado por carideos (40%) y camarones peneidos (26%), mientras que en peso húmedo los RNI y los peneidos resultaron los grupos dominantes. Los restantes grupos, a excepción de los restos de decápodos en número, fueron agrupados como componentes ocasionales (Tabla 8).

TABLA 8. Contenido estomacal de L. apodus (**** dominantes, *** abundantes, * ocasionales)

CATEGORIA ALIMENTICIA	NUMERO	PESO
peneidos	****	****
carideos	****	*
<u>Dyspanopeus texanus</u>	*	*
restos de decápodos	***	*
restos de braquiuros		*
restos no identificados		****

Los carideos fueron representados por las familias Hippolytidae y Alpheidae y los restos de braquiuros por xanthidos y portunidos juveniles. La categoría alimenticia dominante en número y peso estuvo compuesta por la especie Penaeus duorarum (60%) y por el

subgénero Farfantepenaeus (40%). Con base en la distribución de las dos especies del subgénero Farfantepenaeus en Laguna de Términos se inferiere que este 40% pertenece a P. duorarum. La dominancia de P. duorarum en el contenido estomacal de L. apodus, aunado a la marcada preferencia del camarón y el lutjanido para distribuirse en sustratos con vegetación en condiciones de obscuridad permite plantear la hipótesis de que este lutjanido depreda a los peneidos inmaduros de esta especie.

DISCUSION

Lutjanus apodus fue la especie colectada dominante de los seis lutjanidos registrados en Laguna de Términos (Castro-Aguirre 1978, Reséndez 1981, Yañez-Arancibia *et al.* 1985a). Las especies Lutjanus griseus y L. synagris fueron consideradas como componentes dominantes dentro de los peces distribuidos en la laguna (Yañez-Arancibia *et al.* 1985a), y de estas dos especies sólo se capturó la primera. Además, L. griseus fue incluida dentro de las especies típicas de pastos marinos con interacción con pantanos de manglar (Yañez-Arancibia *et al.* 1985b). Las seis especies del género Lutjanus distribuidas en Laguna de Términos son clasificadas como visitantes estacionales u ocasionales y como consumidores de tercer orden (Vargas-Maldonado *et al.* 1981, Yañez-Arancibia *et al.* 1985a). La dominancia de L. apodus obtenida en El Cayo contrasta con la mínima abundancia detectada por Reséndez (1981) en Laguna de Términos.

Los lutjanidos son considerados en la Bahía de Florida como componentes faunísticos con una marcada movilidad entre los parches de vegetación (Sogard *et al.* 1989b). Sin embargo en El Cayo, tanto el porcentaje de estómagos vacíos como la captura de L. apodus resultó significativamente mayor en sustratos con vegetación que en los desprovistos de esta. Asi mismo, en los acuarios se observó que esta especie tiene una movilidad restringida dentro de la vegetación (Capítulo 3). Ambas observaciones permiten definir a

este pez como un componente epibéntico con una alta probabilidad de ser un residente permanente de los parches de vegetación. En la base de ocurrencia temporal y utilización del microhabitat de L. apodus se explica la baja representatividad en los anteriores trabajos y su dominancia dentro de este género dentro de los parches de vegetación de la zona norcentral de Laguna de Términos. La distribución de L. apodus asociada a vegetación con mayor densidad nocturna coincide con el registro efectuado para esta especie y otras tres de lutjanidos en el litoral caribeño de Panamá (Weinstein y Heck 1979).

La marcada diferencia en la abundancia de L. apodus obtenida entre las condiciones extremas de iluminación-obscuridad y vegetación-no vegetación son características de la fauna móvil reclutada en macrofitas. Esta variación de la abundancia se ha descrito para crustáceos (Howard 1985, Leber 1985), peces (Hettler 1989) y en general para la fauna móvil (Kikuchi y Pérès 1977). La mínima migración nocturna de L. apodus hacia el sustrato con vegetación implicó el ingreso de peces de mayor talla sin desplazamiento de componentes de menor talla, ya que durante el periodo de obscuridad se observó una tendencia al incremento de los valores promedio y máximo del intervalo del peso y de la LP (Tabla 6).

Esta migración nocturna hacia sustratos con vegetación es de carácter alimenticio, pues en ambas condiciones ocurrió el menor número de estómagos vacíos (Tabla 7). Lo anterior, concuerda con la variación del porcentaje de estómagos sin alimento de otros peces entre condiciones extremas de vegetación (Hettler 1989) y los patrones de migración nocturna de la epifauna móvil (Howard 1985). Este aumento nocturno en el consumo de presas contrasta parcialmente con la propuesta de que en sustratos con vegetación en climas templados y subtropicales, del 70 al 97% de la ictiofauna son consumidores activos únicamente durante horas de iluminación (Ryan 1981), y que la actividad preferentemente nocturna de los macrocrustáceos (Greening y Livingston 1982) es considerada desde

el punto de vista evolutivo como una respuesta a la depredación diurna de los peces (Hobson y Chess 1976).

En este trabajo no se efectuó un análisis que incluyera la variación de la dieta y actividad diaria de consumo relacionada al desarrollo ontogénico, ya que el intervalo de tallas colectado fue estrecho y la totalidad de los peces analizados fueron mayores a 71 mm de LP. A diferencia de los juveniles de menor talla que se alimentan durante el día, los juveniles mayores a 71 mm de LP presentan una actividad alimenticia preferentemente nocturna (Hettler 1989). Esta máxima actividad alimenticia nocturna es similar a la registrada en el contenido estomacal de los juveniles de L. apodus reclutados en Laguna de Términos. La migración diurna de L. apodus hacia los sustratos sin vegetación puede servir de refugio al igual que en el caso de L. griseus en la Bahía de Florida (Hettler 1989).

El porcentaje de estómagos vacíos en L. apodus se considera bajo o similar en comparación con otros estudios de peces como los de Starck y Schroeder (1970) y Díaz-González y Soto (1988) quienes registraron una mayor incidencia (52%) de estómagos sin alimento, mientras que Hettler (1989) cuantificó porcentajes similares para L. griseus (21% con vegetación y 60% sin vegetación). En braquiuros se obtuvo un 20% de estómagos vacíos en cuatro especies del género Callinectes (Stoner y Buchanan 1990), mientras que para braquiuros de zona rocosa (Cancer irroratus) se detectó el 43% de estómagos sin alimento (Drummond-Davis et al. 1982).

La composición faunística del contenido estomacal de L. apodus concuerda parcialmente con la estructura de la comunidad de invertebrados asociados a la vegetación sumergida en la zona de muestreo (Raz-Guzman et al. 1986, Raz-Guzman y Sánchez 1992, Alvarez et al. inédito) y con otros datos del contenido estomacal de especies del mismo género, en los que predominan los anfípodos, sergestidos, carideos, camarones peneidos, braquiuros y peces

(Harrigan *et al.* 1989, Heck y Weinstein 1989, Hettler 1989).

La ausencia de crustáceos peracáridos, sobre todo misidaceos y anfípodos que son componentes numéricamente dominantes de la fauna de El Cayo y cuyas especies dominantes resultaron marcadamente nocturnas (Alvarez *et al.* inédito), se atribuye a la variación de la dieta relacionada a la talla, a la complejidad del habitat y a la estructura morfológica de los peracáridos. Con respecto a la talla del depredador, los peracáridos resultaron los componentes dominantes en la dieta de peces menores a 50 mm de longitud estandar o LP (Hettler 1989) y los examinados en este trabajo fueron mayores a 71 mm de LP. La depredación sobre los anfípodos disminuye considerablemente con el incremento en la complejidad del habitat (Stoner 1980, Leber 1985). Estos peracáridos pueden formar una proporción elevada de los RNI porque son digeridos con mayor rapidez dada su morfología.

El infraorden Caridea es un componente dominante en los sustratos con vegetación en otras lagunas costeras del suroccidente del Golfo de México (Barba *et al.* 1991, Cárdenas 1992, Sánchez y Soto 1993) y de otros sistemas litorales ubicados en el Atlántico Occidental (Gore *et al.* 1981, Greening y Livingston 1982, Bauer 1985, Virnstein 1987, Holmquist *et al.* 1989). En el área de El Cayo, este infraorden sobresale numéricamente, en particular las especies Palaemonetes octaviae, Hippolyte pleuracanthus, Thor floridanus (Alvarez *et al.* inédito) y Tozeuma carolinense, de las cuales solamente los hipolítidos H. pleuracanthus y T. floridanus se encontraron en el contenido estomacal de L. apodus y ambas presentaron mayor actividad nocturna (Alvarez *et al.* inédito). La ausencia de P. octaviae y T. carolinense se atribuye a su marcada actividad diurna (Greening y Livingston 1982, Alvarez *et al.* inédito), y a que la intensidad de depredación en ambas especies disminuye considerablemente con la presencia de fanerógamas (Morgan 1980, Main 1987).

La elevada frecuencia de consumo de estadios inmaduros de P. duorarum se atribuye a factores como a la distribución espacio-temporal sobrepuesta con L. apodus (selectividad por vegetación y mayor actividad nocturna), la dominancia en densidad y biomasa, y la selectividad por presas evasivas. En Laguna de Términos, la distribución de ambas especies está vinculada a sustratos cubiertos por macrofitas dominadas por T. testudinum (Sánchez y Soto 1982, Yañez-Arancibia **et al.** 1985a) distribuidas en ambientes polihalinos. Así mismo, en el área de estudio los peneidos inmaduros de esta especie, sobre todo los juveniles, presentaron una actividad 100% nocturna (Mier y Reyes **et al.** 1991), y durante el mismo muestreo, el 98 y 99% de la abundancia y biomasa de P. duorarum se capturó en condiciones de obscuridad en sustratos cubiertos por T. testudinum (Capítulo 1).

P. duorarum fue agrupada como dominante en número y peso entre la epifauna distribuida en los bajos del El Cayo (Alvarez **et al.** inédito), y en muestreos simultáneos a los efectuados durante esta investigación representó más del 95% del total de peneidos. La ausencia en el contenido estomacal del otro camarón (P. setiferus) distribuido en esta región se atribuye a que es ocasional en términos de densidad (Mier y Reyes **et al.** 1991) y a que sólo se recluta a tallas menores de 2-3 mm de LC antes de emigrar hacia el suroccidente de la laguna (Sánchez y Soto 1982) y los camarones determinados en el contenido estomacal fueron de tallas mayores a 3 mm de LC.

La preferencia de L. apodus por especies evasivas como peneidos y carideos, aunada a la morfología de su cavidad bucal, permiten inferir que es un depredador con estrategias de alimentación tipo embestida (Norton 1991). La dominancia de peneidos en la dieta de L. apodus coincide con los resultados de juveniles de L. griseus asociados a pastos marinos (Harrigan **et al.** 1989, Hettler 1989). En contraste, esta dominancia de camarones en el contenido estomacal no se detectó en juveniles de las especies L. griseus, L. synagris

y L. analis en pastos marinos adyacentes a arrecifes en el litoral caribeño de Panamá (Heck y Weinstein 1989).

La presencia de portúnidos y xanthidos en el contenido estomacal está de acuerdo a la distribución espacio-temporal de los braquiuros dominantes (Callinectes similis, C. sapidus y Dyspanopeus texanus) en Laguna de Términos (Sánchez y Raz-Guzman 1992). Sin embargo, es interesante destacar la ausencia de otros cangrejos abundantes como el porcelanido Petrolisthes armatus y los majidos Libinia dubia y Pitho anisodon característicos de ambientes polihalinos con vegetación sumergida (Sánchez et al. 1990), en donde se distribuye este lutjanido. La ausencia de P. armatus en la dieta de L. apodus es a consecuencia de que estos forman parte de la fauna críptica en las esponjas asociadas a los pastos en esta área y porque estos peces presentan una estructura ecomorfológica que los caracteriza como consumidores de presas evasivas, lo que también excluye a los majidos.

Los xanthidos y restos de braquiuros se agruparon como componentes ocasionales en el contenido estomacal, este resultado contrasta con los obtenidos para otros géneros de esta familia, en donde los cangrejos son componentes importantes dentro de su dieta (Harrigan et al. 1989, Heck y Weinstein 1989). Esta diferencia se atribuye a dos factores, el primero es la variación de la dieta conforme aumenta la talla (Hettler 1989), aunque la comparación se dificulta debido a la utilización de diferentes medidas de longitud entre los trabajos, y el segundo es su preferencia por presas evasivas.

La ausencia de peces en el contenido estomacal de L. apodus se atribuye a la talla de los organismos examinados. En la dieta de L. griseus se incorporan peces conforme la talla se incrementó a más de 150 mm de LP (Hettler 1989), y en este trabajo sólo se capturó el 24% de L. apodus con tallas mayores a 150 mm de LP.

La baja representatividad en El Cayo de peces depredadores tope

como L. apodus está de acuerdo a los registros de Heck y Weinstein (1989) en ceibadales del caribe panameño, en donde un pez herbívoro fue el dominante, aunque estos autores capturaron un elevado porcentaje de peces juveniles depredadores. En El Cayo, el elevado porcentaje de peces colectados durante el día se atribuye a las familias Guerridae y Sparidae. Usualmente, aunque la densidad de depredadores tope es baja en comparación con los representantes de otros niveles tróficos, estos son importantes en la organización trófica de las comunidades reclutadas en pastos marinos (Livingston 1985).

La dominancia de decápodos en la dieta de L. apodus coincide con los registros de un depredador consumidor de fauna epibéntica, ya que la carcinofauna asociada a pastos marinos es frecuentemente un componente importante en la dieta de peces distribuidos sobre vegetación en todo el mundo (Pollard 1984). La infauna especialmente poliquetos y moluscos, es encontrada en bajas cantidades en el contenido estomacal de peces reclutados en fanerógamas acuáticas (Pollard 1984, Heck y Weinstein 1989), aunque los poliquetos forman un componente predominante en la dieta de algunos peces (Nelson y Capone 1990). Este lutjanido resultó un depredador con actividad alimenticia nocturna, una utilización restringida a los parches de vegetación, una preferencia para seleccionar presas evasivas y probablemente con una estrategia asechadora y alimentación tipo embestida.

