



00344  
**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

2.  
2ef

***“Variación espacial y temporal de los cangrejos  
braquiuros (Crustacea: Decapoda) asociados a  
fanerógamas acuáticas en la Laguna de Términos  
Campeche***

**FALLA DE ORIGEN**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE**

**MAESTRO EN CIENCIAS**

**P R E S E N T A :**

**ROSA AMANDA FLORIDO ARAUJO**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. ALBERTO J. SANCHEZ MARTINEZ**

1995



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.

*A mis padres Benito y Flora  
por su amor y apoyo  
incondicionales, que sin ellos  
no hubiese logrado esta meta.*

*A mis hermanos Polo, Lupita  
y Pepe por su inmensurable  
cariño, porque creen en mí  
y ayudan a superarme.*

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco de manera especial a mi maestro y director de tesis Dr. Alberto J. Sánchez por la confianza, el apoyo y los consejos brindados durante este estudio, pero sobre todo por su amistad sincera.

Al Dr. Luis A. Soto, responsable del Laboratorio de Ecología del Bentos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, por sus atinados comentarios y sugerencias durante la revisión de esta investigación. A los miembros del jurado Dra. Guadalupe de la Lanza, Dr. Fernando Alvarez del Instituto de Biología, M. en C. Andrea Raz-Guzman, Dra. Martha Reguero y M. en C. Alicia Durán del ICMYL, por sus comentarios y sugerencias que permitieron mejorar considerablemente este estudio.

Al Océanol. Raymundo Lecuanda por su apoyo e invaluable amistad. Al Biól. Esteban Cruz por su asesoría en los análisis estadísticos.

A Pilar por su valiosa amistad y todos los momentos buenos y malos que hemos compartido juntas. A Octavio por su amistad y por esos pequeños detalles. A mis amigos Everardo, Paty, Lulú, Adriana, Dalia y Thalia, por compartir gratos momentos.

A todos los integrantes del Laboratorio de Ecología del Bentos del ICMYL y a todas las personas que no fueron mencionadas que de alguna manera colaboraron para la realización de este trabajo, en particular al chíquibentos por su alegre compañerismo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada para la realización de la maestría y la tesis de ésta.

## INDICE

	Página
Resumen	
Introducción .....	1
Area de estudio .....	3
Método .....	5
Resultados .....	8
Discusión .....	23
Conclusiones .....	41
Literatura citada .....	43

## RESUMEN

La distribución de cangrejos braquiuros asociados a vegetación acuática sumergida se analizó mediante un diseño observacional que consideró la variación temporal en escalas diurna y estacional, y la espacial entre dos localidades ubicadas en el sector norcentral-noreste de la Laguna de Términos. En ambas localidades se recolectaron 7 especies en total, entre las cuales *Dyspanopeus texanus* y *Callinectes sapidus* representaron 45% y 81% de la densidad y biomasa total, respectivamente. La densidad nocturna de cangrejos resultó significativamente mayor que la diurna, lo cual se debe a que se registraron 1) más de 80% de la densidad y número de especies de cangrejos, y 2) las máximas densidades de *D. texanus*. La variación diurna de este xántido no se correlacionó con la salinidad, la temperatura y la profundidad. También, la biomasa del infraorden fue mayor durante la noche (53%), sin embargo, la diferencia no fue significativa. En cambio, la biomasa total registrada durante la época de nortes resultó significativamente mayor que la correspondiente en lluvias. Esta variación en biomasa se atribuye a que *C. sapidus* contribuyó con 81% en aquella época. La variación estacional se correlacionó significativamente con la fluctuación estacional de la temperatura. Las variaciones de densidad y biomasa en condiciones de iluminación-obscuridad para *D. texanus* permiten establecer como hipótesis a resolver el significado del ciclo circadiano en la variación observada. Si bien en los sistemas estuarinos tropicales no se registran cambios estacionales de igual magnitud que en los sistemas templados, los cambios estacionales de temperatura influyen en la variación de especies como *C. sapidus*.

## ABSTRACT

The distribution of brachyuran crabs associated with submerged aquatic vegetation was analysed by means of an observational design that took into consideration the temporal variation in the diurnal and seasonal scales and the spatial variation between two localities in the northcentral-northeastern region of Laguna de Términos. Seven species were collected in both localities, among of which *D. texanus* and *C. sapidus* represented 45% and 81% of the total density and biomass, respectively. The nocturnal density of crabs was significantly greater than the diurnal density, this is due to in this condition were: 1) recorded more than 80% of the density and specific richness, and 2) obtained the greatest densities of *D. texanus*. The diurnal variation of this xanthid was not correlated with salinity, temperature and depth. The biomass of the infraorder was also greater during the night (53%), however, the difference was not significant. In contrast, the total biomass registered during the northers season was significantly greater than that of the rainy season as a result of *C. sapidus*' contribution of 81%. Seasonal variations were significantly correlated with the seasonal fluctuation in temperature. The meaning of the circadian cycle in the observed variation in density and biomass under conditions of light-darkness for *D. texanus* remains a hypothesis to be solved. Notwithstanding that in tropical estuarine systems seasonal changes as great as those of temperate systems are not registered, seasonal changes in temperature affect the variation of species such as *C. sapidus*.

## INTRODUCCION

La Laguna de Términos es uno de los sistemas estuarinos más extensos del suroccidente del Golfo de México (Raz-Guzman *et al.*, 1986). Esta laguna se comunica con la Sonda de Campeche, la cual al presentar una plataforma continental amplia y estar asociada a sistemas lagunares extensos, es una zona con altas densidades de peces (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985), moluscos (Cruz, 1984), camarones peneidos (Sánchez y Soto, 1987) y cangrejos májidos, portúnidos, oxistomatos y paguroideos (García-Montes *et al.*, 1988; Cruz, 1991; Florido-Araujo y Peralta-Pereira, 1991; Rodríguez, 1991). Esta laguna sirve como una área de crianza de especies de importancia comercial como camarones del género *Penaeus* (Gracia y Soto, 1990; Sánchez, 1993; Mier y Reyes *et al.*, 1994), cangrejos braquiuros de los géneros *Callinectes*, *Menippe* y *Cardisoma* (Raz-Guzman *et al.*, 1986) y los peces *Cichlasoma urophthalmus*, *Orthopristis chrysoptera*, *Archosaurus rhomboidalis*, *Eugerres plumieri* y *Gerres cinereus* (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985; Licona *et al.*, 1993).

La diversidad de especies de vegetación acuática sumergida (VAS) genera heterogeneidad espacial e incrementa la complejidad del hábitat (Heck, 1979; Stoner y Lewis, 1985), por lo que la diversidad y densidad faunísticas se incrementan en áreas con vegetación acuática (Heck y Thoman, 1984; Livingston, 1984). De esta manera, los parches de *Thalassia testudinum* son importantes ecológicamente, debido a que: 1) sostienen una alta diversidad, 2) una elevada densidad faunística (Heck y Thoman, 1984; Heck y Crowder, 1990), 3) son estabilizadores ambientales, 4) actúan como reservorios de materia orgánica (Knox, 1986) y 5) proveen áreas de crianza para especies de importancia comercial (Alvarez *et al.*, 1987; Raz-Guzman y de la Lanza, 1991; Sánchez, 1993).

La carcinofauna de Laguna de Términos, particularmente los decápodos, ocupa un lugar predominante dentro de las comunidades bentónicas (Escobar, 1984; Raz-Guzman *et al.*, 1986). En esta laguna se han registrado 26 especies, 16 géneros y 5 familias de cangrejos braquiuros acuáticos (Raz-Guzman *et al.*, 1986; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a).

El grupo de cangrejos braquiuros presenta estrategias de alimentación amplias y está representado en los diferentes niveles tróficos, lo cual incide en la dinámica de dichas comunidades (Livingston, 1984).

En Laguna de Términos, los patrones de distribución de los cangrejos braquiuros acuáticos se han definido en función de escalas de variación, una amplia que incluye la salinidad, y otra estrecha que incluye el tipo de sustrato. El 92% del total de las especies presenta un patrón de distribución asociado a VAS (Sánchez y Raz-Guzman, 1992).

En la Laguna de Términos, las investigaciones efectuadas sobre el infraorden Brachyura son las de Raz-Guzman *et al.* (1986), Román-Contreras (1986a,b), Sánchez *et al.* (1990), Raz-Guzman y Sánchez (1992a) y Sánchez y Raz-Guzman (1992). Otros trabajos relacionados con la fauna asociada a zonas con VAS en el mismo sistema son los de Vargas-Maldonado y Yáñez-Arancibia (1981, 1987), Ledoyer (1986a,b) y Solis-Weiss y Carreño-López (1986).

El estudio de la variación biológica en escalas espaciales y temporales es utilizado para identificar los procesos que produce la amplia variabilidad en los sistemas estuarinos (Virmstein, 1990). Las escalas de variación espacial pueden variar desde kilómetros hasta centímetros y las temporales pueden incluir desde décadas hasta horas, en las cuales las variables biológicas difieren ampliamente como se observa en la composición específica que cambia substancialmente y las densidades varían de 2 a 3 órdenes de magnitud. La variabilidad es una parte inherente de todos los sistemas estuarinos y debe ser incluida en el diseño de muestreo y en la interpretación de los datos (Virmstein, 1990). Algunos estudios de las variaciones espaciales y temporales de la macrofauna béntica en sistemas estuarinos son los de Virmstein (1990), Mahoney y Livingston (1982), Flint (1985), Wolfe *et al.* (1987). También, las variaciones de los crustáceos decápodos han sido investigados por Bauer (1985), Heck y Wilson (1987), Dugan (1983), Greening y Livingston (1982), Livingston (1976, 1987), Orth y van Montfrans (1987), Sánchez y Raz-Guzman (1993a,b), Williams *et al.* (1990). En Laguna de Términos, los trabajos registrados son los de Peralta-



Pereira y Sánchez (1993), Schmidtsdorf (1993), Raz-Guzman *et al.* (1986), Raz-Guzman y Sánchez (1992a), Sánchez y Raz-Guzman (1992), Román-Contreras (1986b).

El presente trabajo estudió la variación de la densidad y biomasa en escala espacial (dos localidades), y temporal (estacional y diurna) de los organismos del infraorden Brachyura y sus especies dominantes asociados a VAS en Laguna de Términos. La hipótesis general se fundamenta en que la variación diurna de los braquiuros, cuantificada mediante la densidad y biomasa, en un sistema estuarino tropical afecta más la estructura de la comunidad que la estacional y la espacial. Cabe aclarar que la variación espacial se limita a que ambas localidades están en el sector noreste-norcentral.

#### AREA DE ESTUDIO

La Laguna de Términos está localizada en el suroccidente del Golfo de México y tiene una comunicación continua con el ambiente marino a través de la Boca de Puerto Real al noreste y la Boca del Carmen al noroeste. Esta laguna recibe influencia continental por medio de los ríos Candelaria, Chumpán y Palizada, y a lo largo del año se registran fluctuaciones climáticas en las estaciones de sequía (febrero a mayo), de precipitación (junio a septiembre) y de nortes (octubre a enero). La vegetación circundante está constituida por manglares, mientras que la vegetación acuática que predomina es *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* y la macroalga *Dictyota dichotoma*, las macroalgas rodofitas ocupan el área central y sur de la laguna la mayor parte del año (Raz-Guzman *et al.*, 1986; Raz-Guzman y de la Lanza, 1991) (Fig. 1).

Las características sedimentológicas, hidrológicas y el delta del Carbono trece ( $\delta^{13}\text{C}$ ) permiten dividir a la laguna (Rashid y Reinson, 1979; Tain y Strain, 1979; Yañez-Arancibia y Day, 1982; Raz-Guzman y de la Lanza, 1991) en dos sectores, uno norcentral-noreste y otro que comprende el resto del sistema (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991) (Fig. 1). El sector formado por el resto de la laguna incluye a las áreas sureste, sur, suroeste, oeste, noroeste y centro. También, este sector contiene a la Boca del Carmen y se registran

las principales descargas fluviales en el sistema, lo cual genera condiciones oligohalinas y mesohalinas (1.3 a 28.0‰) (Sánchez y Raz-Guzman, 1992), las descargas fluviales aportan elevadas cantidades de materia orgánica de origen terrestre a la laguna, además de la materia orgánica proveniente del manglar (45%) (de la Lanza *et al.*, 1991), el tipo de sustrato es fino con alto contenido de materia orgánica y la VAS está dominada por rodofitas (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991, 1993); los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  del sedimento son muy negativos (-28.2 a -21.8‰) (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991).

Las dos localidades de estudio se ubican en el sector norcentral-noreste (Fig. 1). El sector se caracteriza por una mayor influencia de agua marina, debido a que incluye a la Boca de Puerto Real por lo que se predominan condiciones polihalinas y euhalinas (24 a 33‰) (Sánchez y Raz-Guzman, 1992). El sustrato generalmente está cubierto con una elevada abundancia de fanerógamas acuáticas y algas rodofitas que representa la principal fuente de carbono orgánico del detrito sedimentario con valores de  $\delta^{13}\text{C}$  sedimentario menos negativos (-19.0‰ a -12.0‰) (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991, 1993).

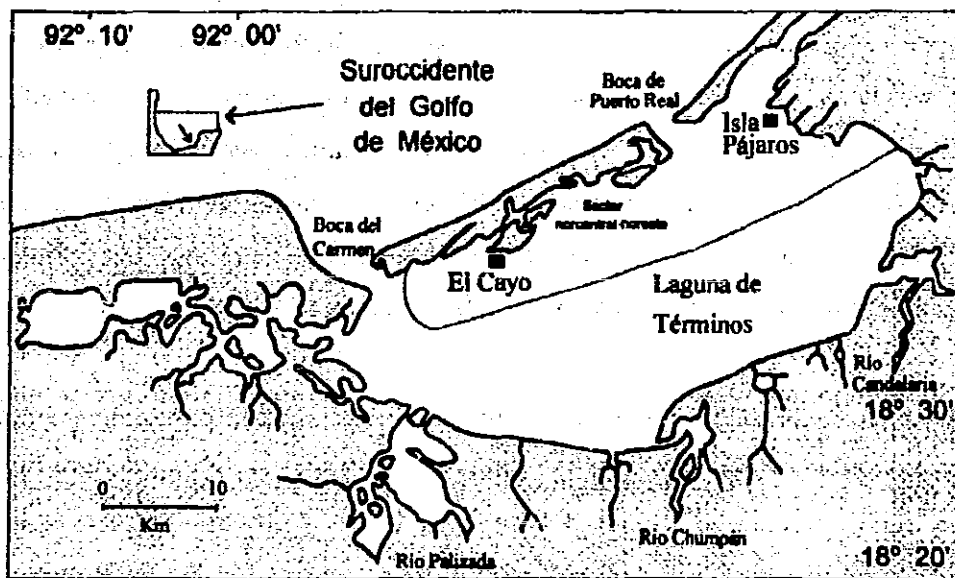


Figura 1. Area de estudio y localidades muestreadas (■).

Ambas localidades presentan profundidades promedio de 1 m, ambientes polihalinos y euhalinos (Sánchez y Soto, 1982; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1983; Raz-Guzman *et al.*, 1986) en donde predominan sedimentos con alto contenido de carbonatos (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991). En estas localidades, las comunidades de este sector presentan redes tróficas complejas (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991), la composición faunística y los altos valores de abundancia y diversidad de carcinofauna son similares durante todo el año (Escobar, 1984).

Isla Pájaros se localiza en el área noreste y registra influencia marina debido a su cercanía a la Boca de Puerto Real. La vegetación sumergida está compuesta principalmente por *Thalassia testudinum* y *Halodule wrightii*, con temperatura de agua promedio anual de 29°C, salinidad de 26.5‰ y profundidad promedio de 1.2 m. Isla Pájaros presenta sedimentos limoarcillosos (67 a 84%) con contenidos altos de materia orgánica total (16 a 25%) y altas concentraciones de carbonatos (85 a 79%) (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991) (Fig. 1).

El Cayo esta ubicado en el área norcentral, la cual registra una menor influencia marina con respecto a Isla Pájaros, y se caracteriza por la presencia de extensos parches de vegetación dominados por pastos marinos de la especie *T. testudinum* y macroalgas (Yáñez-Arancibia y Day, 1982; Kemp *et al.*, 1988). El promedio anual de la temperatura de la columna de agua es de 28°C, la salinidad es de 23.5‰ y la profundidad promedio es de 0.9 m (Alvarez *et al.*, 1987). Esta localidad es una área de acumulación de sedimentos biogénicos, donde dicho sedimento está compuesto de arena principalmente (75%), con alto contenido de materia orgánica total y de carbonatos (Cruz-Orozco, 1980) (Fig. 1).

## METODO

**Diseño observacional.** Las localidades de muestreo (El Cayo e Isla Pájaros) fueron seleccionadas debido a la elevada abundancia y diversidad de invertebrados epibénticos

asociados a extensas áreas de vegetación (Alvarez *et al.*, 1987; Sánchez, 1993; Mier y Reyes *et al.*, 1994). Los muestreos se realizaron durante el año de 1984 en las épocas de estiaje (marzo), lluvias (julio) y nortes (noviembre). Cada muestreo cubrió un ciclo de 24 hrs por temporada (Tabla 1).

Tabla 1. Diseño observacional; El Cayo=C, Isla Pájaros=P.

	ILUMINACION		OSCURIDAD	
	C	P	C	P
ESTIAJE				
LLUVIAS				
NORTES				

El diseño observacional aplicado fue utilizado por Mier y Reyes *et al.* (1994), quienes analizaron la variación diaria del camarón *Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum*, cuya distribución está asociada a sustratos con fanerógamas acuáticas en Laguna de Términos (Sánchez, 1993). El diseño se basó en la variación espacial de la densidad y la biomasa entre dos localidades con vegetación y la variación temporal en dos escalas: la estacional y la diaria (Tabla 1).

En Isla Pájaros se muestreó con una frecuencia de 2 h, lo que sumó un total de 12 muestras para cada temporada. En El Cayo sólo se obtuvieron 12 muestras durante la época de estiaje, ya que para lluvias y nortes se obtuvieron 8 muestras para cada temporada, debido a que durante el período de iluminación, la frecuencia de muestreo fue de 4 h.

Los organismos se recolectaron con una red de arrastre tipo Renfro (Renfro, 1962) con una abertura de boca de 1.8 m y luz de malla de 0.8 mm. Esta red fue arrastrada 50 m en líneas paralelas a la costa, con lo que se cubrió un área de barrido de 90 m<sup>2</sup> en cada arrastre. Los parámetros ambientales registrados fueron temperatura y salinidad de fondo y profundidad.

Los braquiuros incluidos en esta investigación están registrados en los catálogos publicados por Raz-Guzman *et al.* (1986) y Raz-Guzman y Sánchez (1992a). Las especies contenidas en este trabajo se determinaron por medio de los caracteres taxonómicos propuestos por Rathbun (1925), Williams (1984) y Martin y Abele (1986).

Los datos biológicos cuantificados fueron el número de especies por familia, número de organismos por especie, peso húmedo de los organismos (g). Los datos ambientales registrados fueron temperatura (°C), salinidad (‰) y profundidad (m).

**Análisis de datos.** La jerarquización de las especies (dominantes, abundantes, frecuentes y ocasionales) con respecto a la densidad y biomasa se efectuó mediante el análisis gráfico de Olmstead-Túkey (Sokal y Rohlf, 1969).

La variación espacial y temporal del infraorden y de las especies dominantes de braquiuros se analizó en términos de densidad (ind/m<sup>2</sup>) y de biomasa (g/m<sup>2</sup>). Esta variación se estimó mediante un análisis de varianza de tres factores (localidad, estacionalidad y período), con el siguiente modelo lineal:

$$\text{ind/m}^2 \text{ ó g/m}^2 = \text{constante} + \text{Localidad} + \text{Temporada} + \text{Período} + \text{Localidad} * \text{Temporada} + \text{Localidad} * \text{Período} + \text{Temporada} * \text{Período} + \text{Localidad} * \text{Temporada} * \text{Período}$$

En este modelo, la variable dependiente fue la densidad o la biomasa y se aplicó a nivel de infraorden y de especie dominante. Este modelo se analizó mediante las pruebas de suma de clasificaciones de Wilcoxon y de Jonckheere (Leach, 1982).

Las comparaciones múltiples para las interacciones de los factores se realizaron mediante la prueba de Dunn (Hollander y Wolfe, 1973). En el texto, los parámetros y sus efectos combinados fueron simbolizados de la siguiente manera: C = El Cayo, P = Isla Pájaros L = Lluvias, N = Nortes, S = Estiaje I = Iluminación, O = Oscuridad y CL, CN, CS, PL, PN, PS, CI, CO, PI, PO, CLI, etc. = efectos combinados.

Los braquiuros incluidos en esta investigación están registrados en los catálogos publicados por Raz-Guzman *et al.* (1986) y Raz-Guzman y Sánchez (1992a). Las especies contenidas en este trabajo se determinaron por medio de los caracteres taxonómicos propuestos por Rathbun (1925), Williams (1984) y Martin y Abele (1986).