La depredación con estrategia asechadora implica una mínima inversión de tiempo en la búsqueda y en la persecución, una dieta amplia (Hughes 1980), y es la más cercana a la estrategia de depredador buscador. Los buscadores son depredadores que emplean un tiempo reducido en la persecución y captura de sus presas y también se caracterizan por presentar dietas amplias (MacArthur 1972, Pyke et al. 1977). Sin embargo, la amplitud de la dieta de L. apodus es menor a la descrita para otros depredadores asechadores (Minello et al. 1989). Esta menor amplitud de la dieta se relaciona con la

propuesta de que en ambientes con elevadas densidades de presas la amplitud de la dieta puede disminuir con respecto a ambientes con bajas densidades (MacArthur 1972). Además de la calidad de las presas y la productividad del habitat, hay otros factores que influyen en la amplitud de la dieta como la competencia intra e interespecífica (MacArthur 1972) y la relaciones indirectas de la depredación (Kerfoot y Sih 1987).

CAPITULO 3

EFFECTO DE LA COMPLEJIDAD DEL HABITAT Y LA RESPUESTA FUNCIONAL SOBRE LA RELACION ENTRE EL DEPREDADOR Lutjanus apodus Y LA PRESA Penaeus duorarum

INTRODUCCION

Las diversas clases de interacciones biológicas confieren la estructura de la comunidad, y su intensidad varía como consecuencia de su propia historia natural (variabilidad génica, que se refleja en plasticidad, polimorfismo, etc.), y del ambiente (estabilidad del medio físico, complejidad del habitat, utilización y disponibilidad de los recursos, etc.) (Connell 1980, Harper 1982, Wiens 1984, Sih 1985, Menge et al. 1986, Holm 1988, Norton 1988).

En comunidades bentónicas reclutadas en sustratos suaves se considera que la depredación es la principal interacción que determina su estructura y dinámica (Virnstein 1977, Young y Young 1978, Peterson 1979, Heck y Orth 1980, Heck y Thoman 1981, Vermeij et al. 1981, Virnstein 1987, Raffaelli et al. 1989, Hines et al. 1990). El efecto indirecto de la depredación como los depredadores clave y equivalentes, el efecto de cascada, la competencia explotativa, y la interferencia del depredador afectan la estructura de las comunidades acuáticas (Roughgarden y Feldman 1975, Hanski 1981, Abrams 1987, Kerfoot y Sih 1987, Rahel y Stein 1988, Posey y Hines 1991). Sin embargo, además de la depredación, la competencia, el parasitismo, las asociaciones epibionte-hospedero-herbívoro, ecocomensalismo y el mutualismo son determinantes en la organización de las comunidades acuáticas (Coen et al. 1981, Osman y Haugsness 1981, Kitting 1984, Orth et al. 1984, Blower y Roughgarden 1988, Coen 1988, Gannon y Wheatly 1992).

En camarones peneidos se ha reconocido a la depredación de peces sobre camarones juveniles como una causa de mortalidad

significativa (Minello y Zimmerman 1984; Harrigan *et al.* 1989, Heck y Weintein 1989, Dall *et al.* 1990). En el caso de Penaeus aztecus en los sistemas litorales del norte del Golfo de México se reconoció a la depredación como la principal causa directa de mortalidad (Minello *et al.* 1989).

Sin embargo, la tasa de mortalidad de peneidos juveniles por depredación de peces disminuyó en áreas cubiertas por vegetación (Minello y Zimmerman 1983, Minello *et al.* 1989), mientras que la tasa de depredación se incrementó positivamente con respecto a la densidad de camarón café (Minello *et al.* 1989). La mayor supervivencia de presas relacionada al aumento de la complejidad el habitat, dado por la presencia de vegetación sumergida, también se asocia al incremento de la disponibilidad de alimento y espacio (Heck y Wetstone 1977, Savino y Stein 1982, Summerson y Peterson 1984, Leber 1985, Heck y Wilson 1987, Heck y Weinstein 1989, Heck y Crowder 1992).

La distribución de los estadios inmaduros de P. duorarum en Laguna de Términos se ha vinculado a sustratos cubiertos por fanerógamas acuáticas (Sánchez y Soto 1982, Alvarez *et al.* 1987, Mier y Reyes *et al.* 1991). Esta selectividad se comprobó experimentalmente (Capítulo 1), y presumiblemente incrementa su supervivencia como presas y su disponibilidad de alimento. Sin embargo, falta comprobar si la selectividad de P. duorarum es ocasionada por: (1) la disponibilidad de materia orgánica de origen vegetal o de las presas asociadas a este tipo de habitats (Nelson 1981, Leber 1985, Hunter y Feller 1987, Nelson y Capone 1990, McTigue y Zimmerman 1991), (2) algún factor relacionado a la complejidad del habitat que incrementa su supervivencia al disminuir la mortalidad por los efectos directos e indirectos de la depredación (Kerfoot y Sih 1987), o la capacidad de sostener altas densidades de camarones (Capítulo 1), en consecuencia de la disminución en la intensidad de competencia intra e interespecífica de las presas, y (3) la distribución en parches de la vegetación, ya que esta condición

disminuye la intensidad de las interacciones entre especies y permite coexistencia (Hanski 1981). En este capítulo sólo se analiza la influencia de la depredación de Lutjanus apodus sobre la distribución de los estadios inmaduros de P. duorarum, bajo la variación de la complejidad del habitat y la respuesta funcional.

METODO

Diseño del Experimento. Al igual que en los experimentos sobre selectividad y actividad descritos en la página 10, este experimento se efectuó en el muelle de la Estación El Carmen y en la colecta de presas (estadios inmaduros de P. duorarum) se siguió el mismo método y estrategia de muestreo. Los depredadores (juveniles de L. apodus) se colectaron al amanecer mediante arrastres de tres minutos con una red de prueba camaronera. La manipulación de ambas muestras fue similar a la mencionada en el capítulo 1.

En este experimento de inclusión a corto plazo (24 h) se utilizaron diez unidades experimentales en cinco acuarios con un diámetro de 1.25 m, una altura de agua de 0.5 m y un volumen promedio de 0.614 m³. Cada acuario se dividió a la mitad mediante una malla de plástico con 1 mm de luz de malla reforzada con un marco de madera, con lo cual el área en cada unidad experimental fue de 0.6 m². El sistema de circulación consideró un intercambio total del agua cada 6 horas, con lo cual, del mismo modo que en el capítulo 1 no hubo mortalidad de organismos y las condiciones fisico-químicas del agua fueron similares a las del estero. El fondo de los acuarios se cubrió con arena limosa.

La estimación del efecto por la depredación de L. apodus, medida en términos de mortalidad de presas, se efectuó por medio de un diseño que incluyó tres tratamientos de densidad de presas y tres bloques que representaron condiciones naturales de complejidad del habitat física propia de la región en donde se distribuyen ambos organismos

en Laguna de Términos con tres réplicas por cada tratamiento-bloque. Para mantener independencia entre las réplicas dentro del diseño se evitó la inclusión de una presa o depredador en más de una réplica.

Las densidades de presas utilizadas fueron de 1.7, 3.3 y 5 ind/m². Las condiciones de complejidad del habitat física fueron; la primera sin vegetación (C0), y las dos restantes (C1 y C2) cubiertas por vegetación (T. testudinum) en densidad media (50 tallos/m²) y alta (125 tallos/m²). La densidad del depredador se mantuvo constante (1.6 ind/m²).

Análisis de Datos. Para cuantificar la mortalidad de presas se aplicó el mismo modelo logístico y procedimiento descrito en la página 11. La particularidad en este experimento fue que el efecto de la depredación se evaluó a través de una proporción entre la mortalidad y el número total de camarones (Mo/N) como denominador binomial.

RESULTADOS

Las presas presentaron un intervalo de tallas entre 0.5 y 1.8 mm de LC (pág. 1), con una variación en peso de 0.08 a 3.4 g. La talla de los depredadores fluctuó entre 144 a 217 mm de LP (pág. 29), con un peso de 50 a 162.2 g. El intervalo de tallas y peso del depredador coinciden con las evaluadas en el contenido estomacal de este organismo (Tabla 6, pág. 30).

La respuesta funcional del depredador siguió una tendencia de tipo III (Taylor 1984). Al graficar la mortalidad por depredación (Mo/N) en función de la densidad de presas se observó que la máxima mortalidad fue en condiciones de densidad intermedia (0.83), con un decremento cuando la densidad de las presas disminuyó (0.77) o incrementó a su máximo valor (0.70) (Fig. 3). Estas diferencias de

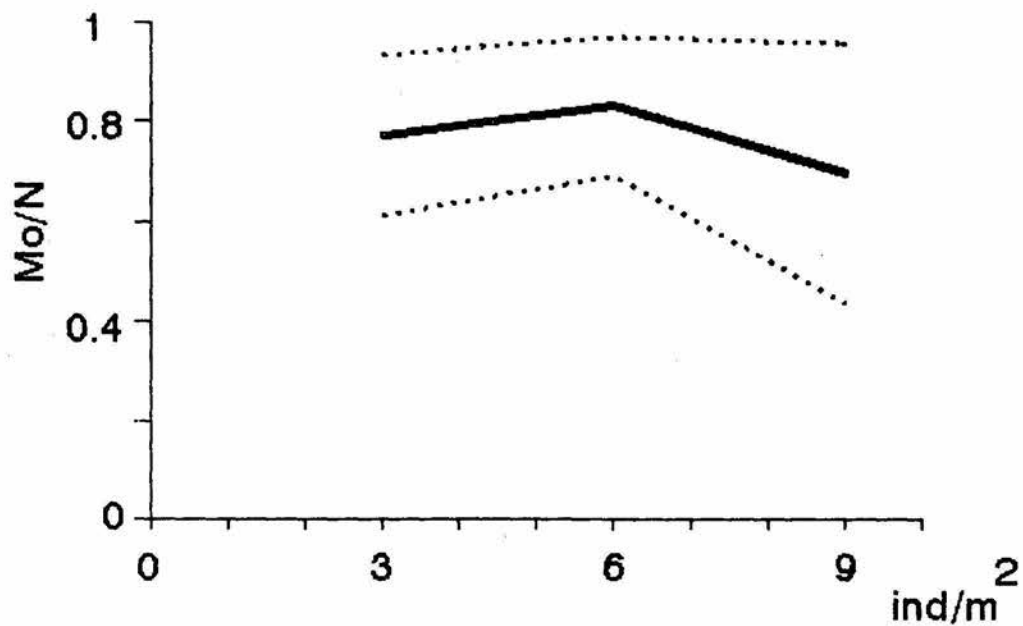


Figura 3. Respuesta funcional de *Lutjanus apodus* mortalidad por depredación (Mo/N). Líneas punteadas = 1 desviación estandar

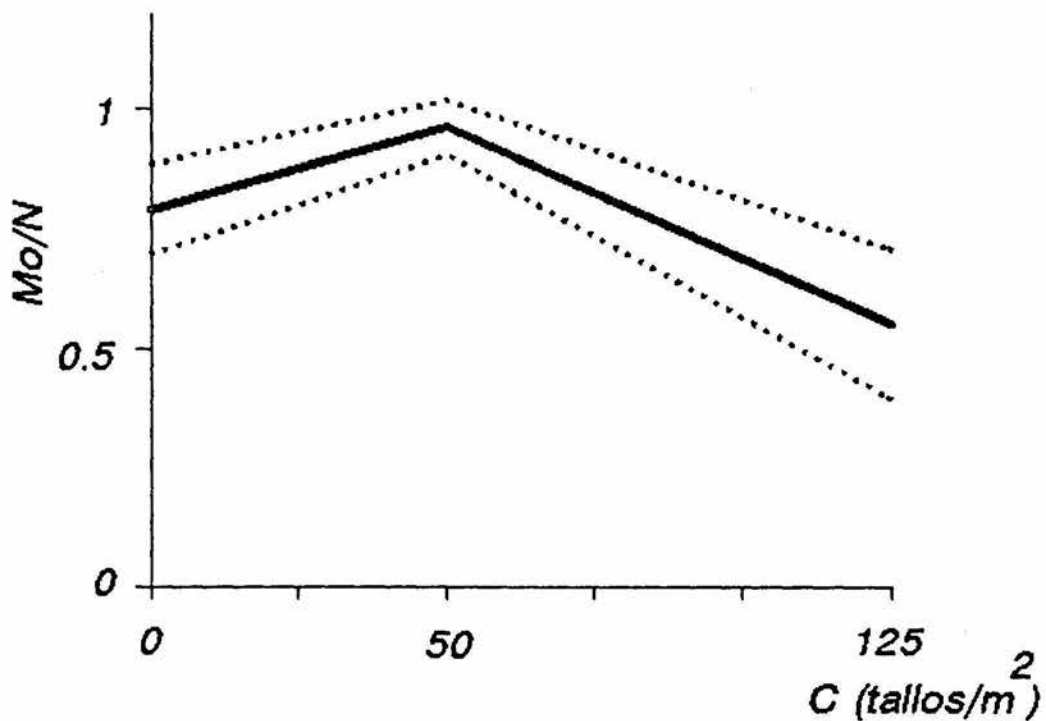


Figura 4. Influencia de la complejidad del habitat (C) sobre la mortalidad por depredación (Mo/N) (líneas punteadas = 1 desviación estandar)

mortalidad por depredación observadas con respecto a la variación de la densidad no resultaron significativas ($t < 0.485$; $p > 0.5$).

La M_o/N (0.96) fue mayor en condiciones intermedias de complejidad del habitat. Este efecto disminuyó hacia ambos extremos de complejidad del habitat, con una tendencia a ser mínima ($M_o/N = 0.55$) cuando se incrementó la complejidad del habitat al valor máximo (Fig. 4). La influencia de la complejidad del habitat sobre la supervivencia de las presas fue significativa sólo en condiciones de complejidad del habitat alta ($t = 2.0398$; $0.05 < p < 0.02$).

El efecto múltiple de la complejidad del habitat y la densidad no influyó significativamente sobre la relación depredador presa. En condiciones de sustrato sin vegetación se registró una respuesta funcional en donde la supervivencia decreció conforme se incrementó la densidad (Fig. 5).

En el caso de sustrato cubierto con densidad baja de vegetación se observó un aumento general del promedio de la M_o/N (0.96) (Fig. 5). Este resultado se atribuyó a que el depredador L. apodus es un residente permanente en los parches de vegetación con una estrategia asechadora (Capítulo 2).

Cuando la complejidad del habitat fué máxima se calculó un decremento de la M_o/N relacionado al aumento de la densidad de las presas (Fig. 5). Este aumento en la supervivencia estuvo relacionado a la influencia significativa del incremento de la complejidad del habitat, aunado a la tendencia de saturación numérica del depredador a elevadas densidades de presas, interpretado como un "refugio funcional".

DISCUSION

La selección de L. apodus como depredador en estos experimentos se fundamentó en que los camarones peneidos junto con los carideos

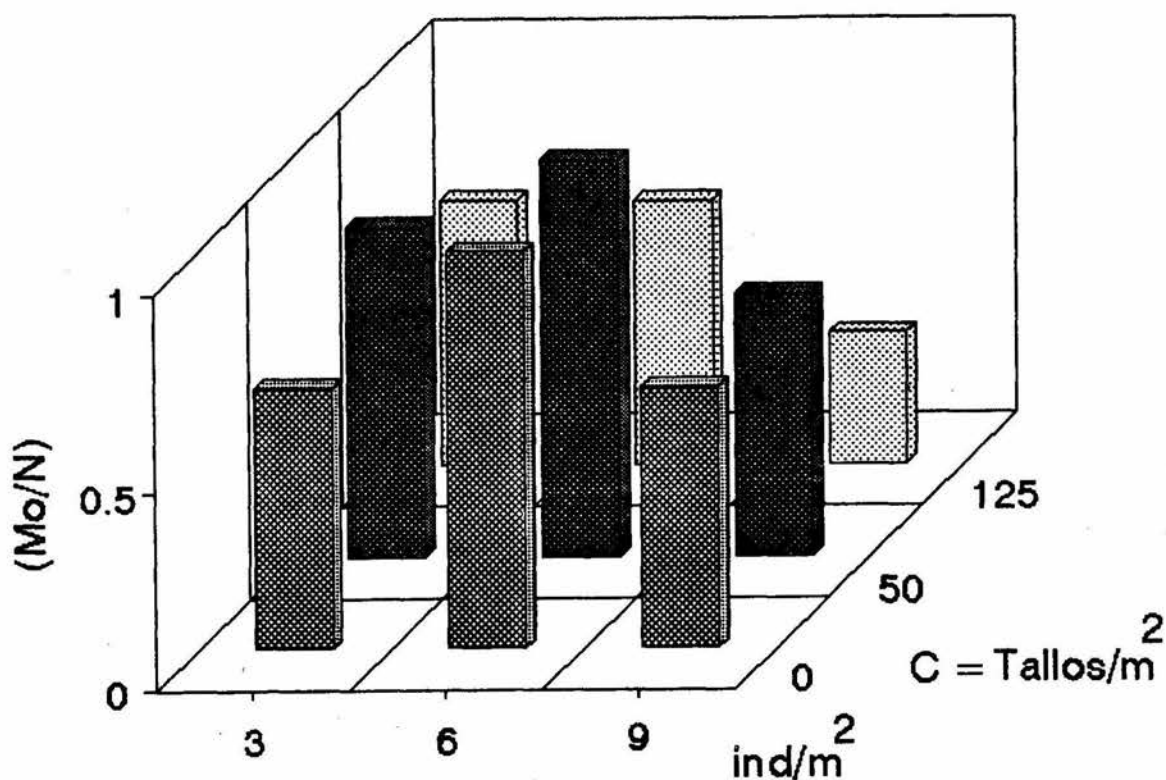


Figura 5. Relación entre la densidad de presas y la complejidad del habitat (C) con la mortalidad por depredación (Mo/N)

fueron los grupos dominantes en la dieta de este lutjanido (Tabla 8). Así mismo, en esta laguna ambas especies coinciden espacial y temporalmente en sustratos cubiertos con vegetación durante los periodos de obscuridad (Capítulo 1, Capítulo 2).

Las densidades de *T. testudinum* implementadas en los experimentos concuerdan con el intervalo de 72 a 194 tallos/m² obtenido en Laguna de Términos (Reveles 1983). Sin embargo, estas densidades de vegetación experimentales son bajas en comparación al intervalo registrado de 120 a 1809 hojas/m² por otros autores para la misma especie en Laguna de Términos (Kemp et al. 1988, Moore y Wetzel 1988), y en otros sistemas litorales con diferentes especies de fanerógamas acuáticas, como en Maryland que efectuaron tratamientos con un intervalo de 274 a 674 retoños/m² de *Zoostera marina* artificial (Heck y Thoman 1981). Mientras que, Minello y Zimmerman (1983) utilizaron densidades de *Spartina* artificial de 220, 440 y

880 tallos/m², y West y Williams (1986) experimentaron con densidades de 125 a 250 tallos/m² de Spartina alterniflora.

El intervalo de densidades de presas utilizadas en este experimento (1.7 a 5 camarones/m²) coinciden con las calculadas en esta laguna (Sánchez y Soto 1982, Alvarez *et al.* 1987, Mier y Reyes *et al.* 1991) y con las utilizadas en otros experimentos efectuados en Texas con P. aztecus (Minello y Zimmerman 1983, 1984, Minello *et al.* 1987). Estos últimos autores registran 5.6 camarones/m² como las densidades máximas en las marismas de la Bahía de Galveston, aunque Zimmerman *et al.* (1984) refieren densidades promedio de 11.7 camarones/m² en las mismas marismas.

La densidad del depredador utilizada en estos experimentos (1.6 ind/m²) fue mayor a la densidad promedio (0.002 ind/m²) calculada en la región norcentral de Laguna de Términos (Capítulo 2) y en Florida (<1 ind/m²) (Sheridan 1992). Sin embargo, la densidad experimental del depredador fue intermedia a la usada (0.6 a 6 ind/m²) en otros experimentos de depredación de peces juveniles sobre camarones (Minello y Zimmerman 1984, Minello *et al.* 1989).

La heterogeneidad de habitat referida como el número de tipos de habitats (Abele 1974) o a la variación espacial del habitat (Holt *et al.* 1983) afecta la estructura de la comunidad (Levin y Paine 1974) e incrementa principalmente la diversidad de los organismos asociados más que la abundancia. Mientras que, la complejidad estructural del habitat afecta más a la abundancia (Virnstein 1987). Ambas características del habitat regulan la tasa de crecimiento y la supervivencia de los componentes faunísticos estuarinos, lo que se refleja en forma diferencial en el valor del habitat a nivel intraespecífico e interespecífico (Capítulo 1). El incremento de la supervivencia de presas vinculada a la heterogeneidad y complejidad del habitat se ha comprobado para sustratos rocosos (Coull y Wells 1983, Witman 1985) y sustratos suaves (Woodin 1978, Heck y Orth 1980, Leber 1985, Zimmerman *et al.*

1990, Wilson et al. 1990).

La mayor abundancia y riqueza faunística en sustratos con mayor complejidad estructural, como lo son los cubiertos con vegetación acuática, se relaciona al valor del habitat. Los factores que explican este incremento de abundancia y riqueza específica, así como los que afectan el valor del habitat se discuten en las páginas 20 y 21.

Los estadios inmaduros de P. duorarum seleccionan sustratos cubiertos por fanerógamas acuáticas y son un componente faunístico dominante en algunos de los sistemas litorales del Golfo de México (pág. 23). En teoría esta selectividad incrementa su supervivencia y crecimiento (Minello y Zimmerman 1991), lo que tiene consecuencias en su dinámica poblacional y en la estructura y organización de la comunidad. Sin embargo, es necesario plantear diseños con escalas de análisis adecuadas a la variación espacio-temporal de la densidad (pág. 18), que permitan estimar el valor de los diferentes factores que forman la complejidad del habitat (págs. 20 y 21).

Dentro de los factores que explican la utilización de sustratos con vegetación por camarones inmaduros, la disponibilidad de alimento se ha comprobado por medio de análisis inmunológicos de la dieta en P. setiferus y P. aztecus (Hunter y Feller 1987), que concuerdan parcialmente con los planteamientos de Minello y Zimmerman (1991) con respecto al origen vegetal o animal del alimento. En la dieta de este género se han incluido diferentes fuentes de origen vegetal a nivel de detritos o microbiota asociada (de la Lanza et al. 1986), algas epífitas (Kitting et al. 1984, Gleason 1986) y diatomeas (Gleason y Zimmerman 1984). Los estadios inmaduros de P. duorarum se registran como depredadores importantes de nemátodos, poliquetos, otros decápodos y epifauna asociada a macrofitas (Nelson 1981, Leber 1985, Nelson y Capone 1990).

La depredación es considerada determinante en la distribución de los invertebrados asociados a vegetación acuática (Young y Young 1978, Stoner 1980, Minello y Zimmerman 1983, Heck y Wilson 1987, Virnstein 1987, Heck y Weinstein 1989) y para algunos invertebrados esta interacción determina con mayor peso los patrones de distribución y abundancia que la complejidad estructural de las macrofitas (Virnstein 1987). Sin embargo, algunos autores demuestran que las elevadas abundancias de la macrofauna se relacionan más a la estructura física del habitat que al efecto de la depredación (Bell y Westoby 1986b, 1986c). Esto último relacionado a que el comportamiento de evasión de las presas asociadas a vegetación disminuye considerablemente la mortalidad por depredación, debido a la menor visibilidad de los depredadores (Main 1987).

La mortalidad natural de los camarones inmaduros es afectada por la disponibilidad de alimento, enfermedades, condiciones físicas y depredación. Para el camarón café las tres primeras causas no han mostrado ser significativas (Gleason y Zimmerman 1984, Minello et al. 1989). En cambio, la depredación de peces sobre camarones peneidos es probablemente la causa más importante de mortalidad (Dall et al. 1990). En ausencia de depredadores la mortalidad de los peneidos fue cercana a cero, mientras que en su presencia se incrementó del 23 al 30% (Minello et al. 1989). La depredación de peces sobre camarones peneidos se ha cuantificado observacionalmente por medio del análisis del contenido estomacal (Hettler 1989, Minello et al. 1989, Rivera 1990, Capítulo 2), isótopos estables (Harrigan et al. 1989), y experimentalmente (Minello y Zimmerman 1983, 1984, 1985, Minello et al. 1989).

La similitud en la tasa de mortalidad de los camarones por la depredación de L. apodus entre condiciones de ausencia y baja densidad de vegetación es a consecuencia del valor del refugio. En este caso, el valor del refugio se refiere al incremento de la complejidad del habitat y a la eficiencia del depredador dada por

su estrategia depredadora, ecomorfología, ocurrencia temporal y uso del microhabitat.

Con respecto a la relación entre el valor del refugio y la complejidad del habitat, el primero se incrementa conforme la densidad de vegetación aumenta, pero no en una forma lineal (Orth *et al.* 1984). Esto implica dos tendencias contrastantes sobre el efecto de la depredación, ya que la presencia de un umbral de complejidad del habitat causa esta relación no lineal, en cambio su ausencia comprende una relación lineal (Nelson 1979, Crowder y Cooper 1979, Nelson y Bonsdorff 1990).

En lo concerniente a la relación entre el valor del refugio y las estrategias de depredación, la ocurrencia temporal y la utilización del microhabitat del depredador. El decremento significativo de la mortalidad en condiciones de mayor densidad de vegetación por la depredación de L. apodus que es un residente permanente en los parches de vegetación y que consume presas evasivas con una estrategia asechadora (Capítulo 2) coincide con las observaciones efectuadas en Callinectes sapidus que usa este tipo de estrategia cuando captura presas de mayor movilidad como son los peces. Sin embargo, contrasta en que éste portunido sólo utiliza la estrategia asechadora exitosamente en condiciones de alta densidad de vegetación (West y Williams 1986).

El decremento significativo de la mortalidad en condiciones de mayor densidad de vegetación confirman que a determinada complejidad estructural la eficiencia de la depredación disminuye, lo que está asociado a la menor disponibilidad de la presa y a la mayor eficiencia en el comportamiento de evasión vinculada al valor del refugio. Este resultado concuerda parcialmente con los conseguidos experimentalmente para los depredadores Lagodon rhomboides, Micropogonias undulatus sobre la presa P. aztecus ya que la tasa de depredación disminuyó significativamente con la vegetación sin presentarse diferencias entre densidad baja y alta

de vegetación. Aunque es interesante resaltar que el primer pez presentó mayor actividad alimenticia durante el día y el segundo indistintamente de la condición de iluminación (Minello y Zimmerman 1983). Así mismo, experimentalmente se comprobó que la presencia de vegetación disminuyó significativamente las tasas de alimentación de Paralichthys lethostigma, L. rhomboides y Sciaenops ocellatus sobre P. aztecus (Minello et al. 1989). En contraste los primeros autores no observaron diferencias significativas en la tasa de depredación entre sustratos con o sin vegetación para los depredadores Cynoscion nebulosus y S. ocellatus.

La varianza en la tasa de depredación de los peces citados en el párrafo anterior, y en general de los depredadores se atribuye a: (1) la frecuencia con la cual un depredador es capaz de consumir una presa (Johnson 1980, Hughes 1980, Minello et al. 1989), (2) la variación espacio-temporal de la densidad de ambas poblaciones (Taylor 1984), (3) las estrategias de alimentación (Hughes 1980, Minello y Zimmerman 1983, Cooper et al. 1985) y su deriva en respuesta de la complejidad del habitat (West y Williams 1986), (4) la morfología funcional del depredador (Liem 1980, Norton 1991), (5) la preferencia y disponibilidad del depredador influidas por la talla de ambos, morfología, aceptabilidad, comportamiento de la presa, selección de microhabitat, coloración y talla (Main 1985), (6) los patrones de actividad, (7) los procesos de competencia intra e interespecífica, (8) la heterogeneidad de habitats, y (9) la variación espacio-temporal de la complejidad estructural del habitat.

En particular, la amplia variabilidad de la importancia de los camarones en la dieta de los peces se ha atribuido a la variación en los métodos de muestreo, técnicas de preservación, estructura de tallas y números de peces examinados, disponibilidad estacional de camarones y presencia de presas alternativas (Minello y Zimmerman 1983). Así mismo, la carencia de información sobre las historias de vida de las especies involucradas es una causa que genera problemas

en el diseño de experimentos e interpretación de los resultados obtenidos en el análisis de esta interacción trófica (Nelson y Capone 1990).