Los datos biológicos cuantificados fueron el número de especies por familia, número de organismos por especie, peso húmedo de los organismos (g). Los datos ambientales registrados fueron temperatura (°C), salinidad (‰) y profundidad (m).

**Análisis de datos.** La jerarquización de las especies (dominantes, abundantes, frecuentes y ocasionales) con respecto a la densidad y biomasa se efectuó mediante el análisis gráfico de Olmstead-Tukey (Sokal y Rohlf, 1969).

La variación espacial y temporal del infraorden y de las especies dominantes de braquiuros se analizó en términos de densidad (ind/m<sup>2</sup>) y de biomasa (g/m<sup>2</sup>). Esta variación se estimó mediante un análisis de varianza de tres factores (localidad, estacionalidad y período), con el siguiente modelo lineal:

$$\text{ind/m}^2 \text{ ó g/m}^2 = \text{constante} + \text{Localidad} + \text{Temporada} + \text{Período} + \text{Localidad} * \text{Temporada} + \text{Localidad} * \text{Período} + \text{Temporada} * \text{Período} + \text{Localidad} * \text{Temporada} * \text{Período}$$

En este modelo, la variable dependiente fue la densidad o la biomasa y se aplicó a nivel de infraorden y de especie dominante. Este modelo se analizó mediante las pruebas de suma de clasificaciones de Wilcoxon y de Jonckheere (Leach, 1982).

Las comparaciones múltiples para las interacciones de los factores se realizaron mediante la prueba de Dunn (Hollander y Wolfe, 1973). En el texto, los parámetros y sus efectos combinados fueron simbolizados de la siguiente manera: C = El Cayo, P = Isla Pájaros L = Lluvias, N = Nortes, S = Estiaje I = Iluminación, O = Oscuridad y CL, CN, CS, PL, PN, PS, CI, CO, PI, PO, CLI, etc. = efectos combinados.

Las variaciones ambientales de temperatura, salinidad y profundidad fueron evaluadas mediante gráficas de gradientes en tiempo y en espacio, debido a que las temperaturas registradas para cada época del año difirieron marcadamente. La variación de la temperatura en cada estación se analizó con un análisis de muestras pareadas de Wilcoxon (Leach, 1982). La relación de la densidad y biomasa de las especies dominantes con los parámetros ambientales mencionados se evaluó por medio de un análisis de correlación lineal simple (Zar, 1984).

## RESULTADOS

**Composición específica.** En total se recolectaron 163 organismos pertenecientes a ocho especies, seis géneros y tres familias. En El Cayo se registraron 7 especies que representaron 43% de la abundancia total de braquiuros, mientras que en Isla Pájaros se presentaron 6 especies con 57% de abundancia total de cangrejos (Tabla 2). La densidad de las familias Xanthidae y Portunidae sumó 84% de la densidad total para ambas localidades (Tabla 2). En cambio, la familia Portunidae constituyó 90% de la biomasa total (Tabla 2).

En la temporada de estiaje no se capturaron braquiuros por lo que no se incluyó esta temporada en los análisis de este estudio.

El género *Callinectes* juvenil (juv.) presentó problemas de determinación, debido a que algunos organismos de este estadio presentaban caracteres que no coincidieron con los propuestos en las claves taxonómicas.

En densidad y biomasa, las especies *Dyspanopeus texanus* y *Callinectes sapidus* fueron dominantes, respectivamente, mientras que *Libinia dubia* fue frecuente y las especies restantes se agruparon como ocasionales (Tabla 2).

Tabla 2. Densidad (ind/m<sup>2</sup>) y biomasa (g/m<sup>2</sup>) por especie en El Cayo e Isla Pájaros. (\*\*\*\* = especie dominante, \*\*\* = especie frecuente, \*\* = especie ocasional)

	Densidad		Biomasa			
	EL CAYO	ISLA PAJAROS	EL CAYO	ISLA PAJAROS		
<b>Familia</b> <b>Majidae</b>						
<i>Pitho anisodon</i>	**	0.099	0	**	0.264	0
<i>Libinia dubia</i>	***	0.022	0.11	***	0.617	1.453
<i>Microphrys bicornutus</i>	**	0	0.011	**	0	0.009
<b>Familia</b> <b>Portunidae</b>						
<i>Callinectes similis</i>	**	0.011	0.12	**	0.003	0.963
<i>Callinectes</i> <i>sapidus</i>	***	0.132	0.396	****	1.629	25.456
<i>Callinectes</i> juv.	**	0.011	0.055	**	0.0001	0.365
<b>Familia</b> <b>Xanthidae</b>						
<i>Dyspanopeus texanus</i>	****	0.487	0.332	***	0.397	0.270
<i>Panopeus lacustris</i>	**	0.011	0	**	0.081	0

**Variación espacial y temporal de la densidad del Infraorden Brachyura.** Los valores de la densidad analizados para las tres escalas, variaron significativamente ( $p < 0.05$ ) con respecto a la escala diurna (Tabla 3). Los valores en obscuridad ( $0.063 \text{ ind/m}^2 \pm 0.08$ ) representaron 84% del total de la densidad del grupo y fueron mayores que los de iluminación ( $0.014 \text{ ind/m}^2 \pm 0.021$ ). Además, todas las especies fueron predominantemente nocturnas, con excepción del único ejemplar de *Microphrys bicornutus*, la cual no se presentó durante este período (Tabla 4).

La densidad de las especies fue ligeramente mayor en lluvias, aunque no fue significativa ( $p > 0.05$ ) (Tabla 3). *Pitho anisodon*, *Microphrys bicornutus*, *Dyspanopeus texanus* y *Callinectes similis* presentaron mayores densidades en esta época. *P. anisodon* y *M. bicornutus* únicamente se recolectaron en esa temporada, mientras que *Panopeus lacustris* sólo se capturó durante la época de nortes. El xántido *D. texanus* mostró su máxima densidad en lluvias, al contrario de *C. sapidus* (Tabla 4).



Tabla 3. Porcentaje de variación espacial y temporal de la densidad del Infraorden Brachyura. (VA= Variación de área, VD= Variación diurna, T= Temporada, C= El Cayo, P= Isla Pájaros, I= Iluminación, O= Oscuridad, L= Lluvias, N= Nortes, ds= diferencia significativa (p<0.05), — no hay diferencia (p>0.05)).

FACTOR	0.065	0.068						
	±0.073	±0.072						
VA	C	P						
VD <sup>ds</sup>	0.014	0.0630						
	±0.021	±0.080						
	I	O						
T	0.094	0.051						
	±0.095	±0.049						
	L	N						
VA*VD	0.070	0.056	0.015	0.013				
	±0.083	±0.076	±0.017	±0.025				
	PO	CO	PI	CI				
VA*T	0.056	0.058	0.031	0.019				
	±0.055	±0.084	±0.073	±0.024				
	PN	CL	PL	CN				
VD*T <sup>ds</sup>	0.076	0.049	0.027	0.002				
	±0.095	±0.060	±0.023	±0.004				
	LO	NO	NI	LI				
VA*VD*T <sup>ds</sup>	0.096	0.083	0.028	0.057	0.014	0.025	0.003	0
	±0.089	±0.066	±0.019	±0.096	±0.019	±0.030	±0.005	0
	COL	FON	POL	PIN	CON	CTN	PTL	CTI

En la localidad de Isla Pájaros se calculó una densidad ligeramente mayor (57%) que en El Cayo, aunque la diferencia no fue significativa ( $p > 0.05$ ) (Tabla 3). Las especies *Pitho anisodon* y *Panopeus lacustris* no se capturaron en Isla Pájaros, mientras que *Microphrys bicornutus* no se obtuvo en El Cayo. *Callinectes sapidus* y *Dyspanopeus texanus* registraron una mayor densidad en Isla Pájaros y en El Cayo, respectivamente (Tabla 4).

Las variaciones de densidad total en las interacciones período-temporada y localidad-período-temporada presentaron diferencias significativas ( $p < 0.005$ ) (Tabla 3), el resto de las interacciones no resultaron significativas ( $p < 0.05$ ). En estas dos interacciones, los mayores porcentajes de densidad se obtuvieron durante el período nocturno (Tabla 4). El período se consideró como la variable responsable de las agrupaciones de densidad de los organismos bajo estudio.

Tabla 4. Porcentaje de la variación de la densidad por especie en cada fuente de variación. (I= Iluminación, O= Oscuridad, L= Lluvias, N= Nortes, C= El Cayo, P= Isla Pájaros, \*\* Especie dominante).

Especie	PERIODO		TEMPORADA		LOCALIDAD	
	I	O	L	N	C	P
<i>Pitho anisodon</i>	0	5.0	5.3	0	5.5	0
<i>Libinia dubia</i>	0.6	6.6	2.0	5.5	1.0	6.0
<i>Microphrys bicornutus</i>	0.6	0	0.6	0	0	0.6
** <i>Dyspanopeus texanus</i>	2.6	43.0	36.0	9.4	27.0	18.0
<i>Panopeus lacustris</i>	0	0.6	0	0.6	0.6	0
<i>Callinectes similis</i>	0.6	6.7	5.0	2.5	0.6	6.7
<i>Callinectes sapidus</i>	11.0	18.4	2.5	27.0	7.7	22.0
<i>Callinectes juv.</i>	0.6	3.7	0.6	3.0	0.6	3.7
<b>Total por factor de variación</b>	16.0	84.0	52.0	48.0	43.0	57.0

**Variación espacial y temporal de la biomasa del Infraorden Brachyura.** La biomasa del infraorden en el período de oscuridad fue ligeramente mayor que en el de iluminación, sin embargo, esta variación no fue significativa ( $p > 0.05$ ) (Tabla 5). El mayor porcentaje de biomasa obtenida durante la fase de iluminación es consecuencia del portúnido *Callinectes sapidus* que registró la biomasa máxima durante este período y el

Tabla 5. Porcentaje de variación espacial y temporal de la biomasa del Infraorden Brachyura. (VA= Variación de área, VD= Variación diurna, T= Temporada, C= El Cayo, P= Isla Pájaros, I= Iluminación, O= Oscuridad, L=Lluvias, N= Nortes, ds= diferencia significativa ( $p < 0.05$ ), — no hay diferencia ( $p > 0.05$ )).

FACTOR	0.249	1.907						
	±0.281	±2.042						
VA	C	P						
VD	0.948	1.495						
	±1.632	±1.841						
	I	O						
T	0.156	1.280						
	±0.301	±1.910						
	L	N						
VA*VD	1.243	1.141	0.194	0.119				
	±1.811	±1.905	±0.329	±0.172				
	PO	PI	CI	CO				
VA*T	2.205	0.170	0.179	0.128				
	±2.175	±0.296	±0.369	±0.106				
	PN	CN	PL	CL				
VD*T	1.399	1.161	0.181	0.126				
	±1.981	±1.842	±0.219	±0.374				
	NI	NO	LO	LI				
VA*VD*T	2.337	2.073	0.389	0.214	0.210	0.025	0.149	0
	±2.028	±2.305	±0.375	±0.199	±0.464	±0.048	±0.235	0
	EQN	EQN	CTN	COL	PIL	POL	CON	CIL

májido *Microphrys bicornutus* se recolectó sólo durante el día, aunque su aportación a la biomasa total es mínima (Tabla 6).

La biomasa de los cangrejos presentó diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) con respecto a la variación estacional. En la temporada de nortes se obtuvo 89% de la biomasa. Este valor ( $1.28 \text{ g/m}^2 \pm 1.91$ ) fue significativamente diferente ( $p < 0.006$ ) al de lluvias ( $0.156 \text{ g/m}^2 \pm 0.301$ ) (Tabla 5). El registro de la biomasa máxima en la época de nortes se relacionó con la presencia de *Callinectes sapidus*, la cual contribuyó con 80% de la biomasa total en esta temporada (Tabla 6).

Tabla 6. Porcentaje de la variación de la biomasa por especie en cada fuente de variación. (I= Iluminación, O= Oscuridad, L= Lluvias, N= Nortes, C= El Cayo, P= Isla Pájaros, \*\* Especie dominante).

Especie	PERIODO		TEMPORADA		LOCALIDAD	
	I	O	L	N	C	P
<i>Pilho anisodon</i>	0	0.9	0.9	0	0.85	0
<i>Libinia dubia</i>	0.26	6.5	2.0	4.6	1.85	4.56
<i>Microphrys bicornutus</i>	0.03	0	0.2	0	0	0.04
<i>Lyapanopeus texanus</i>	0.01	2.1	1.8	0.3	1.4	1.0
<i>Panopeus lacustris</i>	0	0.3	0	0.3	0.4	0
<i>Callinectes similis</i>	0.7	3.0	2.0	1.1	0.008	3.3
** <i>Callinectes sapidus</i>	46.0	39.0	4.1	81.4	4.49	80.8
<i>Callinectes sp</i>	0	1.2	0	1.3	0.002	1.3
<b>Total por fuente de variación</b>						
	47.0	53.0	11.0	89.0	9.0	91.0

Con respecto a la localidad, la biomasa varió significativamente ( $p < 0.05$ ) (Tabla 5), ya que en Isla Pájaros se obtuvo más de 90% de la biomasa total e incluyó los máximos valores de cinco especies, principalmente *C. sapidus*, *Libinia dubia* y *C. similis* (Tabla 6).

Las combinaciones de las escalas de variación fueron significativamente diferentes ( $p < 0.001$ ) y se agruparon en relación a la época de nortes, con excepción de la interacción localidad-período que no varió significativamente ( $p > 0.05$ ) (Tabla 5).

En biomasa, a diferencia de la densidad, el factor responsable de las agrupaciones fue la temporada, la cual presentó valores máximos durante la época de nortes.

Las variaciones temporales significativas de densidad y de biomasa del infraorden son el reflejo de las fluctuaciones de las dos especies dominantes. Por un lado, *Callinectes sapidus* representó más de 80% de la biomasa total y por otro *Dyspanopeus texanus* constituyó más de 45% del total de la densidad. Por lo anterior, en el presente trabajo, ambas especies fueron analizadas en función de las variaciones espaciales y temporales de su densidad y biomasa, así como su relación con los parámetros ambientales.

**Variación espacio-temporal de la densidad y biomasa de *Dyspanopeus texanus*.** La densidad y biomasa de esta especie variaron significativamente ( $p < 0.01$ ) con respecto al período (Tablas 7 y 8). La densidad en obscuridad registró 95% del total y fue 16 veces mayor ( $0.032 \text{ ind/m}^2 \pm 0.064$ ) en relación con la de iluminación ( $0.002 \text{ ind/m}^2 \pm 0.01$ ). Así mismo, la biomasa representó 99% en el período nocturno, por lo cual sus valores ( $0.028 \text{ g/m}^2 \pm 0.050$ ) resultaron significativamente mayores que los de iluminación ( $0.0002 \text{ g/m}^2 \pm 0.0007$ ). Las interacciones localidad-período, período-temporada y localidad-temporada-período presentaron diferencias significativas ( $p < 0.02$ ), y se agruparon con respecto al período. Las variaciones en la temporada, la localidad y la interacción localidad-temporada no fueron significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ) (Tablas 7 y 8).

Los parámetros ambientales, con respecto a la variación diurna, no mostraron ninguna diferencia significativa ( $p > 0.05$ ) para ambas localidades. En cuanto a la temporada, la temperatura registrada en la época de nortes fue menor que la de lluvias en las dos localidades, la profundidad en la temporada de nortes fue mayor que en lluvias en Isla Pájaros y El Cayo, la profundidad en El Cayo durante nortes presentó un amplio intervalo, mientras que la salinidad varió ampliamente en ambas épocas en Isla Pájaros y en lluvias en El Cayo, excepto en nortes en El Cayo, cuando la salinidad diaria varió por sólo 2% (Tabla 9).

Tabla 7. Porcentaje de variación espacial y temporal de la densidad de la especie *Dyspanopeus texanus* (VA= Variación de área, VD= Variación diurna, T= Temporada, C= El Cayo, P= Isla Pájaros, I= Iluminación, O= Oscuridad, L= Lluvias, N= Nortes, ds= diferencia significativa ( $p < 0.05$ ), -- no hay diferencia ( $p > 0.05$ )).

FACTOR									
VA		0.024	0.013						
		±0.054	±0.050						
VD *		0.002	0.032						
		±0.010	±0.064						
T		0.029	0.007						
		±0.056	±0.014						
VA*VD *		0.036	0.028	0.006	0				
		±0.070	±0.060	±0.014	0				
VA*T		0.040	0.020	0.009	0.005				
		±0.071	±0.061	±0.014	±0.013				
VD*T *		0.060	0.010	0.004	0				
		±0.082	±0.014	±0.013	0				
VA*VD*T *		0.072	0.037	0.018	0.011	0.001	0	0	0
		±0.078	±0.082	±0.016	±0.019	±0.004	0	0	0
		CO	PO	CI	PI				
		CL	PL	PN	CN				
		LO	NO	NI	LI				
		COL	POL	PON	CIN	CON	CIL	PIL	PIN

Tabla 8. Porcentaje de variación espacial y temporal de la biomasa de la especie *Dyspanopeus texanus* (VA= Variación de Área, VD= Variación diurna, T= Temporada, C= El Cayo, P= Isla Pájaros, I= Iluminación, O= Oscuridad, L= Lluvias, N= Nortes, ds= diferencia significativa (p<0.05), -- no hay diferencia (p>0.05)).

FACTOR								
VA	0.020	0.012						
	±0.047	±0.031						
	C	P						
VD **	0.0002	0.028						
	±0.0007	±0.050						
	I	O						
T	0.024	0.006						
	±0.052	±0.014						
	L	N						
VA*VD **	0.032	0.022	0.0004	0				
	±0.057	±0.042	±0.0010	0				
	CO	PO	CI	PI				
VA*T	0.039	0.012	0.010	0.0003				
	±0.060	±0.040	±0.018	±0.0010				
	CL	PL	PN	CN				
VD*T **	0.050	0.010	0.0003	0				
	±0.064	±0.020	±0.0010	0				
	LO	NO	NI	LI				
VA*VD*T **	0.070	0.024	0.021	0.0008	0.00002	0	0	0
	±0.066	±0.060	±0.022	±0.0010	±0.0004	0	0	0
	COL	POL	PON	CIN	CON	CIL	PIL	PIN

Tabla 9. Promedio e intervalo de la variación diaria de los factores ambientales en las localidades de estudio

Parámetros ambientales	Cayo		Isla Pájaro	
	Lluvias	Nortes	Lluvias	Nortes
Temperatura (°C)	$\bar{x}=29.7$ 27-32	$\bar{x}=24.05$ 23-26	$\bar{x}=29.6$ 29-31	$\bar{x}=26.46$ 24-28.5
Salinidad (%)	$\bar{x}=31.3$ 27-35	$\bar{x}=26$ 25-27	$\bar{x}=28.25$ 22-32	$\bar{x}=31.3$ 26-38
Profundidad (m)	$\bar{x}=0.43$ 0.2-0.7	$\bar{x}=0.88$ 0.5-1.5	$\bar{x}=0.89$ 0.8-1.1	$\bar{x}=1.16$ 1.2-1.4

La especie *Dyspanopeus texanus* se capturó en un intervalo de salinidad de 26 a 34‰, con valores máximos de densidad en salinidades de 27 a 28‰. Las densidades mayores de esa especie se registraron en un intervalo de temperatura de 27 a 29°C, con mínimo de 26 y un máximo de 29°C. Con respecto a la profundidad, esta especie se observó en un intervalo de 0.24 a 1.4m, con densidades mayores entre los 0.24 y 0.9 metros. Para esta especie no se estimó una correlación lineal significativa ( $r=0.0301$ ;  $p>0.05$ ) con los parámetros de salinidad, temperatura y profundidad. Estos resultados contribuyen a la fundamentación de la hipótesis de que el principal factor que influye en la distribución de la especie *D. texanus* es el de iluminación-obscuridad (Fig. 2).

**Variación espacio-temporal para la densidad y biomasa de *Callinectes sapidus*.** La fuente responsable de la variación de la densidad y biomasa de *C. sapidus* fue la temporada, debido a que fueron significativamente diferentes ambos parámetros ( $p<0.0001$ ). Esta diferencia es el resultado de que durante la época de nortes se registró 92% de la densidad. Este valor ( $0.022 \text{ ind/m}^2 \pm 0.023$ ) fue 11 veces mayor que su correspondiente en lluvias ( $0.002 \text{ ind/m}^2 \pm 0.005$ ). De igual manera, en nortes, la biomasa ( $1.172 \text{ g/m}^2 \pm 1.853$ ) registró el máximo porcentaje (95%) y fue 20 veces mayor que la biomasa en lluvias ( $0.060 \text{ g/m}^2 \pm 0.26$ ) (Tablas 10 y 11).