La disminución de la mortalidad por depredación en relación al incremento de la biomasa vegetal se ha observado en otros macrocrustáceos (pág. 22). El incremento de la biomasa de Zoostera marina disminuyó la tasa de depredación sobre juveniles de Callinectes sapidus (Wilson et al. 1990), aunque para determinadas tallas se desplazan hacia sustratos sin vegetación ya que no dependen de estos para su protección e incrementan su tasa de depredación sin el estorbo de los rizomas (Heck y Thoman 1984). Solamente a elevadas densidades de vegetación (674 tallos/m² de Z. marina) la depredación de Fundulus heteroclitus sobre Palaemonetes pugio disminuyó con respecto al sustrato sin vegetación y densidades bajas e intermedias (Heck y Thoman 1981). Este decremento en densidades elevadas de vegetación está vinculado a la migración de algunos depredadores hacia la zona de pastos y que su efecto sólo disminuye hasta que la densidad de vegetación impide su eficiencia de forrajeo (pág. 51).

El decremento de la mortalidad por depredación en condiciones de densidad máxima de vegetación contrasta con el modelo propuesto por Bell y Westoby (1986a) y comprobado por Worthington et al. (1992). Estos autores concluyen que la densidad de tallos no explica el incremento de la abundancia y riqueza de invertebrados en una escala espacial amplia, argumento que implica una menor relevancia de la vegetación como un refugio contra depredadores. En cambio, ellos plantean que las abundancias están controladas por la disponibilidad diferencial de larvas entre los distintos parches de vegetación.

El ritmo de actividad diario de P. duorarum fue considerado indirectamente en el análisis de las interacciones entre peneidos inmaduros y sus depredadores, ya que su actividad nocturna obtenida

en la aproximación observacional (pág. 11) no se modificó en los experimentos de exclusión efectuados o referidos en el Capítulo 1. Esta actividad nocturna, propia de los macrocrustáceos, es considerada como una respuesta a la depredación diurna de peces sobre todo en ambientes cubiertos por vegetación acuática, en climas templados y subtropicales (pág. 34). Otro comportamiento de la presa asociado a la evasión del depredador es su tendencia a enterrarse en el sustrato (Minello *et al.* 1987, Minello y Zimmerman 1991), aunque algunos depredadores atacan eficientemente a los camarones enterrados (Minello y Zimmerman 1983). Lo anterior no se cumple para las especies incluidas en esta trabajo, ya que el depredador *L. apodus* resultó con mayor actividad nocturna y con una estrategia asechadora, aunado a que la presa *P. duorarum* se agrupa como un camarón de actividad nocturna que se entierra durante el periodo de iluminación y que es extremadamente vulnerable a la depredación durante el día (Dall *et al.* 1990).

La relación entre las tallas del depredador y la presa también influye en la tasa de mortalidad causada por esta interacción. En depredadores como peces juveniles asociados a vegetación y portúnidos se ha descrito tanto un marcado cambio de su dieta con respecto a su talla (Peters y McMichael 1987, Hettler 1989) como una selección de presas en función de la talla (Hughes y Seed 1981, West y Williams 1986). Acerca de las presas se ha planteado que ha determinada talla se vuelven "invulnerables" al depredador (Connell 1975), la talla es considerada como un refugio potencial (Menge y Sutherland 1976), y la tasa de depredación disminuye para juveniles tardios de *P. aztecus* (Minello *et al.* 1989). En el caso de *P. duorarum* se ha registrado que la composición por tallas varía espacialmente (Mier y Reyes *et al.* 1991) dentro de la región de máxima densidad de esta especie (pág. 1). Lo anterior, da la pauta para preguntar como afecta esta variación de la talla en la relación depredador-presa analizada en esta investigación.

El efecto del incremento numérico de presas sobre la tasa de

depredación varia en función de la respuesta funcional del depredador (Taylor 1984), lo que según la teoría de forageo óptimo resulta de que el depredador presenta una saturación debido al tiempo de búsqueda y/o manipulación que no le permite incrementar su tasa de consumo en función directa del aumento de densidad de presas (Hughes 1980). Este tipo de respuesta funcional sirve para algunas poblaciones como un "refugio funcional" (Connell 1975). Otro efecto del incremento de la densidad es la posibilidad de originar competencia por refugios (Virnstein 1987). El efecto de saturación numérica observado en este experimento no se detectó en otro efectuado en Texas (Minello *et al.* 1989) con cuatro diferentes peces depredadores, en el cual se calculó un incremento directamente proporcional entre la tasa de depredación y el aumento de la densidad. Lo interesante es que estos autores utilizaron densidades de camarones muy por encima de las que ocurren en los diferentes sistemas litorales y no registran una saturación aunque ellos sólo comparan dos puntos de densidad extremos (baja y alta).

La carencia de una influencia significativa del efecto combinado de la complejidad del habitat con la densidad de la presa es similar al obtenido en otros experimentos (Minello *et al.* 1989). Sin embargo, estos autores observaron que a elevadas densidades de presas en sustratos con vegetación la tasa promedio de consumo fue menor a la determinada en sustratos con no vegetación, pero en bajas densidades de presas la tasa de depredación no siguió un patrón definido con respecto a la ausencia o presencia de vegetación. En ambientes con elevada diversidad de depredadores como El Cayo, se esperan relaciones depredador-presa complejas en donde los efectos indirectos de la depredación como la interferencia entre depredadores, omnivoría y deriva en la utilización del habitat provocan variaciones en el comportamiento de las presas y en la tasa de depredación (Kerfoot y Sih 1987, Menge y Sutherland 1987, Rahel y Stein 1988, Posey y Hines 1991).

La selectividad de los estadios inmaduros de *P. duorarum* para

reclutarse en sustratos cubiertos por vegetación sumergida (Capítulo 1) incrementa su supervivencia debida a la depredación. La comprobación de la disminución significativa de la mortalidad por depredación en altas densidades de vegetación, tiene un significado importante en la dinámica poblacional de esta especie debido a que el pez lutjanido utilizado en los experimentos es un componente permanente de sustratos con vegetación con una dieta dominada por peneidos y que presenta características ecomorfológicas y estrategias de alimentación que lo hacen teóricamente y por observación un depredador eficiente de peneidos inmaduros (Capítulo 2). Con este resultado no se deshecha el peso relativo de otros factores asociados al valor del habitat como la mayor disponibilidad de presas asociadas a este tipo de habitats, a la capacidad que tienen los habitats complejos para sostener altas densidades de camarones (Capítulo 1), a consecuencia de la disminución en la intensidad de competencia intra e interespecífica, la interferencia entre depredadores y las diferentes respuestas con otras presas.

DISCUSION GENERAL

Selectividad y Valor del Habitat. La definición de la escala de variación espacio-temporal del peneido P. duorarum (Capítulo 1) y del pez depredador L. apodus (Capítulo 2) en Laguna de Términos tiene implicaciones de método y de interpretación en el análisis de su dinámica poblacional y en particular del valor del habitat. Esto es a consecuencia de que la amplia variación espacio-temporal que es característica de los parámetros ambientales en los sistemas litorales (Fleming 1948, Boutiere 1979-80) afecta la abundancia, diversidad y distribución de los organismos. Por lo anterior, se considera que uno de los problemas centrales en la ecología estuarina es la definición de escalas de análisis de los problemas adecuadas a la variación natural de los organismos y sistemas (Livingston 1987, Frost et al. 1988) y del tiempo generacional de los organismos seleccionados.

La variabilidad de los organismos litorales no sólo es consecuencia de la marcada variabilidad ambiental y de sus recursos sino también de las diferentes escalas de variación (ciclos circadianos), de sus historias de vida, adaptaciones fisiológicas, estrategias alimenticias, interacciones entre especies, valor del habitat, heterogeneidad y arquitectura del habitat y grado de complejidad trófica de la comunidad.

Esta definición de escalas de estudio debe permitir a mediano plazo efectuar comparaciones locales (dentro de estuarios) y regionales (entre estuarios) bajo la consideración de escalas de tiempo interanuales, ecológicas (generacionales) y diarias.

Las escalas espaciales y temporales amplias aplicadas con anterioridad a esta investigación en el análisis de los camarones en Laguna de Términos, principalmente las datos obtenidos a largo plazo (Sánchez y Raz-Guzman 1992) son imprescindibles para entender la dinámica de las poblaciones dentro del contexto de las

variaciones propias de la estructura de las comunidades (Pimm 1991). Además, estas escalas son útiles para proponer modelos sobre el manejo y administración de sistemas y sus recursos naturales (Wolfe et al. 1987), sobre todo debido a que la variación interanual en los estuarios generalmente sobrepasa la estacional (Virnstein 1990). Como ejemplos se han efectuado investigaciones sobre la variación trófica de peces asociados a vegetación entre un estuario perturbado y otro natural (Livingston 1984) y la reducción de especies de pastos en los últimos 15-20 años en la Bahía de Chesapeake (Orth y Moore 1983).

Además, las escalas amplias proporcionan elementos de análisis para estimar patrones de distribución a nivel comunidad y poblacional que representen su distribución en un sistema litoral y sea aplicable a comparaciones entre sistemas y dentro de sistemas (Bell y Westoby 1986a, Sánchez y Raz-Guzman 1992). A partir de la definición de los patrones de distribución es factible elaborar diseños observacionales y experimentales con los cuales se evite o disminuya el sesgo introducido por otras fuentes de variación (Capítulo 1) y así poder comprobar hipótesis concretas sobre la selectividad y valor del habitat que incluyen el efecto de las interacciones entre especies cuyos patrones de distribución espacio-temporal superpuesta se haya comprobado (pág. 46). El seguimiento de los argumentos anteriores permitió definir las regiones de mayor densidad de los peneidos inmaduros en Laguna de Términos y de esa forma elaborar el diseño del análisis espacio-temporal de su distribución en una escala reducida y así evaluar el valor del habitat del camarón P. duorarum (Capítulo 3).

La selectividad del habitat se puede interpretar en principio mediante la aplicación de escalas amplias. Sin embargo, en esta investigación se aplicó una escala espacio-temporal reducida durante el enfoque observacional, lo cual evita la varianza propia de la heterogeneidad de áreas amplias (pág. 18). Además, como se mencionó en el capítulo 1, la escala reducida incluye la marcada

variación provocada por la actividad diaria de los organismos acuáticos (Greening y Livingston 1982, Naylor 1988, Mier y Reyes *et al.* 1991, Dall *et al.* 1990) y el limitado tiempo debido a su corta estancia en los sistemas litorales relacionada a su tiempo generacional o fase estuarina dentro de su ciclo de vida.

El valor del habitat en los sustratos con vegetación se asocia a la mayor disponibilidad de alimento, de espacio y disminución de la tasa de mortalidad por depredación (págs. 20 y 21) que se refleja en como se regula el crecimiento y la supervivencia (Minello y Zimmerman 1991). La interpretación del valor del habitat en estas comunidades complejas implica un análisis que debe ser aplicado en forma diferencial cuando los propósitos se refieren a heterogeneidad o a complejidad estructural del habitat, ya que tanto la heterogeneidad como el uso del microhabitat afectan la intensidad de las interacciones entre especies.

La heterogeneidad espacial se considera el puente de unión entre la teoría poblacional y de comunidades (Levine y Paine 1974) y como se menciona en la página 48 afecta más a la diversidad que a la abundancia. La influencia de la heterogeneidad sobre las interacciones tróficas está relacionada con una escala espacial amplia que puede incluir varios habitats y su distribución en parches, por lo cual la estrategia de forrajeo del depredador que puede ser analizada desde el planteamiento de la teoría del forrajeo óptimo como la tasa de captura marginal (Charnov 1976) y el uso óptimo de parches (Hughes 1980, Iwasa *et al.* 1981).

En cambio, la complejidad estructural (Stoner y Lewis 1985) se debe analizar en una escala espacial más reducida que evite el sesgo introducido por la heterogeneidad y permita identificar estrategias de uso del microhabitat. De hecho, la aplicación de diferentes escalas espaciales genera modelos alternativos para explicar los factores que regulan la abundancia y diversidad de invertebrados y peces (Worthington *et al.* 1992) en comunidades complejas, como lo

son las asociadas a fanerógamas acuáticas.

La marcada variación sobre el peso que tienen los diferentes factores que afectan al valor del habitat observado en esta investigación y citado en la literatura (Capítulo 3) se complica al analizar las interacciones tróficas en comunidades litorales y marinas complejas. Esta complejidad trófica se debe a la permanencia de un elevado número de omnívoros que incrementa el control de los depredadores sobre varias especies de los niveles tróficos bajos (Menge y Sutherland 1987, Schoener 1989, Posey y Hines 1991). Otro factor importante que influye en las relaciones tróficas es que a diferencia de lo que sucede en las comunidades rocosas, en las distribuidas en sustratos suaves un grupo depredador cumple funcionalmente el papel de una especie clave (Hines *et al.* 1990).

En comunidades complejas como las litorales asociadas a vegetación, los factores que influyen sobre la tasa de depredación y uso del habitat como refugio son la variación espacio-temporal numérica y estructural del depredador o grupo de depredadores, la permanencia de omnívoros, y los efectos indirectos de la depredación.

La variación espacio-temporal de los depredadores implica diversas formas de locomoción, enterramiento, perturbación (Hines *et al.* 1990), estrategias de alimentación y morfología funcional (Hughes 1980, Norton 1991) que provocan variaciones cualitativas y cuantitativas en espacio y tiempo (Hines *et al.* 1990). El valor del habitat es afectado por la variación de la arquitectura de este (Bell y Westoby 1986b), y por la amplia variación temporal de la biomasa que presentan las comunidades de pastos (Duarte 1989). Estas variaciones afectan la relación entre poblaciones o grupos funcionales de presas y depredadores.

La permanencia de omnívoros significa que las dietas de los depredadores están considerablemente sobrepuestas. Esta condición

produce un elevado número de uniones tróficas y los efectos indirectos llegan a ser multiplicativos. El grado de omnivoría en una cadena alimenticia puede reflejar la relativa importancia de las interacciones directas con respecto a las indirectas (Posey y Haines 1991), lo cual es motivo de otra investigación ya que los efectos indirectos entre depredadores como la intimidación entre estos provocan diferentes comportamientos de los depredadores y de las presas que dan como resultado diferentes tasas de depredación. Las relaciones indirectas entre depredadores tienen que ver con el efecto de cascada, la omnivoría y la deriva en la utilización del habitat por depredadores móviles (Carpenter *et al.* 1985, Sih *et al.* 1985, Kerfoot y Sih 1987, Rahel y Stein 1988, Gilliam 1989, Turner y Mittelbach 1990, Posey y Hines 1991).

Relación depredador-presa. La integración de los resultados de esta investigación y en general al modelo de la teoría moderna de la relación depredador-presa (Taylor 1984) implica por un lado seguir un marco conceptual (Warren *et al.* 1979) que sirva de referencia en la ecología, y por otro estimaciones precisas del tamaño de la población de la presa y del depredador que se reflejan en que condiciones el crecimiento de los depredadores es dependiente de su densidad y de la disponibilidad de presas. Otro parámetro esencial es la evaluación de la tasa de crecimiento de las presas por individuo en ausencia de los depredadores. En teoría este modelo es sencillo y permite calcular ciclos límites estables que facilitan el entendimiento de la dinámica de la interacción (Taylor 1984).

La relación depredador-presa es considerada un factor regulador de las poblaciones de invertebrados y peces en sustratos suaves, estén cubiertos o no con vegetación acuática, (Vermeij *et al.* 1981, Virnstein 1987, Raffaelli *et al.* 1989, Hines *et al.* 1990). Por esta relevancia de la depredación, la estimación del tipo de respuesta funcional en organismos acuáticos es un paso necesario debido a que es un componente fundamental de cualquier modelo de la relación depredador-presa y es un factor determinante en la estabilidad de

los sistemas depredador-presa (Oaten y Murdoch 1975).

El tipo de respuesta funcional (Hassell 1978, Taylor 1984) fluctúa de acuerdo a las condiciones ambientales y el tipo de presa (Abrams 1982), y a las diferencias en la estructura física del microhabitat (Lipcius y Hines 1986). Esta variabilidad de la respuesta funcional en diferentes ambientes persiste si la tasa de mortalidad está en función de la variación ambiental (Abrams 1982) y en los invertebrados estuarinos asociados a fanerógamas acuáticas la mortalidad está relacionada con la complejidad del habitat (Capítulo 3). Esta variación de mortalidad implica diferencias en cuanto a estrategias de alimentación y respuestas de evasión de las presas con respecto al valor del refugio.

La variación del tipo de respuesta funcional en relación con el microhabitat se demostró al comparar esta en sustratos arenosos y lodosos con el portunido depredador Callinectes sapidus y la almeja presa Mya arenaria (Lipcius y Hines 1986). En el capítulo 3, una ligera tendencia de esta variación de la respuesta funcional se detectó al graficar el porcentaje de depredación en las tres condiciones de complejidad ambiental experimentadas en la interacción entre L. apodus y P. duorarum (Fig. 6). También, esta variación de la respuesta funcional relacionada al habitat se observó al graficar los datos de las tasas de depredación sobre jaibas juveniles entre la fanerógama Zostera marina y la macroalga Ulva lactuca (Wilson et al. 1990), y Holland et al. (1980) la mencionan al cuantificar el efecto de la depredación sobre la infauna.

Sin embargo, el tipo de respuesta funcional obtenida graficamente se calcula mediante la aplicación de los modelos matemáticos desarrollados para caracterizar el tipo de respuesta funcional (Holling 1959, Royama 1971, Rogers 1972, Hassell et al. 1977, Hassell 1978). Estos modelos presentan problemas potenciales asociados con el análisis de respuestas funcionales específicas

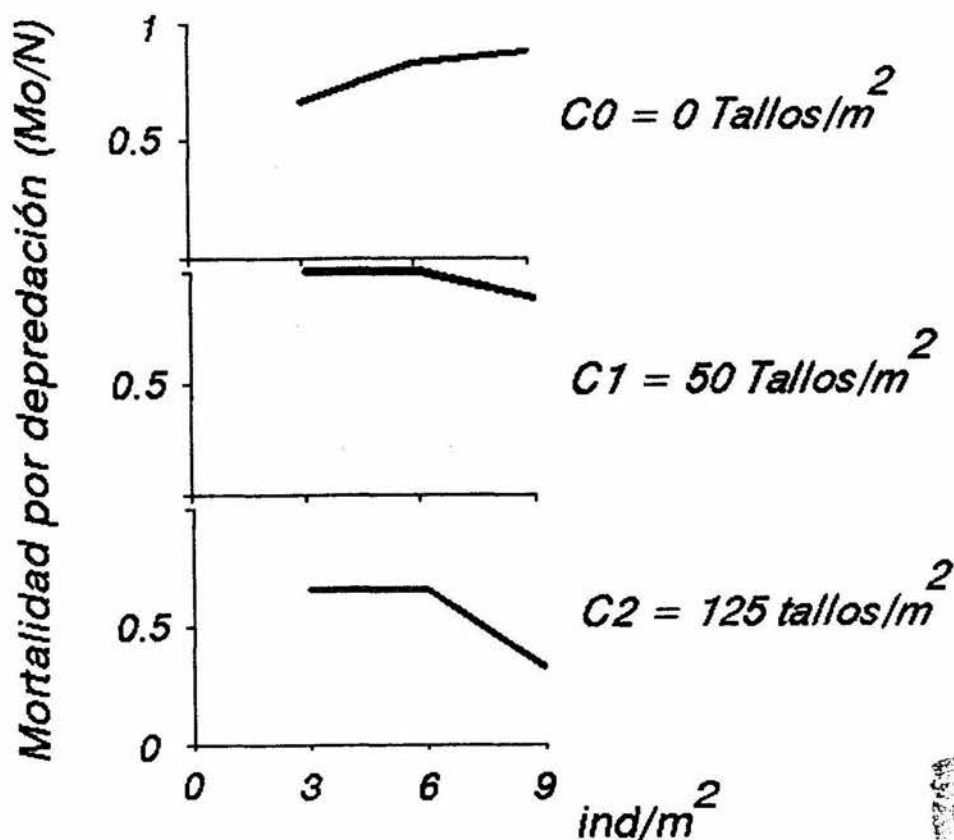


Figura 6. Variación de la respuesta funcional con respecto a la complejidad del habitat (C)



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
EN EL SERENO

(Hassell 1978, Livdahl y Stiven 1983) por lo que es recomendable usar el modelo de respuesta funcional general (Lipcius y Hines 1986) derivado por Real (1977, 1979)

$$N_{\alpha} = K * N_t^{\beta} / (X + N_t^{\beta}) \quad (1)$$

en donde N_{α} = número de presas comidas
 K = máximo de tasa de alimentación (saturación)
 N_t = número inicial de presas
 X = la densidad de presas a la cual $N_{\alpha} = 0.5K$
 β = parámetro asociado con la forma de la curva de la respuesta funcional (Real 1979).

En el caso de esta investigación, de la ecuación (1) sólo hay que estimar K y X . El método estadístico para calcular el tipo de respuesta funcional a partir de β (Real 1979) en las condiciones contrastantes de complejidad física utilizada en los experimentos (Capítulo 3) a partir de la ecuación (1) lo detallan Lipcius y Hines (1986).

La estimación del tipo de respuesta funcional $\{f(H)\}$ permite sustituir este término en el modelo de la teoría moderna de la relación depredador-presa (Taylor 1984). Sobre todo si sustituimos $f(H)$ en el siguiente grupo de ecuaciones utilizadas por Rosenzweig (1969)

$$dH/dt=G(H)-Pf(H) \quad (2)$$

$$dP/dt=PK(H) \quad (3)$$

En las ecuaciones (2) y (3) se puede sustituir $f(H)$ si se asume que $N\alpha$ de la ecuación (1) es igual y sólo resta calcular $g(H)$ y P . Para obtener $g(H)$ es necesario evaluar la tasa de crecimiento experimentalmente, utilizar datos referenciales o alimentar esta ecuación con la tasa promedio de crecimiento natural determinada para P. duorarum en el área de estudio (Alvarez *et al.* 1987). Esta última opción ocasiona variaciones relacionadas a los múltiples factores biológicos y ecológicos que afectan la tasa de crecimiento y de método relacionados al cálculo del crecimiento a partir aproximaciones observacionales.

La estimación precisa de la población de depredadores (P) y presas (H) en sistemas litorales tropicales, como es el caso de las distribuidas en Laguna de Términos, es un problema a resolver relacionado a la amplia varianza de la densidad (Capítulo 1) y la eficiencia y selectividad de los colectores. Las ventajas de omitir en las ecuaciones (2) y (3) los términos $Hg(H)$ y P de $K(P,f(P,H))$ permite la evaluación de la tasa de crecimiento individual $g(H)$ independientemente de la densidad y elimina la posibilidad de la interferencia por otros depredadores que indirectamente influyen sobre la disponibilidad de alimento (Taylor 1984).

Conceptualización en la Ecología de Poblaciones Acuáticas. La formulación de hipótesis que puedan explicar los patrones en la naturaleza es de suma importancia debido a que la ecología es el estudio de las causas de estos patrones (Tilman 1989). Los enfoques utilizados para analizar estos patrones en la naturaleza son

observacionales, teóricos y experimentales y los tres enfoques presentan diferencias y limitaciones (Tilman 1989), sin embargo el experimental es un paso necesario en la comprobación de hipótesis (Dayton y Oliver 1980, Underwood 1991). Así mismo, el considerable avance logrado en el desarrollo de métodos y de la conceptualización en ecología se debe a la experimentación (Diamond 1986, Tilman 1989). A nivel mundial las aproximaciones observacionales predominan en los últimos 20 años (Tilman 1989), y esta situación se acentúa en las investigaciones enfocadas a la ecología acuática en México. Sin embargo, el balance de estos tres enfoques es una medida de la maduración de la ecología como ciencia (Tilman 1989).

En el enfoque experimental en ambientes marinos se ha discutido bastante acerca de los problemas estadísticos de diseño y análisis. En esta investigación se puso especial atención a los problemas relacionados al diseño, análisis e interpretación, los cuales se refieren a la obtención de réplicas, pseudoreplicación, controles, reproducción de las condiciones ambientales naturales, densidades y proporciones cercanas a las naturales, la aplicación correcta del análisis de varianza y comparaciones múltiples adecuadas al tipo de diseño, los pasos lógicos y procesos que permitan la interpretación del sistema analizado, y los problemas conceptuales (Hurlbert 1984, Day y Quinn 1989, Tilman 1989, Bakke 1990, Underwood 1991).

Los pasos lógicos incluyen la propuesta de mecanismos y procesos alternativos y la necesidad de articular modelos que consideren el efecto conjunto u opuesto de más de un factor (Underwood 1991). Mientras que, los problemas conceptuales del enfoque experimental son la dinámica transitoria, los efectos indirectos o de retroalimentación, la variabilidad ambiental y los equilibrios estables múltiples y la historia del ecosistema (Tilman 1989).

En grupos faunísticos, como los estuarinos con tiempos

generacionales cortos, las relaciones de causa-efecto a nivel comunidad deben ser establecidas mediante manipulación controlada en mesocosmos o microcosmos (Warwick et al. 1988, Austen 1989). En ambientes estuarinos la amplia variación de las poblaciones y sus interacciones plantean la necesidad de conjugar el enfoque experimental en escalas de corto y largo plazo que permita la comprobación de las hipótesis planteadas.

En los diseños experimentales en condiciones controladas en laboratorio, como los utilizados en esta investigación (pág. 43), los costos de la actividad de forrajeo pueden variar a consecuencia de la ausencia de factores que la afecten y de esta forma los resultados sobre las respuestas funcionales obtenidos a partir del laboratorio sean lejanos a los obtenidos en el campo (Abrams 1982, Sih et al. 1985). Los problemas de diseño y análisis estadísticos se deben conceptualizar y aplicar con criterios más flexibles en la experimentación con meso y macrocosmos utilizada en el análisis de ecosistemas en escalas a largo plazo (Odum 1984, Tilman 1989, Carpenter 1990).

Como el enfoque experimental implica una simplificación, este puede llevar a la obtención de resultados parciales o sesgados. Por lo cual, los experimentos deben ser programados con el objeto de conjuntar la función de los organismos seleccionados en la estructura de la comunidad mediante la suma de observaciones de campo y experimentales. Esta propuesta de efectuar análisis sobre la regulación de comunidades en escalas espaciales amplias que consideren diseños comparables a través de gradientes ambientales se ha denominado "enfoque experimental comparativo" (Menge y Sutherland 1987, Menge 1991).

La selección de un grupo de especies que lleva a considerar sólo un subgrupo de variables es una clase de simplificación relacionada a la reducción de la dimensionalidad que Schaffer (1981) denomina "abstracción". Si el grupo seleccionado es afectado por la relación

entre las interacciones de las especies que conforman el grupo, los efectos de las especies omitidas sobre las del grupo seleccionado, las interacciones entre las especies omitidas y el efecto del grupo seleccionado sobre el resto de la comunidad (Levine 1976) es difícil comprobar que el resto de los términos tengan menor efecto que el seleccionado (Schaffer 1981). Las interacciones multiespecíficas en relaciones tróficas pueden ser complejas por este elevado número de interacciones (Levine 1976), porque los efectos indirectos modifican de forma inesperada los efectos directos (Sih *et al.* 1985, Posey y Hines 1991), y por que los mecanismos indirectos producen efectos imprevistos o fácil de mal interpretar (Holt 1984).

Un problema a resolver es como insertar los resultados obtenidos mediante enfoques reduccionistas, como los aplicados en los capítulos 1 y 3, en el entendimiento global de la organización de comunidades complejas por su diversidad y variabilidad y la forma de desarrollar modelos que puedan ser aplicados a nivel regional. La mejor forma de estimar los factores reguladores de las poblaciones es mediante su exámen a nivel individual, como lo expresan Bell y Westoby (1986b) con respecto a la complejidad del habitat en pastos marinos. Asi mismo, las generalizaciones y extrapolaciones de este tipo de resultados de una especie o grupo de especies a nivel de comunidad deben aplicarse con cuidado (Young y Young 1978), pues se observan enmascaramientos por la abundancia relativa de las especies (Bell y Westoby 1986b) y los efectos indirectos entre grupos depredadores (Kerfoot and Sih 1987, Rahel y Stein 1988, Hines *et al.* 1990, Posey and Hines 1991). De hecho, en las aproximaciones experimentales a pequeña escala se ha ignorado el papel de la heterogeneidad espacial y las interacciones directas e indirectas con sistemas adyacentes en el desarrollo teórico de la dinámica poblacional (Levine y Paine 1974)

Los huecos de información y problemas de método y conceptuales no demeritan los resultados acumulados a través del tiempo, ni de esta

investigación, pero permiten reflexionar sobre los diseños y problemas que son imprescindibles de resolver de una forma programada con la comprobación de hipótesis mediante enfoques experimentales. Así mismo, la implementación del enfoque teórico se considera prioritario en los proyectos sobre ecología estuarina. El desarrollo y balance de los tres tipos de enfoque en la ecología de sistemas litorales no sólo permite el avance de la esta ciencia como tal, sino también genera elementos de análisis que se aplican para proyectar el ordenamiento de sistemas litorales (Orth y Moore 1983, Wolfe *et al.* 1987, Zimmerman *et al.* 1990).