Las interacciones localidad-temporada ( $p<0.002$ ,  $p<0.0001$ ), temporada-período ( $p<0.05$ ;  $p<0.0001$ ) y localidad-temporada-período ( $p<0.02$ ,  $p<0.05$ ) fueron significativamente diferentes en relación con la densidad y la biomasa. Estas interacciones se agruparon debido a la variación estacional, en donde la temporada de nortes se cuantificaron los mayores valores. Las restantes fuentes de variación así como la combinación localidad-período no



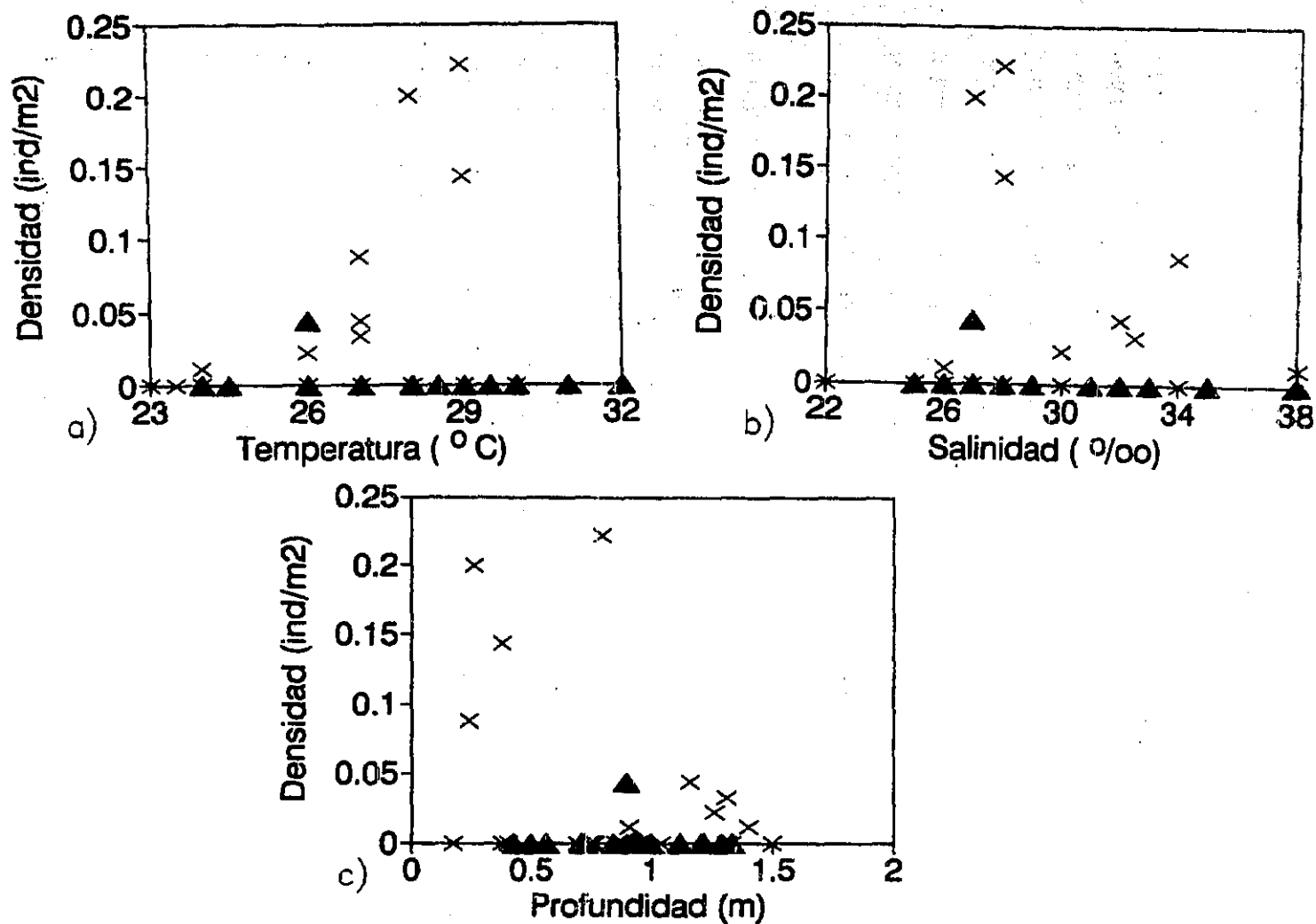


Figura 2. Variación diurna de la densidad de la especie dominante *Dyspanopeus texanus* en relación con la temperatura (a), salinidad (b) y profundidad (c), (x=obscuridad, ▲=iluminación).

Tabla 10. Porcentaje de variación espacial y temporal de la densidad de *Callinectes sapidus* (VA= Variación de área, VD= Variación diurna, T= Temporada, C= El Cayo, P= Isla Pájaros, I= Iluminación, O= Oscuridad, L= Lluvias, N= Nortes, ds= diferencia significativa ( $p < 0.05$ ), — no hay diferencia ( $p > 0.05$ )).

FACTOR								
VA	0.007	0.016						
	±0.011	±0.023						
	C	P						
VD	0.009	0.012						
	±0.014	±0.022						
	I	O						
T **	0.002	0.022						
	±0.005	±0.023						
	L	N						
VA+VD	0.019	0.014	0.008	0.004				
	±0.028	±0.017	±0.012	±0.005				
	PC	PI	CO	CI				
VA+T **	0.031	0.011	0.002	0.002				
	±0.025	±0.012	±0.004	±0.007				
	<u>PN</u>	<u>CN</u>	<u>PL</u>	<u>CL</u>				
VD+T **	0.025	0.018	0.003	0.001				
	±0.027	±0.016	±0.007	±0.003				
	<u>NO</u>	<u>NI</u>	<u>LO</u>	<u>LI</u>				
VA+VD+T **	0.024	0.017	0.008	0.005	0.002	0.001	0.001	0
	±0.029	±0.017	±0.013	±0.005	±0.007	±0.004	±0.003	0
	<u>PON</u>	<u>PIN</u>	<u>CON</u>	<u>CIN</u>	<u>COL</u>	<u>POL</u>	<u>PIL</u>	<u>CIL</u>

Tabla 11. Porcentaje de variación espacial y temporal de la biomasa de *Callinectes sapidus* (VA= Variación de área, VD= Variación diurna, T= Temporada, C= El Cayo, P= Isla Pájaros, I= Iluminación, O= Oscuridad, L= Lluvias, N= Nortes, ds= diferencia significativa (p<0.05), -- no hay diferencia (p>0.05)).

FACTOR	0.082	1.061						
	±0.226	±1.816						
VA	C	P						
VD	0.757	0.497						
	±1.560	±1.311						
T *	0.060	1.171						
	±0.300	±1.853						
VA*VD	1.133	0.988	0.193	0.007				
	±1.906	±1.719	±0.327	±0.014				
VA*T *	2.013	0.162	0.108	0.0007				
	±2.160	±0.300	±0.343	±0.1400				
VD*T *	1.390	0.990	0.125	0.005				
	±1.981	±1.718	±0.374	±0.013				
VA*VD*T *	2.058	1.968	0.387	0.207	0.012	0.008	0.001	0
	±2.310	±1.997	±0.373	±0.465	±0.018	±0.018	±0.002	0
	PIN	PON	CIN	PIL	CON	POL	COL	CIL

variaron significativamente ( $p>0.05$ ) (Tablas 10 y 11). En particular, la densidad y biomasa tanto de portúnidos juveniles como de adultos no registraron diferencias significativas ( $p>0.05$ ) con respecto a la fase iluminación-obscuridad.

Los registros de salinidad y temperatura para la temporada de nortes fueron de 25 a 38‰ y de 23 a 28.5°C, mientras que para la época de lluvias se obtuvo un intervalo de salinidad de 22 a 35‰ y uno de temperatura de 27 a 32°C (Fig. 3).

La salinidad y profundidad variaron en la época de lluvias de 22 a 35‰ y de 0.18 a 1.1m, mientras que en la de nortes se presentó un intervalo de 25 a 38‰ y de 0.5 a 1.5m.

La variación de la profundidad y temperatura en lluvias fue de 0.18 a 1.0m y de 27 a 32°C, y durante la época de nortes, esta variación se registró entre los 0.5 y 1.5m, y entre los 23 y 28.5°C.

Los valores de temperatura fueron analizados para las épocas del año y dieron como resultado que los valores de la estación de nortes fueron significativamente diferentes ( $p<0.05$ ) que los correspondientes a lluvias.

La especie *Callinectes sapidus* se capturó en un intervalo de salinidad de 26 a 35‰. En relación con la temperatura, 80% de la biomasa se registró entre 24 y 27°C, con un intervalo de 24 a 29°C. Con respecto a la profundidad, esa especie se recolectó en un intervalo de 0.24 a 1.4m, con agrupaciones de biomasa entre 1.3 y 1.4m (Fig. 3). De esta manera, los análisis de gradientes de los parámetros ambientales demuestran que las fluctuaciones estacionales de la temperatura influyen en la estacionalidad registrada para *C. sapidus*, ya que la biomasa de esta especie fue máxima durante la época de nortes (Fig. 3).

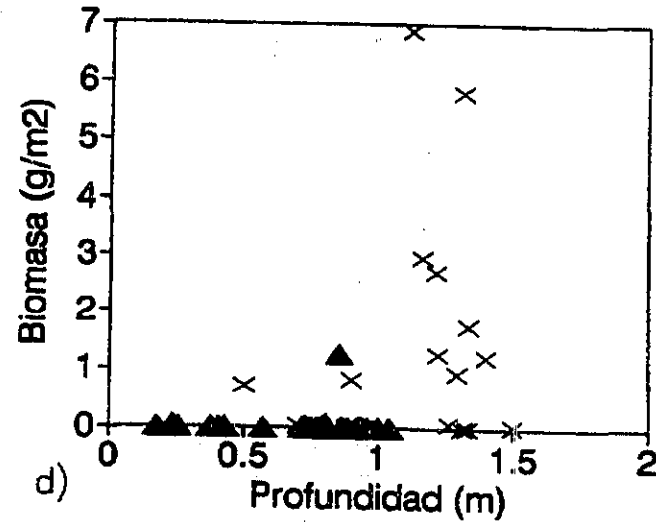
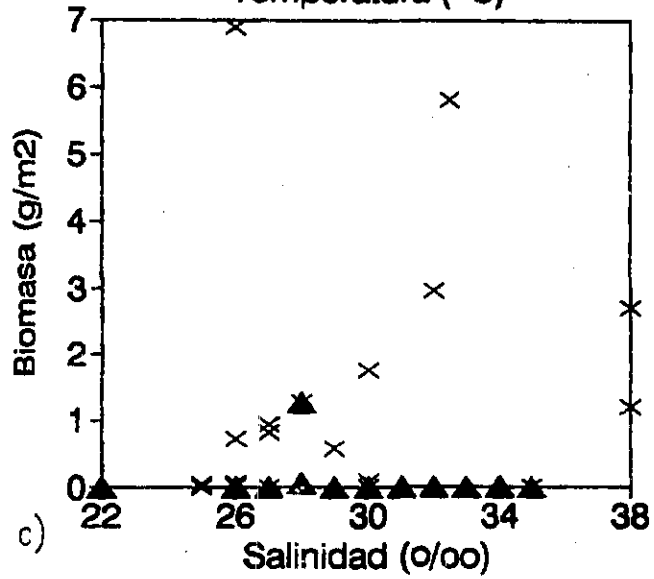
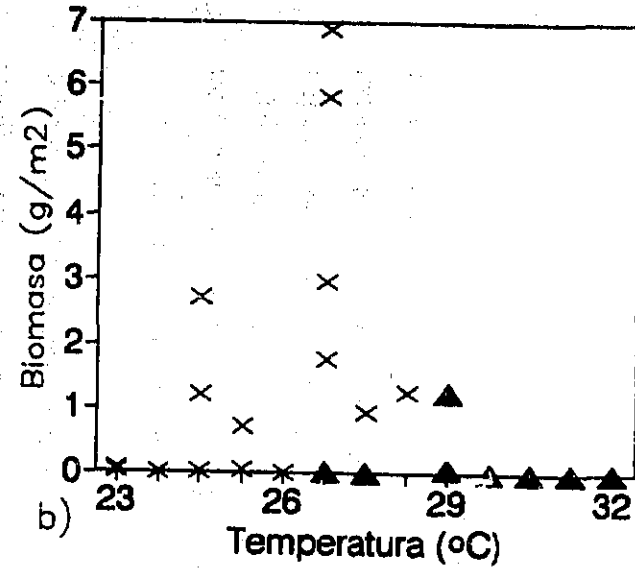
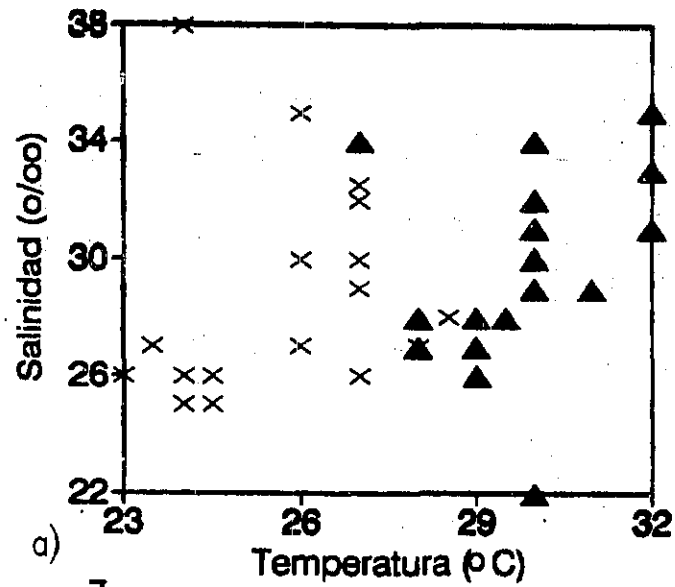


Figura 3. Relación entre la variación estacional de la salinidad y la temperatura (a), y de la biomasa de *Callinectes sapidus* con respecto a la temperatura (b), la salinidad (c) y la profundidad (d), (x=nortes, ▲=lluvias).

## DISCUSION

**Variación espacial.** La variación espacial de la densidad del infraorden Brachyura no registró diferencias significativas en ambas localidades (Tabla 3), aunque en Isla Pájaros se observaron valores mayores (Tabla 4). Por el contrario, la biomasa del infraorden en Isla Pájaros si fue significativamente diferente a la de El Cayo (Tablas 5 y 6). En general, las localidades ubicadas en las áreas norcentral (El Cayo) y noreste (Isla Pájaros) presentan condiciones similares con respecto a la estructura de la comunidad florística de fanerógamas acuáticas y algas rodofitas, y la faunística de camarones, braquiuros, anomuros, peces, moluscos y poliquetos (Marrón-Aguilar, 1976; García-Cubas, 1981; Carreño-López, 1982; Sánchez y Soto, 1982; Escobar, 1987; Román-Contreras, 1988; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a; Barba *et al.*, 1993; Peralta-Pereira y Sánchez, 1993; Schmidtsdorf, 1993; Mier y Reyes *et al.*, 1994), así como de parámetros ambientales (*cf.* p. 3 y 4). En el sector norcentral-noreste, la alta biomasa y productividad de la vegetación sumergida (Day *et al.*, 1982) y la influencia de agua marina, determinan una elevada abundancia, diversidad y reclutamiento de macrocrustáceos con respecto al resto de la laguna (Escobar, 1984).

Sin embargo, el área noreste recibe influencia marina directa debido a que ésta incluye el canal de entrada de Puerto Real. La influencia marina se registra en el patrón general de circulación de la laguna durante la mayor parte del año, donde el flujo neto tiene sentido de este a oeste y es más notable en la sección norte que en la sur (Mancilla-Peraza y Vargas-Flores, 1980; Graham *et al.*, 1981). Este patrón de circulación influye, en parte, en la distribución de la flora y fauna dentro de la laguna, puesto que por el área noreste ingresan organismos procedentes del ambiente marino. En consecuencia, una mayor presencia de decápodos marinos como los cangrejos májidos se registra (Powers, 1977), por lo cual su reclutamiento dentro de los sistemas estuarinos se considera ocasional y limitado a zonas con una marcada influencia marina (Williams, 1984; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). Otras

familias de crustáceos con especies afines a ambientes marinos distribuidos en esta área son Sicyonidae, Portunidae y Xanthidae (Raz-Guzman *et al.*, 1986; Román-Contreras, 1988; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). También, esta área es una zona de alimentación, reproducción litoral e intensa migración a toda la laguna de la ictiofauna (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988), lo cual se refleja en que 6% de las especies dominantes de peces de la Sonda de Campeche son comunes en la Boca de Puerto Real (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988). De igual manera, los camarones *Penaeus duorarum* y *P. setiferus* utilizan el canal de Puerto Real para ingresar a la laguna y reclutarse en las praderas de pastos de esta área. La localidad de Isla Pájaros se ha designado como una zona de establecimiento y reclutamiento de las fases postlarvales epibénticas para ambas especies de peneidos, además de ser una área de reclutamiento y emigración hacia el ambiente de plataforma continental de juveniles de *P. duorarum* (Sánchez y Soto, 1982; Mier y Reyes *et al.*, 1994). Esta influencia marina se observó en la biomasa total del grupo de cangrejos bajo estudio, donde en Isla Pájaros se obtuvo más de 90% de biomasa e incluyó los máximos valores de cinco especies, entre las cuales destacan principalmente *Callinectes sapidus*, *Libinia dubia* y *C. similis* (Tabla 6).

El área norcentral tiene influencia marina debido a que es la zona de encuentro de las ondas de marea que penetran a la laguna por las bocas de Puerto Real y El Carmen (Mancilla-Peraza y Vargas-Flores, 1980). Además, se registran variaciones estacionales, las cuales influyen en los organismos como se ha observado en los májidos, que en épocas de estiaje migran hacia el sur de la laguna, ya que en esta época las descargas de los ríos y las precipitaciones disminuyen y hay un incremento de la salinidad (Sánchez y Raz-Guzman, 1992). Asimismo, el bagre *Arius melanopus* durante su fase juvenil migra hacia el sector norcentral de la laguna y lo utiliza como áreas de protección y de alimentación (Lara-Domínguez *et al.*, 1981).

**Variación diaria.** La mayoría de los decápodos epibénticos asociados a praderas de pastos marinos, particularmente a *Thalassia testudinum*, son más abundantes y presentan una

mayor riqueza específica en las colectas nocturnas (Livingston, 1976, 1984; Heck, 1977; Kikuchi y Pérès, 1977; Heck y Orth, 1980; Greening y Livingston, 1982; Heck y Thoman, 1984; Bauer, 1985). En el presente estudio, la captura nocturna del infraorden resultó significativamente mayor que la diurna (Tabla 3). Esto se reflejó en que más de 80% de la densidad y del número de especies se registró durante la noche en las dos localidades muestreadas (Tabla 4). La biomasa de los braquiuros varió con respecto al período nocturno, aunque no significativamente (Tabla 5), debido a que la especie dominante *Callinectes sapidus* mostró una mayor biomasa durante el día (Tabla 6).

Entre las especies registradas en este trabajo, *Libinia dubia*, *Pitho anisodon* y *Dyspanopeus texanus* fueron consideradas como predominantemente nocturnas (Tabla 4), lo que coincide con los resultados de Heck (1977), Román-Contreras (1986b), Heck y Thoman (1984) y Alvarez *et al.* (sometido). La especie *Microphrys bicornutus*, representada por un ejemplar, se capturó durante el período de iluminación como la registra Heck (1977).

Las máximas densidades y biomásas nocturnas obtenidas en esta investigación coinciden con registros anteriores en la localidad de El Cayo, en donde se describe que la riqueza específica, densidad y biomasa total de decápodos fueron de aproximadamente 80% durante la noche (Román-Contreras, 1986b; Escobar, 1987; Alvarez *et al.*, sometido). También, en praderas de *Zostera marina* y *Ruppia maritima* en Chesapeake Bay, la abundancia de decápodos, principalmente braquiuros, fue máxima durante el período nocturno (Heck y Thoman, 1984).

Dentro del grupo de decápodos, la tendencia de una mayor captura nocturna se presenta también en el género *Penaeus* que es marcadamente nocturno en todos los estadios de su vida (Reynolds y Casterlin, 1979; Rothlisberg, 1982). Dentro del área de estudio, la variación de la densidad y biomasa de postlarvas epibénticas y juveniles de *P. duorarum* fue determinada por el período iluminación-obscuridad (Sánchez, 1993; Mier y Reyes *et al.*, 1994). De igual



manera, los carideos *Palaemonetes vulgaris*, *P. octaviae*, *P. intermedius* y *Thor dobkini* son especies registradas dentro del área de estudio y fueron activas durante la noche en las praderas de pastos marinos (Peralta-Pereira y Sánchez, 1993). De manera similar, en praderas de *Thalassia testudinum* de la costa norte de Puerto Rico, las nueve especies más numerosas de camarones carideos tuvieron promedios de abundancias nocturnas mayores con respecto a las diurnas (Bauer, 1985).