La falta de información sobre la historia natural de los componentes faunísticos origina deficiencias en la interpretación de los datos obtenidos con diseños observacionales y experimentales complicados e innecesarios. Esta circunstancia afecta los modelos desarrollados sobre interacciones ya que simplifican más la realidad (Schaffer 1981). La carencia de información de la historia natural se magnifica en los sistemas litorales tropicales del suroccidente del Golfo de México. Estos sistemas litorales se caracterizan por presentar una elevada diversidad florística y faunística, y actualmente con una fuerte presión por la perturbación provocada por el incremento del desarrollo costero a nivel demográfico, industrial, pesquero y acuicultural.

CONCLUSIONES

La variación diaria de la densidad resultó ser la escala temporal más apropiada para analizar la selectividad y el valor del habitat de los camarones inmaduros de Penaeus duorarum. Mientras que, espacialmente su distribución se restringió a los parches de vegetación. La selectividad de P. duorarum por sustratos cubiertos con la fanerógama Thalassia testudinum se comprobó observacional y experimentalmente.

El pez Lutjanus apodus, depredador del epibentos, presentó una actividad alimenticia preferentemente nocturna. La selección de este lutjanido como depredador de P. duorarum se fundamentó en: (1) la coexistencia, basada en que la distribución espacio-temporal de ambas especies resultó sobrepuesta en sustratos con vegetación en el periodo de obscuridad, y (2) el consumo de presas, dado por la dominancia de P. duorarum en el análisis del contenido estomacal de L. apodus.

El valor de la vegetación como habitat, en P. duorarum se explicó con el decremento significativo de la mortalidad por depredación de L. apodus en condiciones de máxima complejidad del habitat. Esta disminución de la mortalidad por depredación no descarta el efecto de la disponibilidad de alimento, espacio y otros efectos directos o indirectos de la depredación.

La respuesta funcional del depredador L. apodus mostró una tendencia de tipo III (sigmoideal). Este tipo de respuesta varió con respecto a la modificación del microhabitat. Esta variación de la respuesta funcional abre la posibilidad de caracterizarla matemáticamente y como paso consecuente insertarla en la teoría moderna de la relación depredador-presa. Para solucionar este modelo teórico con las especies mencionadas, es aún necesario estimar con precisión la tasa de crecimiento de las presas en ausencia de depredadores y la densidad de las presas y depredadores.

La dificultad de establecer comparaciones de los procesos que regulan a las comunidades estuarinas en los sistemas litorales del suroccidente del Golfo de México, radica en términos: (1) biológicos y ecológicos, a la amplia variación inherente de los sistemas y organismos litorales tropicales, que incluye la variabilidad de la densidad de presas y depredadores, la mortalidad por depredación y en general, de la variación de los procesos ambientales que los regulan o determinan, y (2) teóricos, a la carencia de un marco conceptual en la ecología de sistemas litorales y a la complicación de equiparar los métodos usados. Estas deducciones sugieren tanto evitar la extrapolación de estos resultados a otros niveles de complejidad (comunidad y ecosistema), como establecer una comparación geográfica de los procesos que

están regulando a las comunidades litorales tropicales con las templados ubicadas al norte del Golfo de México. Sin embargo, los resultados y conclusiones de esta investigación representan una aportación y una serie de hipótesis a resolver, que junto a los resultados registrados en la región aportan elementos a sopesar en el análisis de la organización de las comunidades litorales.

LITERATURA CITADA

- Abele, L.G. 1974. Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. *Ecology* 55: 156-161.
- Abrams, P.A. 1982. Functional responses of optimal foragers. *Am. Nat.* 120: 382-390.
- Abrams, P.A. 1987. Indirect Interaction between Species that Share a Predator: Varieties of Indirect Effects: 38-54, In: W.C. Kerfoot & A. Sih (eds.). Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of New England, Hanover, New Hampshire. 386 p.
- Aguilar, V. 1985. Camarones peneidos de la Laguna de Términos, Campeche: Composición, distribución y parámetros poblacionales. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México: 62 p.
- Agresti, A. 1984. Analysis of ordinal categorical data. John Wiley & Sons. New York. 287 p.
- Alarcón, 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.
- Aldrich, D.V., C.E. Wood, & K.N. Baxter. 1968. An ecological interpretation of low temperature responses in Penaeus aztecus and P. setiferus postlarvae. *Bull. mar. Sci.* 18: 61-71.
- Allen, J.A. 1972. Recent studies on the rhythms of post-larval decapod crustacea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 10: 415-436.
- 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.
- Alvarez, F., A.J. Sánchez, & L.A. Soto. Efficiency of two nets as samplers of estuarine epifauna. (inédito).
- Aréchiga, H., & E. Naylor. 1976. Endogenous factors in the control of rhythmicity in decapod crustaceans: 1-16, In: P.J. De Coursey (ed.) *Biological Rhythms in the Marine Environment*. University of South Carolina Press. Columbia.
- Arenas-Mendieta, R., & 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. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México: 92 p.
- Austen, M.C. 1989. Factors affecting estuarine meiobenthic assemblage structure: a multifactorial microcosm experiment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 130: 167-187.
- Bakke, T. 1990. Benthic mesocosms: II. Basic research in hard-bottom benthic mesocosms: 122-135, In: C.M. Lalli (ed.). *Enclosed Experimental Marine Ecosystems: A Review and Recommendations*. Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies 37. Springer-Verlag. Hemsbach/Bergstr.
- Barba, E., A.J. Sánchez, & A. Raz-Guzman. 1991. Crustáceos (Decapoda) y peces juveniles distribuidos en la región central de Laguna Madre, Tamaulipas. Congreso Nacional de Zoología, Mérida, Yucatán. Octubre, 1991.
- Bauer, R.T. 1985. Diel and seasonal variation in species composition and abundance of caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) from seagrass meadows on the north coast of Puerto Rico. *Bull. Mar. Sci.* 36: 150-162.
- Bell, J.D., & M. Westoby. 1986a. Variation in seagrass height and density over a wide spatial scale: effects on fish and decapods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 104: 275-295.
- 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
- Bell, J.D., & M. Westoby. 1986c. Abundance of macrofauna in dense seagrass is due to habitat preference, not predation. *Oecologia* (Berlin). 68: 205-209.
- Blower, S.M., & J. Roughgarden. 1988. Parasitic castration: host species preferences, size-selectivity and spatial heterogeneity. *Oecologia* (Berlin) 75: 512-515.
- Boutiere, H. 1979-80. Introduction a la Connaissance des Milieux Lagunaires. *Océanis* 5: 823-832.
- Buschmann, A.H. 1990. Intertidal Macroalgae as Refuge and Food for Amphipoda in Central Chile. *Aquatic Botany* 36: 237-245.
- Cárdenas, L. 1989. Estudio preliminar sobre la distribución y abundancia de las postlarvas epibénticas de Penaeus aztecus (Ives, 1891) y Penaeus setiferus (L.) en la laguna de Tamiahua Veracruz (Crustacea: Penaeidae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Autón. México: 44 p.
- Cárdenas, L. 1992. Flujo de energía en las especies de macrocrustáceos dominantes asociados a vegetación sumergida en la Laguna de Tamiahua Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Autón. México: 81 p.
- Carpenter, S.R. 1990. Large-scale perturbations: opportunities for innovation. *Ecology* 71: 2038-2043.
- Carpenter, S.R., J.F. Kitchell, & J.R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634-639.
- Castro-Aguirre, J.L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zóogeográficos y ecológicos. Dirección General del Instituto Nacional de pesca, Serie Científica (19). D.F.: 298 p.
- Chace, F. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a summary of the West Indian Shallow-Water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smith. Contribs. to Zoology.* (98) Smith. Institution Press. EUA. 179 p.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9: 129-136.
- Coen, L.D. 1988. Herbivory by crabs and the control of algal epibionts on Caribbean host corals. *Oecologia* (Berlin): 198-203.
- Coen, L.D., K.H. Heck, & L.G. Abele. 1981. Experiments on competition and predation among shrimps of seagrass meadows. *Ecology* 62 (6): 1484-1493.
- Coles, R.G., W.J. Lee Long, B.A. Squire, L.C. Squire, & J.M. Bibby. 1987. Distribution of seagrasses and associated juvenile commercial penaeid prawns in North-eastern Queensland waters. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 38: 103-119.
- Connell, J.H. 1975. Some Mechanisms Producing Structure in Natural Communities: a Model and Evidence from Field Experiments: 460-490, In: M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities.* Belknap Press of Harvard University. Cambridge.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- Connell, J.H. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 93: 11-45.
- Cooper, S.D., D.W. Smith, & J.R. Bence. 1985. Prey selection by freshwater predators with different foraging strategies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1720-1732.
- Coull, B.C. 1985. The Use of Long-Term Biological Data to Generate Testable Hypotheses. *Estuaries* 8(2A): 84-92.
- Coull, B.C., & J.B.J. Wells. 1983. Refuges from fish predation: Experiments with phytoplankton meiofauna from the New Zealand rocky intertidal.

Ecology 64: 1599-1609.

Crowder, L.B., & W.E. Cooper. 1979. Structural complexity and fish-prey interactions in ponds: a point of view: 2-10, In: D.L. Johnson, & R.A. Stein (eds.). Response of fish to habitat structure in standing water. Noth Central Division American Fisheries Society, Special Publication 6.

Dall, W., B.J. Hill, P.C. Rothlisberg, & D.J. Sharples. 1990. The biology of the Penaeidae. Adv. Mar. Biol. 27: 489 p.

Day, R.W., & G.P. Quinn. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. Ecol. Monogr. 59: 433-463.

Dayton, P.K., & J.S. Oliver. 1980. An evaluation of experimental analysis of population and community patterns in benthic marine environments: 93-120, In: K.R. Tenore, & B.C. Coull (eds.). Marine Benthic Dynamics. University of South Carolina Press, Columbia.

De Coursey, P.J. 1983. Biological timing: 107-162, In: E.D. Bliss (ed.) The Biology of Crustacea 7. Academic Press, New York.

De la Lanza, G., M.A. Rodríguez-Medina, & L.A. Soto. 1986. Ensayo experimental del consumo de detritos de halófitas por los camarones peneidos Penaeus vannamei y P. stylirostris. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. Méx. 57, Ser. Zool. (1): 199-212.

Diamond, J. 1986. Overview: Laboratory Experiments, Field Experiments, and Natural Experiments: 3-22, In: J. Diamond, y T.J. Case (eds.). Community Ecology. Harper & Row Publ. New York. 665 p.

Díaz-González, G., & L.A. Soto. 1988. Hábitos alimenticios de peces depredadores del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 15(1): 97-124.

Drummond-Davis, N.C., K.H. Mann, & R.A. Pottle. 1982. Some estimates of population density and feeding habits of the rock crab, Cancer irroratus, in

a kelp bed in Nova Scotia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39. 636-639.

Duarte, C.M. 1989. Temporal biomass variability and production/biomass relationships of seagrass communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 51: 269-276.

Fleming, R.H. 1948. Physical Characteristics of the Inshore Environment. J. Mar. Res. 7: 483-489.

Flint, R.W. 1985. Long-Term Estuarine Variability and Associated Biological Response. Estuaries 8(2A): 158-169.

Flores, A. 1993. Distribución de los estadios inmaduros de camarones (Crustacea: Penaeidae) en la Laguna de Mecoacán, Tabasco. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México: 29p.

Florida, R. 1993. Variación diurna de cangrejos braquiuros asociados a vegetación acuática en Laguna de Términos, Campeche. Informe de Investigación, Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México. inédito.

Forbes, A.T., & M.C. Benfield. 1986. Tidal Behaviour of post-larval penaeid prawns (Crustacea: Decapoda: Penaeidae) in a southeast African estuary. J. Exp. mar. Biol. Ecol. 102: 23-34.

Frost, T.M., D.L. DeAngelis, S.M. Bartell, D.J. Hall, & S.H. Hurlbert. 1988. Scale in the Design and Interpretation of Aquatic Community Research: 229-258, In: S.R. Carpenter (ed.). Complex Interactions in Lake Communities. Springer-Verlag. Michigan.

Fry, B., S.A. Macko, & J.C. Ziemann. 1987. Review of Stable Isotopic Investigations of Food Webs in Seagrass Meadows: 189-209, 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.

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.
- Gannon, A.T., & M.G. Wheatly. 1992. Physiological effects of an ectocommensal gill barnacle, Octolasmis muelleri, on gas exchange in the blue crab Callinectes sapidus. J. Crust. Biol. 12: 11-18.
- Giles, J.H., & G. Zamora. 1973. Cover as factor in habitat selection by juvenile brown (Penaeus aztecus) and white (P. setiferus) shrimp. Trans. Am. Fish. Soc. 2: 144-145.
- Gilliam, J.F. 1989. Strong effects of foraging minnows on stream benthic invertebrate community. Ecology 70: 445-452.
- Gleason, D.F. 1986. Utilization of salt marsh plants by postlarval brown shrimp: carbon assimilation rates and food preferences. Mar. Ecol. Prog. Ser. 31: 151-158.
- Gleason, D.F., & R.J. Zimmerman. 1984. Herbivory potential of postlarval brown shrimp associated with salt marshes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 84: 235-246.
- Gore, R.H., E.E. Gallaher, L.E. Scotto, & K.W. Wilson. 1981. Studies on Decapod Crustacea from the Indian River Region of Florida. XI. Community Composition, Structure, Biomass and Species-Areal Relationships of Seagrass and Drift Algae-associated Macrocrustaceans. Est. Coast. Shelf Sci 12: 485-508.
- Gracia, A., & L.A. Soto. 1990. Populations study of the penaeid shrimp of Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 17: 241-255.
- Greening, H.S., & R.J. Livingston. 1982. Diel variation in the structure of seagrass-associated epibenthic macroinvertebrate communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 7: 147-156.
- Hanski, I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. Oikos 37: 306-312.
- Harper, J.L. 1982. After description: 11-25, In: E.I. Newman (ed.) The plant community as a Working Mechanism. British Ecological Society Special Publication Series 1. Blackwell Scientific Publication. Oxford.
- Harrigan, P., J.C. Zieman, & S.A. Macko. 1989. The base of nutritional support for the gray snapper (Lutjanus griseus): An evaluation based on a combined stomach content and stable isotope analysis. Bull. Mar. Sci. 44: 65-77.
- Hassell, M.P. 1978. The dynamics of arthropod predator-prey systems. Monogr. in Population Biol 13.
- Hassell, M.P., J.H. Lawton, & J.R. Beddington. 1977. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. J. Animal Ecol: 46: 249-262.
- Healy, M.J.R. 1988. Glim: An Introduction. Clarendon Press. Oxford: 129 p.
- Heck, K.L. Jr., & G.S. Wetstone. 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. J. Biogeogr. 4: 135-142.
- Heck, K.L., & R.J. Orth. 1980. Seagrass habitats: The roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. 449-464, In: V.S. Kennedy (ed.). Estuarine Perspectives. Academic Press. New York: 449-464.
- Heck, K.L., & T.A. Thomman. 1981. Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. J. exp. mar. Biol. Ecol. 53: 125-134.
- Heck, K.L., & T.A. Thomman. 1984. The nursery role of seagrass meadows in the upper and lower reaches of the Chesapeake Bay. Estuaries 7: 70-92.
- Heck, K.L., & K.A. Wilson. 1987. Predation rates on decapod crustaceans in latitudinally separated seagrass communities: a study of spatial and temporal variation using tethering techniques. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 107: 87-100.