La variación diurna de la densidad del infraorden de braquiuros fue consecuencia de las fluctuaciones de la especie dominante *Dyspanopeus texanus*. Este xántido presentó máximas densidades y biomasa durante la noche (Tablas 7 y 8). Esto concuerda con los resultados de Alvarez *et al.* (sometido) en Laguna de Términos, Livingston (1976) en Apalachicola Bay, y Greening y Livingston (1982) en Apalachee Bay, quienes registraron las mayores capturas de esta especie en la noche.

Un indicador importante de la presencia de la especie *Dyspanopeus texanus* durante el período de oscuridad fue observado por Sánchez (1994), quien reconoció a este xántido como un componente en el contenido estomacal del pez *Lutjanus apodus*, que se alimenta preferentemente en la noche en las praderas de *Thalassia testudinum*.

Los ritmos locomotores de los decápodos están asociados a factores como la intensidad luminosa, ciclos mareales y la temperatura (Fuss y Ogren, 1966; Hughes, 1968, 1969, 1972; Subrahmanyam, 1976; Reynolds y Casterlin, 1978). En algunas especies, estos factores pueden actuar al mismo tiempo por lo que influyen en dichos ritmos de los organismos (Subrahmanyam, 1976). Un ejemplo de ello es *Penaeus duorarum*, en el cual el período de iluminación-oscuridad funciona como un primer factor, y un segundo agente que es el efecto de la marea (Subrahmanyam, 1976).

En el presente estudio, para *Dyspanopeus texanus* no se estimó otro factor, además del período, que influyera en su variación (Fig. 2), que fue marcadamente nocturna. Sin embargo, a causa de los límites de una investigación basada en una aproximación observacional, como es el caso del presente trabajo, se propone como una hipótesis a comprobar, en una aproximación experimental, que dicha variación se debe a un ritmo circadiano. Esta hipótesis se apoya en que la variación diurna de los decápodos se ha relacionado con una actividad preferentemente nocturna de su ciclo circadiano (Waterman, 1961; DeCoursey, 1976; Aréchiga, 1976; Aréchiga y Naylor, 1976; Greening y Livingston, 1982; Bauer, 1985; Sánchez, 1993; Peralta-Pereira y Sánchez, 1993).

La densidad nocturna de *Callinectes sapidus* fue mayor a la diurna (Tabla 10). Esta diferencia, aunque no fue significativa, se atribuyó a una mayor captura de organismos de tallas menores a 60 mm de ancho de caparazón durante la noche. Los portúnidos de tallas mayores a 60 mm fueron recolectados tanto en iluminación como en obscuridad, lo cual influyó en que la biomasa de esta especie no registrara diferencias significativas con respecto al período (Tabla 11). Esto concuerda con los resultados de las investigaciones de Livingston (1976), Heck y Thoman (1984), Heck (1977) y Román-Contreras (1986a), quienes registraron las mayores abundancias de portúnidos durante la noche en áreas submareales de Apalachicola Bay, en praderas de *Zostera marina* en York River y en *Thalassia testudinum* en las costas de Panama y Laguna de Términos, respectivamente.

Los cangrejos portúnidos juveniles son activos durante la noche (Heck y Thoman, 1984). Ryer (1987) propone que esta actividad nocturna es una respuesta a la presión de depredación durante el día cuando los depredadores visuales son activos (Main, 1987). Los organismos juveniles de diferentes tallas y sexos seleccionan sustratos con vegetación en presencia de depredadores potenciales (Williams *et al.*, 1990). Los portúnidos se alimentan sobre el sustrato durante el período de iluminación; en cambio, estos organismos se mueven hacia el dosel de los pastos para forrajear en la noche (Ryer, 1987). Estos portúnidos juveniles se entierran en

el sedimento durante el día (Heck y Thoman, 1984; Ryer, 1987), por lo que decrece el riesgo de depredación durante las horas de iluminación (Ryer, 1987) y disminuye la frecuencia de interacción agonística de conespecíficos (van Montfrans *et al.*, 1991).

A diferencia de los juveniles, los portúnidos adultos no presentaron un patrón definido con respecto al período iluminación-obscuridad en praderas de *Zostera marina* y *Ruppia maritima* en Chesapeake Bay y en una marisma de Parson Island, Virginia (Heck y Thoman, 1984; Rozas y Odum, 1987; Ryer, 1987). Al contrario de los juveniles, los adultos no dependen necesariamente de la vegetación para refugiarse (Heck y Thoman, 1984), sino que ellos se convierten en depredadores potenciales de conespecíficos y de otros invertebrados y vertebrados en sustratos con vegetación acuática (Lipcius y Hines, 1986; West y Williams, 1986; Hines *et al.*, 1990; Williams *et al.*, 1990).

Sin embargo, en este trabajo no se registraron diferencias significativas en la densidad y biomasa de juveniles y adultos con respecto a la iluminación-obscuridad (Tablas 10 y 11). Esto permite plantear la siguiente hipótesis a comprobar, que consiste en que si los organismos juveniles responden al período de iluminación-obscuridad, mientras que los adultos no responden a dicho factor.

Un estudio con respecto a la variación diurna de otros portúnidos es el que desarrollaron Abelló *et al.* (1991) sobre la especie *Liocarcinus depurator* que habita zonas sublitorales en Anglesey Isle, Inglaterra. Estos autores demostraron que existe una variación diurna, con máximos en la noche. La población de otra especie *L. holsatus* que es simpátrica de *L. depurator*, también mostró máximos valores, pero durante el día. Esta conducta contrastante sugiere cómo éstas dos especies con tallas y morfologías similares son capaces de coexistir, sin una intensa competencia interespecífica (Abelló *et al.*, 1990). Este comportamiento no fue observado en el presente estudio, debido a que organismos de las especies del género *Callinectes* de tallas similares (< de 60 mm de AC) se capturaron durante el mismo período.

Esto se puede atribuir a que las diferentes especies del género son omnívoras y consumen una variedad similar de alimentos, sin embargo, la abundancia de los diferentes tipos de alimento en el contenido estomacal sugiere que estas diferencias están más relacionadas con los distintos requerimientos energéticos de cada una de las especies que por la abundancia de cada una de las presas (Rosas *et al.*, 1994).

Los sitios de vegetación sumergida son utilizados por peces como áreas de crianza o refugio de organismos juveniles y de forrajeo para adultos (Stoner, 1983; Licona *et al.*, 1993). Estos peces juegan un papel importante como depredadores de otros peces y de invertebrados (Nelson y Bonsdorff, 1990; Sánchez, 1994). En praderas de *Thalassia testudinum*, el grupo de peces fue más abundante y se alimentó activamente de invertebrados, principalmente de crustáceos durante la noche (Weinstein y Heck, 1979). En El Cayo, Licona *et al.* (1993) describieron que 45% de las especies dominantes fue predominantemente nocturna, dichas especies mostraron una tendencia a ser consumidores secundarios y terciarios durante la noche.

La familia Lutjanidae está representada por especies que depredan crustáceos y peces (Heck y Wilson, 1987; Sánchez, 1993). Dentro de esta familia, *Lutjanus apodus* es dominante en sustratos con vegetación acuática del área norcentral de la Laguna de Términos (Sánchez, 1994). Este lutjánido registra un incremento nocturno en densidad y biomasa relacionado con una dieta que consiste principalmente de camarones peneidos y carideos, así como de portúnidos, representados principalmente por el género *Callinectes* y xántidos de la especie *Dyspanopeus texanus* (Sánchez, 1994).

La actividad nocturna de los macrocrustáceos en praderas de pastos marinos parece ser el resultado directo de la presión de la depredación de peces que se alimentan durante el día (Greening y Livingston, 1982; Bauer, 1985), cuando esta depredación es determinada principalmente por la visibilidad de la presa (Main, 1985). Sin embargo, en el área de estudio

existe un forrajeo importante de peces depredadores durante la noche (Licona *et al.*, 1993; Sánchez, 1993, 1994). En general, los peces representan un componente faunístico importante que está regulando a la carcinofauna asociada a sustratos con vegetación, ya que estos invertebrados son, con frecuencia, un componente importante de la dieta de estos depredadores (Heck y Weinstein, 1989), como se observa para *L. apodus* que es un componente de la comunidad que regula a los macrocrustáceos epibénticos asociados a vegetación acuática en latitudes tropicales principalmente durante la noche (Sánchez, 1994).

**Variación estacional.** La densidad del infraorden fue mayor durante la temporada de lluvias, sin embargo, esta diferencia no fue significativa (Tablas 3 y 4). En El Cayo, esto coincide con el patrón de distribución temporal de las abundancias de crustáceos epibénticos durante las épocas de precipitación y de nortes (Escobar, 1987).

En zonas templadas se ha observado que el número de especies y la abundancia de decápodos presentan máximos durante el verano y finales de otoño, estas fluctuaciones estacionales son el resultado de los efectos de depredación y de cambios estacionales de las praderas de pastos marinos (Livingston, 1976; Heck, 1979). Sin embargo, en enero y septiembre, Holmquist *et al.* (1989) no registraron diferencias. Por el contrario, en latitudes tropicales como en las costas de Panamá, no se presentan fluctuaciones tan marcadas del número de especies y de abundancia como en las templadas, Heck (1979) lo atribuye a la presencia de depredadores durante todo el año, y solamente un decremento muy notable se presenta durante noviembre y diciembre, esto coincide con la más alta precipitación y la disminución de la salinidad (Heck, 1979), aunque en estos sitios no se registran cambios estacionales de la misma magnitud de las zonas templadas.

A diferencia de la densidad, la biomasa del infraorden en nortes fue significativamente mayor que en lluvias (Tablas 5 y 6). Esta biomasa está marcadamente influida por la especie *Callinectes sapidus*, la cual representó 81% de biomasa total en aquella época. Los resultados

organismos coinciden muchas veces con los cambios estacionales en regiones templadas y tropicales. En las regiones templadas se proponen dos períodos de desove en los decápodos, mientras que en las zonas tropicales se establece un desove continuo a lo largo del año (Heck, 1979). La presencia de hembras del grupo de braquiuros se observa durante todo el año en Laguna de Términos, de las cuales 20% son ovígeras y su mayor porcentaje de captura se ha registrado en la época de lluvias (60%). Aunque estos porcentajes, en general, pueden variar estacionalmente entre las especies de decápodos, debido a diferencias entre los ciclos de vida de dichas especies (Heck, 1977). Dentro del infraorden Brachyura existen especies que completan su ciclo de vida dentro de la misma laguna, como la especie *Dyspanopeus texanus*, la cual presentó hembras ovígeras en todo el año y su máximo porcentaje fue en lluvias (60%). Otras especies del infraorden bajo estudio utilizan la laguna sólo durante algunos estadios de su ciclo de vida, como es el caso de los portúnidos, en particular *Callinectes sapidus* de la cual se capturaron hembras a lo largo del año pero ninguna fue ovígera, esto se debe a que las hembras, después de reproducirse en zonas de baja salinidad, se distribuyen en áreas de mayor salinidad cerca de las bocas de la laguna donde desovan (Van Engle, 1958).