- Heck, K.L., & M.P. Weinstein. 1989. Feeding habits of juvenile reef fishes associated with Panamanian seagrass meadows. *Bull. Mar. Sci* 45(3): 629-636.
- Heck, K.L., & L.B. Crowder. 1992. Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems, In: S.S. Bell, E.D. McCoy, & H.R. Mushinsky. (eds.). *Habitat Complexity: the Physical Arrangement of Objects in Space*. Chapman and Hall, N.Y.
- Hettler, W.F. 1989. Food habits of juveniles of spotted seatrout and gray snapper in western Florida Bay. *Bull. Mar. Sci.* 44: 155-162.
- Hines, A.H., A.M. Haddon, & L.A. Wiechert. 1990. Guild structure and foraging impact of blue crabs and epibenthic fish in a subestuary of Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 105-126.
- Hobson, E.S., & J.R. Chess. 1976. Trophic interactions among fishes and zooplankters near shore at Santa Catalina Island, California. *Fish. Bull. U.S.* 74: 567-568.
- Holland, A.F., N.K. Mountford, M.H. Hiegel, K.R. Kaumeyer, & J.A. Mihursky. 1980. Influence of Predation on Infaunal Abundance in Upper Chesapeake Bay, USA. *Mar. Biol.* 57: 221-235.
- Holling, C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- Holm, E. 1988. Environmental restraints and life strategies: a habitat templet matrix. *Oecologia (Berlin)* 75: 141-145.
- Holmquist, J.F., G.V.N. Powell, & S.M. Sogard. 1989. Decapod and Stomatopod communities of seagrass-covered mud banks in Florida Bay: Inter- and intra-bank heterogeneity with special reference to isolated subenvironments. *Bull. Mar. Sci.* 44: 251-262.
- Holt, S.A., C.L. Kitting, & C.R. Arnold. 1983. Distribution of young red drums among different seagrass meadows. *Trans. Am. Fish. Soc.* 112: 267-271.
- Holt, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *Am. Nat.* 124: 377-406.
- Howard, R.K. 1985. Measurements of short-term turnover of epifauna within seagrass beds using an *in situ* staining method. *Mar. Ecol. Prog. Series* 22: 163-168.
- Hughes, D.A. 1968. Factors controlling emergence of pink shrimp (*Penaeus duorarum*) from the substrate. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., 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.
- Hughes, R.N. 1980. Optimal Foraging Theory in the Marine Context. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 18: 423-481.
- Hughes, R.N., & R. Seed. 1981. Size Selection of Mussels by the Blue Crab *Callinectes sapidus*: Energy Maximizer or Time Minimizer. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6: 83-89.
- 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.* 107: 61-70.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- Iwasa, Y., M. Higashi, & N. Yamamura. 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *Am. Nat* 117: 710-723.
- Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements

for evaluating resource preference. Ecology 61: 61-71.

Kemp, W.M., W.R. Boynton, L. Murray, C.J. Maden, R.L. Wetzel, & F. Vera-Herrera. 1988. Light relations for the seagrass *Thalassia testudinum* and its epiphytic algae in a tropical estuarine environment: 193-206, In: A. Yañez-Arancibia, & J.W. Day Jr. (eds.). Ecología de los Sistemas Costeros en el Sur del Golfo de México: La Región de la Laguna de Términos. Inst. Cienc. Mar y Limnol. UNAM, Coast. Ecol. Inst. LSU. Ed. Universitaria. D.F.

Kerfoot, W.C., & A. Sih (eds.). 1987. Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of New England, Hanover, New Hampshire. 386 p.

Kikuchi, T., & J.M. Pérès. 1977. Consumer ecology of seagrass beds: 147-194, In: C.P. McRoy & C. Helfferich (eds.). Seagrass ecosystems: a scientific perspective. Marcel Dekker, New York.

Kitting, C.L. 1984. Selectivity by dense populations of small invertebrates foraging among seagrass blade surfaces. Estuaries 7(4A): 276-288.

Kitting, C.L., B. Fry, & M.D. Morgan. 1984. Detection of inconspicuous food webs in seagrass meadows. Oecologia (Berlin): 62: 145-149.

Kneib, R.T. 1984. Patterns of invertebrate distribution and abundance in the intertidal salt marsh: causes and questions. Estuaries 7(4A): 392-412.

Leber, K.M. 1985. The influence of predatory decapods, refuge, and macrohabitat selection on seagrass communities. Ecology 66. 1951-1964.

Levine, S.A., & R.T. Paine. 1974. Disturbance, Patch Formation, and Community Structure. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 71: 2744-2747.

Levine, S.H. 1976. Competitive interactions in ecosystems. Am. Nat. 110: 903-910.

Ley-Lou, F. 1979. Algunos factores

ecológicos-abióticos en Estero Pargo, Campeche. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México. 39 p.

Liem, K.F. 1980. Adaptive Significance of Intra- and Interspecific Differences in the Feeding Repertoires of Cichlid Fishes. Am. Zool. 20: 295-314.

Lipcius, R.N., & A.H. Hines. 1986. Variable functional responses of a marine predator in dissimilar homogeneous microhabitats. Ecology 67: 1361-1371.

Livdahl, T.P., & A.E. Stieven. 1983. Statistical difficulties in the analysis of predator functional response data. Canadian Entomologist 115: 1365-1370.

Livingston, R.J. 1984. Trophic response of fishes to habitat variability in coastal seagrass systems. Ecology 65: 1258-1275.

Livingston, R.J. 1985. Organization of fishes in coastal seagrass system: The response to stress, Chap. 16: 367-382, In: Yañez-Arancibia (Ed.) Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration, 645 p. UNAM Press México.

Livingston, R.J. 1987. Field Sampling in Estuaries: The Relationship of Scale to Variability. Estuaries 10: 194-207.

MacArthur, R.H. 1972. Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species. Harper & Row. London: 269 p.

Main, K.L. 1985. The influence of prey identity and size on selection of prey by two marine fishes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 88: 145-152.

Main, K.L. 1987. Predator avoidance in seagrass meadows: prey behavior, microhabitat selection, and cryptic coloration. Ecology 68: 170-180.

May, R.M. 1986. The search for pattern in the balance of nature: advances and retreats. Ecology 67: 1115-1126.

Méndez, I. 1976. Comparación de medias de población. IIMAS-UNAM

- Comunicaciones Técnicas, Serie Azul: Monografías 3(17): 39 p.
- Menge, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecol. Monogr.* 46: 355-393.
- Menge, B.A. 1991. Generalizing from experiments: is predation strong or weak in the New England rocky intertidal? *Oecologia* 88: 1-8.
- Menge, B.A., & J.P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: Synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *Am. Nat.* 110 (973): 351-369.
- Menge, B.A., & J.P. Sutherland. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am. Nat.* 130: 730-757.
- Menge, B.A., J. Lubchenco, L.R. Ashkenas, & F. Ramsey. 1986. Experimental separation of effects on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: Direct and indirect consequences of food web complexity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 100:225-269.
- McTigue, T.A., & R.J. Zimmerman. 1991. Carnivory vs. herbivory in juvenile Penaeus setiferus (Linnaeus) and Penaeus aztecus. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 151: 1-16.
- Mier y Reyes, R.C., A.J. Sánchez, & L.A. Soto. 1991. Patrón de actividad diaria de Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum en comunidades de fanerógamas acuáticas, Laguna de Términos, Campeche. Memorias del XI Congreso Nacional de Zoología, Mérida, Yucatán, octubre, 1991.
- Miller, K.M., & T.H. Carefoot. 1989. The of spatial and size refuges in the interaction between juvenile barnacles and grazing limpets. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 134: 157-174.
- Minello, T.J., & R.J. Zimmerman. 1983. Fish predation on juvenile brown shrimp, Penaeus aztecus Ives: The effect of simulated Spartina structure on predation rates. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 72(3): 211-231.
- Minello, T.J., & R.J. Zimmerman. 1984. Selection for brown shrimp, Penaeus aztecus, as prey by the spotted seatrout, Cynoscion nebulosus. *Contrib. Mar. Sci.* 27: 159-167.
- Minello, T.J., & R.J. Zimmerman. 1985. Differential selection for vegetative structure between juvenile brown shrimp (Penaeus aztecus) and white shrimp (P. setiferus) and implications in predator-prey relationships. *Est. Coast. Shelf Sci.* 20:707-716.
- Minello, T.J., & R.J. Zimmerman. 1991. The Role of Estuarine Habitats in Regulating Growth and Survival of Juvenile Penaeid Shrimp: 1-16, In: P.F. Deloach, W.J. Dougherty y M.A. Davidson (eds.). *Frontiers of Shrimp Research. Developments in Aquaculture and fisheries science*, 22. Elsevier Science Publishers. Amsterdam.
- Minello, T.J., R.J. Zimmerman, & E.X. Martínez. 1987. Fish predation on juvenile brown shrimp, Penaeus aztecus Ives: Effects of turbidity and substratum on predation rates. *Fish. Bull.* 85: 59-70.
- Minello, T.J., R.J. Zimmerman, & E.X. Martínez. 1989. Mortality of Brown Shrimp Penaeus aztecus in Estuarine Nurseries. *Trans. Am. Fish. Soc.* 118: 693-708.
- Minello, T.J., R.J. Zimmerman, & P.A. Barrick. 1990. Experimental studies on selection for vegetative structure by penaeid shrimp. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-237. 30 p.
- Moore, K.H., & R.L. Wetzel. 1988. The distribution and Productivity of Seagrass in the Terminos Lagoon: 207-220, In: A. Yañez-Arancibia, & J.W. Day Jr. (eds.). *Ecología de los Sistemas Costeros en el Sur del Golfo de México: La Región de la Laguna de Términos*. Inst. Cienc. Mar y Limnol. UNAM, Coast. Ecol. Inst. LSU. Ed. Universitaria. D.F.
- Morgan, M.D. 1980. Grazing and predation of the grass shrimp Palaemonetes pugio. *Limnol. Oceanogr.* 25: 896-902.

- 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.
- Nelson, W.G. 1979. Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 38: 225-245.
- Nelson, W.G. 1981. Experimental studies of decapod and fish predation on seagrass macrobenthos. Marine Ecology Progress Series 5: 141-149.
- Nelson, W.G., & M.A. Capone. 1990. Experimental studies of predation on polychaetes associated with seagrass beds. Estuaries 13: 51-58.
- Nelson, W.G., & E. Bonsdorff. 1990. Fish predation and habitat complexity: are complexity thresholds real? J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 141: 183-194.
- Norton, S.F. 1988. Role of the Gastropod Shell and Operculum in Inhibiting Predation by Fishes. Science 241: 92-94.
- Norton, S.F. 1991. Capture success and diet of cottid fishes: The role of predator morphology and attack kinematics. Ecology 72: 1807-1819.
- Oaten, A., & W.W. Murdoch. 1975. Functional response and stability in predator-prey systems. Am. Nat. 109: 289-298.
- Odum, E.P. 1984. The Mesocosm. BioScience 34: 558-562.
- Odum, W.E., & E.J. Heald. 1972. Trophic analysis of an estuarine mangrove community. Bull. Mar. Sci. 22: 671-738.
- Orth, R.J. & K.A. Moore. 1983. Chesapeake Bay: An Unprecedented Decline in Submerged Aquatic Vegetation. Science 222: 51-53.
- Orth, R.J., K.L. Heck, & J. van Montfrans. 1984. Faunal Communities in Seagrass Beds: A Review of the Influence of Plant Structure and Prey Characteristics on Predator-Prey Relationships. Estuaries 7: 339-350.
- Osman, R.W., & J.A. Haugsness. 1981. Mutualism Among Sessile Invertebrates: A Mediator of Competition and Predation. Science. 211: 846-848.
- Payne, C.D. 1986. The GLIM System Release 3.77 Manual. Royal Statistical Society. Numerical Algorithms Group Ltd. Oxford. 183 p.
- Pérez-Farfante, I. 1970. Diagnostic Characters of Juveniles of the Shrimps Penaeus aztecus aztecus, P. duorarum duorarum, and P. brasiliensis (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). United States Fish and Wildlife Service, Spec. Scient. Rep. Fish. (599): 26 pp.
- Peters, K.M., & R.H. McMichael, Jr. 1987. Early Life History of the Red Drum, Sciaenops ocellatus (Pisces: Sciaenidae), in Tampa Bay, Florida. Estuaries 10: 92-107.
- Peterson, C.H. 1979. Predation, competitive exclusion, and diversity in the soft-sediment benthic communities of estuaries and lagoons: 233-264, In: R.J. Livingston (ed.). Ecological Processes in Coastal and Marine Systems. Plenum. New York.
- Pimm, S.L. 1991. The balance of nature?: ecological issues in the conservation of species and communities. The University of Chicago Press. Chicago: 434 p.
- Poiner, I.R., D.J. Staples, & R. Kenyon. 1987. Seagrass communities of the Gulf of Carpentaria, Australia. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 38: 121-131.
- Pollard, D.A. 1984. A review of ecological studies on seagrass-fish communities, with particular reference to recent studies in Australia. Aquatic Botany 18: 3-42.
- Posey, M.H., & A.H. Hines. 1991. Complex predator-prey interactions within an estuary benthic community. Ecology:2155-2169.
- Pyke, G.H., H.R. Pulliam, & E.L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of the theory and test. Q. Rev. Biol. 52: 137-357.
- Raffaelli, D., A. Conacher, H. McLachlan, & C. Emes. 1989. The Role

- of Ephemeral Crustacean in an Estuarine Food Web. Estuarine, Coastal and Shel Sci. 28: 149-160.
- Rahel, F.J., & R.A. Stein. 1988. Complex predator-prey interactions and predator intimidation among crayfish, piscivorous fish, and small benthic fish. *Oecologia* (Berlin) 75: 94-98.
- Rathbun, M.J. 1930. The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. U.S. Nat. Mus. Bull. 152: 1-609, plates 1-230.
- Raz-Guzman, A., & G. de la Lanza. 1991. Evaluation of photosynthetic pathways of vegetation, and of sources of sedimentary organic matter through $\delta^{13}C$ in Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *Anales Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Bot.* 62: 39-63.
- Raz-Guzman A., & A.J. Sánchez. 1992. Registros adicionales de cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura) de la Laguna de Términos, Campeche. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool.* 63: 29-45.
- Raz-Guzman A., A.J. Sánchez, L.A. Soto, & F. Alvarez. 1986. Catálogo Ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros de Laguna de Términos, Campeche (Crustacea: Brachyura, Anomura). *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 57, Ser. Zool. (2): 343-383.
- Real, L.A. 1977. The kinetics of functional response. *Am. Nat.* 111: 289-300.
- Real, L.A. 1979. Ecological determinants of functional response. *Ecology* 60: 481-485.
- Renfro, W.C. 1962. Small beam net for sampling postlarval shrimp. Galveston Biological Laboratory, June 30, 1962. U.S. Fish. Wildl. Serv. Circ. 161: 86-87.
- Reséndez, A. 1981. Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. II. *Biotica* 6(4): 345-430.
- Reveles, B. 1983. Contribución al estudio de los anélidos poliquetos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* en la porción este de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México: 78 p.
- Reynolds, W.W., & M.E. Casterlin. 1979. Diel activity of the pink shrimp *Penaeus duorarum*. *Hydrobiologia* 66(3): 223-226.
- Ringo, R.D., & G. Zamora. 1968. A penaeid postlarval character of taxonomic value. *Bull. Mar. Sci.* 18: 471-476.
- Rivera, E. 1990. Ecología trófica en dos poblaciones de peces tropicales costeros (*Polydactylus octonemus* y *Lutjanus synagris*) del sur del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México: 59 p.
- Rogers, D. 1972. Random search and insect population models. *J. Animal Ecol.* 41: 369-383.
- Royama, T. 1971. A comparative study of models for predation and parasitism. *Researches in Population Ecology, Supplement 1*: 1-19.
- Rosenzweig, M.L. 1969. Why the prey curve has a hump?. *Am. Nat.* 103: 81-87.
- Roughgarden, J., & M. Feldman. 1975. Species packing and predation pressure. *Ecology* 56: 489-492.
- Ryan, J.D. 1981. Diel predator-prey relationships in a subtropical seagrass meadow: Apalachee Bay, Florida. Thesis Florida State University, Tallahassee, Florida, USA.
- Sánchez, A.J., & L.A. Soto. 1982. Comportamiento anual de las postlarvas epibénticas de camarones peneidos en el sector oriental de la Laguna de Términos. Congreso Nacional de Zoología, Mazatlán, diciembre, 1982.
- Sánchez, A.J., & 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.

- Sánchez, A.J., & A. Raz-Guzman. 1992. Distribution patterns of aquatic brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) in a tropical estuarine system: Terminos Lagoon, southern Gulf of Mexico. British Ecological Society & ASLO Symposium, "Aquatic Ecology: Scale, Pattern & Process". Cork, Ireland, April.
- Sánchez, A.J., & L.A. Soto. 1993. Distribución de camarones inmaduros (Decapoda: Penaeidae) en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México. Rev. Biol. Trop. 41(1): 81-88.
- Sánchez, A.J., A. Raz-Guzman, & L.A. Soto. 1990. Patrones de distribución de Braquiuros y Anomuros en Laguna de Términos, Campeche, México. Memorias del II Congreso de Ciencias del Mar. Instituto Oceanológico. La Habana, Cuba, junio, 1990.
- Savino, J., & R.A. Stein. 1982. Predator - prey interaction between large-mouth bass and bluegills as influenced by simulated, submerged vegetation. Trans. Am. Fish. Soc. 111: 225-266.
- Schaffer, W.M. 1981. Ecological abstraction: the consequences of reduced dimensionality in ecological models. Ecological Monogr. 51: 383-401.
- Schoener, T.W. 1989. Food webs from the small to the large. Ecology 70: 1559-1589.
- Sheridan, P.F., & R.J. Livingston. 1983. Abundance and seasonality of infauna and epifauna inhabiting a Halodule wrightii meadow in Apalachicola Bay, Florida. Estuaries 6: 407-409.
- Sheridan, P.F. 1992. Comparative habitat utilization by estuarine macrofauna within the mangrove ecosystem of Rookery Bay, Florida. Bull. Mar. Sci. 50: 21-39.
- Sih, A. 1985. Evolution, predator avoidance, and unsuccessful predation. Am. Nat. 125: 153-157.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka, & K. Strohmeier. 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. Annual Review of Ecology and Systematics 16: 269-311.
- Sogard, S.M., G.V.N. Powell, & J.G. Holmquist. 1987. Epibenthic fish communities on Florida Bay banks: relations with physical parameters and seagrass cover. Mar. Ecol. Prog. Ser. 40: 25-39.
- Sogard, S.M., G.V.N. Powell, & J.G. Holmquist. 1989a. Fish utilization of shallow, seagrass-covered banks in Florida Bay I. Species composition and spatial heterogeneity. Env. Biol. Fishes. 24: 53-65.
- Sogard, S.M., G.V.N. Powell, & J.G. Holmquist. 1989b. Spatial distribution and trends in abundance of fishes residing in seagrass meadows on Florida Bay mudbanks. Bull. Mar. Sci. 44: 179-199.
- Sokal, R.R., & F.J. Rohlf. 1969. Biometry, the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman & Co., San Francisco: 766p.
- Starck, W.A., & R.E. Schroeder. 1970. Investigations of gray snapper, Lutjanus griseus. Stud. Trop. Oceanogr. Miami 10: 224 pp.
- Stoner, A.W. 1980. Feeding ecology of Lagodon rhomboides (Pisces: Sparidae): variation and functional responses. Fish. Bull., NOAA 78:337-352.
- Stoner, A.W. 1982. The influence of benthic macrophytes on the foraging behavior of pinfish, Lagodon rhomboides (Linnaeus). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 58: 271-284.
- Stoner, A.W. 1983. Distribution of fishes in seagrass meadows: Role of macrophyte biomass and species composition. Fish. Bull. 81: 837-846.
- Stoner, A.W., & F.G. Lewis. 1985. The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical sea-grass meadows. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 94: 19-40.
- Stoner, A.W., & B.A. Buchanan. 1990. Ontogeny and overlap in the diets of four tropical Callinectes species. Bull. Mar. Sci. 46: 3-12.

- Stoner, A.W., H.S. Greening, J.D. Ryan, & R.T. Livingston. 1983. Comparison of macrobenthos collected with cores and suction sampler in vegetated and unvegetated marine habitats. *Estuaries* 6: 76-82.
- 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.
- Summerson, H.C., & C.H. Peterson. 1984. Role of predation in organizing benthic communities of a temperate-zone seagrass bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15: 63-77.
- Systat, 1985. *The System for Statistics*. SYSTAT. Evanston: 417p.
- Taylor, R.J. 1984. *Predation*. Chapman and Hall. New York: 165 p.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* 25: 1-45.
- Tilman, D. 1989. Ecological Experimentation: Strengths and Conceptual Problems: 136-157, In: G.E. Likens (ed.). *Long-Term Studies in Ecology*. Springer-Verlag. Michigan.
- Trent, L., E.J., Pullen, C.R. Mock, & D. Moore. 1969. Ecology of western Gulf estuaries. *U.S. Fish. Wildl. Serv. Circ.* 325: 18-24.
- Turner, A.W., & G.G. Mittelbach. 1990. Predator avoidance and community structure: interactions among piscivores, planktivores, and plankton. *Ecology* 71: 2241-2254.
- Underwood, A.J. 1991. The logic of ecological experiments: a case history from studies of the distribution of macro-algae on rocky intertidal shores. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 71: 841-866.
- Vargas-Maldonado, I., A. Yañez-Arancibia, & F. Amezcua-Linares. 1981. Ecología y estructura de las comunidades de peces en áreas de Rhizophora mangle y Thalassia testudinum de la Isla del Carmen, Laguna de Términos, sur del Golfo de México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 8(1): 241-266.
- Vermeij, G.J., D.E. Schindel, & E. Zipser. 1981. Predation Through Geological Time: Evidence from Gastropod Shell Repair. *Science* 214: 1024-1026.
- Virnstein, R.W. 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58: 1199-1217.
- Virnstein, 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.
- Virnstein, R.W. 1990. The large spatial and temporal biological variability of Indian River Lagoon. *Florida Sci.* 53: 249-256.
- Virnstein, R.W., P.S. Mikkelsen, K.D. Cairns, & M.A. Capone. 1983. Seagrass beds versus sand bottoms: the trophic importance of their associate benthic invertebrates. *Fla. Sci.* 46: 363-381.
- Warren, C.E., M. Allen, & J.W. Haefner. 1979. Conceptual frameworks and the philosophical foundations of general living systems theory. *Behavioral Science*: 24: 296-309.
- Warwick, R.M., M.R. Carr, K.R. Clarke, J.M. Gee, & R.H. Green. 1988. A mesocosm experiment on the effects of hydrocarbon and copper pollution on a sublittoral soft-sediment meiobenthic community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46: 181-191.
- Weinstein, M.P., & K.L. Heck, Jr. 1979. Ichthyofauna of Seagrass Meadows Along the Caribbean Coast of Panamá and the Gulf of Mexico: Composition, Structure and Community Ecology. *Mar. Biol.* 50: 97-107.
- West, D.L., & A.H. Williams. 1986. Predation by Callinectes sapidus (Rathbun) within Spartina Alterniflora (Loisel) marshes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 100: 75-95.

- Wiens, J.A. 1984. Resource Systems, Populations, and Communities. 397-436, In: P.W. Price, C.N. Slobodchikoff & W.S. Gaud. A New Ecology. John Wiley & Sons. New York.
- Williams, A.B. 1959. Spotted and brown shrimp postlarvae (Penaeus) in North Carolina. Bull. Mar. Sci. Gulf Carib. 9: 281-290.
- Williams, A.H., L.D. Coen, & M.S. Stoelting. 1990. Seasonal abundance, distribution, and habitat selection of juvenile Callinectes sapidus (Rathbun) in the northern Gulf of Mexico. J. exp. mar. Biol. Ecol. 137: 165-183.
- Wilson, K.A., K.W. Abele, & K.L. Heck. 1990. Predation rates on juvenile blue crabs in estuarine nursery habitats: evidence for the importance of macroalgae (Ulva latuca). Mar. Ecol. Prog. Ser 58: 243-251.
- Windell, T.J., & S.H. Bowen. 1978. Methods for Study of Fish Diets Based on Analysis of Stomach Contents: 219-226, In: T. Bagenal (ed.). Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters. Blackwell Scientific Pub. Ltd.
- Witman, J.D. 1985. Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England. Ecol. Monographs. 55: 421-445.
- Wolfe, D.A., M.A. Champ, D.A. Flemer, & A.J. Mearns. 1987. Long-Term Biological Data Sets: Their Role in Research, Monitoring, and Management of Estuarine and Coastal Marine Systems. Estuaries 10: 181-193.
- Woodin, S.A. 1978. Refuges, disturbance, and community structure: A marine soft-bottom example. Ecology 59:274-284.
- Worthington, D.G., D.J. Ferrell, S.E. McNeill, & J.D. Bell. 1992. Effects of the shoot density of seagrass on fish and decapods: are correlation evident over larger spatial scales? Mar. Biol. 112: 139-146.
- Yañez-Arancibia, A., & P. Sánchez-Gil. 1986. Los peces demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México. 1. Caracterización ambiental, ecología y evolución de las especies, poblaciones y comunidades. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, Publ. Esp. 9: 1-230.
- Yañez-Arancibia, A., A.L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil, I. Vargas-Maldonado, Ma. de la C. García-Abad, H. Alvarez-Gullén, M. Tapia-García, D. Flores-Hernández, & F. Amezcua-Linares. 1985a. Ecology and evaluation of fish community in coastal ecosystems: Estuary-shelf interrelationships in the southern Gulf of Mexico. Chap 22: 475-498, In: A. Yañez-Arancibia (Ed.) Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration. UNAM Press México. 645 p.
- Yañez-Arancibia, A., A.L. Lara-Domínguez, A. Aguirre-León, S. Diaz-Ruiz, F. Amezcua-Linares, D. Flores-Hernández, & P. Chavance. 1985b. Ecology of Dominant Fish Populations in Tropical Estuaries: Environmental Factors regulating Biological Strategies and production. Chap 15: 311-366, In: A. Yañez-Arancibia (Ed.) Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration. UNAM Press México. 645 p.
- Young, D.K., & M.W. Young. 1978. Regulation of species densities of seagrass-associated macrobenthos: evidence from field experiments in the Indian River estuary, Florida. J. Mar. Res. 36: 569-593.
- Zimmerman, R.J., & T.J. Minello. 1984. Densities of Penaeus aztecus, Penaeus setiferus and other natant macrofauna in a Texas salt marsh. Estuaries 7 (4A): 421-433.
- Zimmerman, R.J., T.J. Minello, & G. Zamora. 1984. Selection of vegetated habitat by brown shrimp, Penaeus aztecus, in Galveston Bay salt marsh. Fish. Bull. 82. 325-336.
- Zimmerman, R.J., T.J. Minello, D.L. Smith, & J. Kostera. 1990. The use of Juncus and Spartina marshes by fisheries species in Lavaca Bay, Texas, with reference to effects of floods. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-251. 40 p.

SMA
351D
1993



311



UNAM

FECHA DE DEVOLUCIÓN

El lector se obliga a devolver este libro antes
del vencimiento de préstamo señalado por el
último sello



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

TESIS
S.M.A.J.

1993