El xántido *Dyspanopeus texanus* se recolectó en amplios intervalos de las variables ambientales (Tabla 9, fig. 2). El intervalo de temperatura que presentó la especie en el área de estudio demostró que son organismos euritermos y coincidió con el intervalo de 15 a 33.9°C propuesto por Abele (1972). Este cangrejo se registró como eurihalino en la presente investigación y concuerda con el patrón de distribución amplia en ambientes con salinidades mayores a 10‰ asociado con sustratos con VAS (Sánchez y Raz-Guzman, 1992). Esta asociación con habitats con VAS se presenta también en Florida y es común entre acumulaciones de ascidias, en fondos arenosos y en sitios con *Thalassia testudinum* (Abele, 1972).

La otra especie dominante, *Callinectes sapidus*, mostró densidades y biomásas diferentes estacionalmente (Tablas 10 y 11); 80% de organismos se observó en un intervalo de 24 a 27°C (Fig. 4), dichos valores de temperatura están incluidos en los registros de la época de nortes. Estos resultados coinciden con los ciclos estacionales de

abundancia del portúnido en praderas de *Zostera marina* y *Ruppia maritima* en Mobjack Bay, Virginia, donde las densidades promedio fueron mayores de septiembre a diciembre ( $>90/m^2$ ) y los mínimos durante finales de julio y principios de agosto ( $<3/m^2$ ) (Orth y van Montfrans, 1987; Zimmerman *et al.*, 1990). Aunque en Chesapeake Bay, Hines *et al.* (1990) proponen que la abundancia de dicha especie tiene ciclos estacionales predecibles con máximos en verano y sin actividad esencial en invierno, esto se debe a que es una región templada con una marcada variación estacional de la temperatura.

Los ejemplares de *Callinectes sapidus* se capturaron en un intervalo de 24 a 29°C (Fig. 4) que se incluye dentro del registrado por Raz-Guzman *et al.* (1986) de 23 a 33°C, así como por Williams (1984) de 3 a 35°C. *C. sapidus* es una especie cosmopolita y se distribuye en ambientes estuarinos y marinos, debido a que es una especie euriterma y eurihalina (Williams, 1984; Raz-Guzman *et al.*, 1986; García-Montes *et al.*, 1988).

La temperatura fue el factor ambiental que influyó principalmente en la distribución del portúnido. También, esta influencia se presentó en latitudes templadas donde la variación de esta jaiba estuvo relacionada particularmente con los cambios estacionales de temperatura (Zimmerman y Minello, 1984). Este parámetro ambiental es determinante en el crecimiento de cangrejos juveniles, ya que el crecimiento promedio por día se incrementa con la temperatura (de 17 a 34°C) (Cadman y Weinstein, 1988).

*Callinectes sapidus* se capturó en un intervalo de salinidad amplio (26 a 38‰) (Fig. 4), sin observarse alguna tendencia de los valores de biomasa, lo cual coincide con Raz-Guzman y Sánchez (1992a), quienes afirman que la especie presenta una amplia tolerancia a la salinidad con registros de 5 a 38‰ en Laguna de Términos (Raz-Guzman *et al.*, 1986). Esta especie es considerada como eurihalina (Cadman y Weinstein, 1988), ya que se ha registrado desde ambientes limnéticos hasta hipersalinos (Williams, 1984; Raz-Guzman y Sánchez, 1992b; Sánchez y Raz-Guzman, 1993a,b).

**Composición específica.** En el presente estudio se capturó 31% de especies, 38% de géneros y 60% de familias de cangrejos braquiuros acuáticos que han sido registrados en

Laguna de Términos (Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). Esta diferencia se atribuye a tres condiciones: el tipo de colectores, el tiempo de muestreo y la limitada superficie muestreada.

El uso de diversos tipos de colectores es necesario en la Laguna de Términos debido a la amplia heterogeneidad física y a fluctuaciones temporales y espaciales de la estructura poblacional de los macrocrustáceos (Raz-Guzman *et al.*, 1986; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). En esta laguna se han utilizado distintos colectores como red con deslizadores tipo Colman-Segrove (Eleftheriou y Holme, 1985), red de barra tipo Renfro (Renfro, 1962) y red de arrastre tipo camaronera, con aberturas de mallas de 0.5 a 13 mm (Raz-Guzman *et al.*, 1986; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). Estos diferentes muestreadores presentan selectividad por un intervalo de talla determinado y son indispensables para los diversos habitats de la laguna y con ello se obtiene una mejor representatividad de riqueza y composición específica de la epifauna de este sistema.

En el presente trabajo sólo se utilizó una red de arrastre (*cf.* p. 6), por lo que la riqueza y composición específica fueron menores que las registradas anteriormente para la laguna (Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). Sin embargo, al comparar las eficiencias de la red Renfro y la red Colman-Segrove en praderas de pastos se concluye que ambas redes presentan una eficiencia y selectividad estadísticamente semejante, por lo cual pueden ser utilizadas para examinar la distribución de organismos epibénticos en una escala amplia (Alvarez *et al.*, sometido).

Con respecto al tiempo de muestreo, los registros de datos biológicos a largo plazo en sistemas estuarinos documentan las variaciones naturales y los cambios causados por el hombre (Wolfe *et al.*, 1987). Estos muestreos a largo plazo presentan ventajas para registrar a la diversidad faunística, debido a que la acumulación de registros incrementa la probabilidad de obtener una colección representativa de la fauna distribuida en determinada área (Raz-Guzman y Sánchez, 1992b). De manera particular, en Laguna de Términos se han elaborado estudios que comprenden información de 14 años (Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). La inclusión de especies adicionales modifica la estructura,



composición zoogeográfica y distribución de los cangrejos en el sistema lagunar (Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). Sin embargo, la captura casi exclusiva de especies acuáticas ocasionales en los últimos tres años permite suponer que la probabilidad de recolectar otras especies de braquiuros acuáticos debido a las variaciones poblacionales interanuales, a la variación espacial o a la intensidad de muestreo, disminuye considerablemente (Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). Con respecto al presente estudio, la colecta de organismos sólo se realizó durante un año. No obstante, el incremento de especies registrado en un mayor tiempo de muestreo, particularmente en el sector norcentral-noreste en praderas de *Thalassia testudinum*, fue mínimo ya que solamente se añadieron las especies *Libinia erinacea*, *Pilumnus lacteus*, *Persephona mediterranea* y *Panopeus occidentalis* (Raz-Guzman y Sánchez, 1992a).

Para los sistemas estuarinos se plantea que las variaciones interanuales suelen tener mayor magnitud que las estacionales (Virmstein, 1990). Sin embargo, en sistemas estuarinos tropicales, la variación de la densidad de organismos en escalas diaria y estacional es, en ocasiones, mayor que las obtenidas en escalas a largo plazo (Sánchez, 1993). En la presente investigación se registró un efecto significativo de la escala diaria con relación a la densidad del infraorden, así como de especies sólo registradas en el día (*Microphrys bicornutus*) y las recolectadas sólo durante la noche (*Pitho anisodon* y *Panopeus lacustris*) (Tabla 4). El utilizar escalas diurnas en el análisis de la composición específica y la densidad de macroinvertebrados asociados a sustratos con vegetación sumergida permite plantear hipótesis que requieren de una buena representación de la densidad, biomasa y sus distribuciones para análisis tróficos, de dinámica de población y de interacciones inter e intraespecíficas (Greening y Livingston, 1982).

Los diferentes tiempos de muestreo se complementan entre sí, ya que una escala diaria permite resolver hipótesis en relación a los factores que influyen en migraciones, selectividad y valor del habitat (Margalef, 1977; Virmstein, 1987; Sánchez, 1993). En cambio, la escala estacional reconoce los factores que determinan o regulan la reproducción y establecimiento de especies (Livingston, 1976; Virmstein, 1987). Por último, la escala interanual permite el estudio de las fluctuaciones que afectan los recursos

bióticos de los sistemas estuarinos (Flint, 1985) y por medio de esto, proponer modelos de conservación y aprovechamiento de poblaciones de sistemas estuarinos a largo plazo (Wolfe *et al.*, 1987).

Las comunidades de invertebrados asociadas a praderas de pastos marinos son consideradas de alta diversidad y con densidades de varios ordenes de magnitud mayores que las de zonas contiguas desprovistas de vegetación (Vimstein *et al.*, 1983). Los valores de densidad y riqueza específica elevados en estas áreas están relacionados con el valor del habitat. El valor del habitat incrementa las tasas de crecimiento y de supervivencia de presas potenciales (Minello y Zimmerman, 1991). La selectividad del habitat se refleja en el incremento en la abundancia y diversidad correlacionado con el aumento en la complejidad del habitat (Stoner y Lewis, 1985). La complejidad cualitativa del habitat observada en sustratos con vegetación acuática está relacionada con la arquitectura de la vegetación, mientras que la cuantitativa se refiere a la biomasa y área de superficie de la misma (Stoner y Lewis, 1985; Heck y Crowder, 1990; Williams *et al.*, 1990). Ambas características de la complejidad se complementan e influyen en la abundancia, composición y riqueza específica de los componentes faunísticos de las praderas de pastos marinos (Stoner y Lewis, 1985).

Otro factor importante que se presenta en sustratos con vegetación acuática es la disponibilidad de alimento, esta disponibilidad se ha corroborado por el incremento en la tasa de crecimiento de camarones (Minello y Zimmerman, 1991) y otros invertebrados y peces juveniles (Morgan, 1980; Heck y Weinstein, 1989). El valor del habitat para comunidades asociadas a vegetación influye también en la disminución de la tasa de depredación y esto ha sido confirmado para carideos (Heck y Thoman, 1984; Main, 1987), camarones pencidos juveniles (Minello y Zimmerman, 1991; Sánchez, 1993) y cangrejos braquiuros y anomuros (Heck y Wilson, 1987; Wilson *et al.*, 1990).

La selectividad de braquiuros por sustratos con vegetación acuática como *Zostera marina*, *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme* se ha observado en diversos sistemas estuarinos del noroeste del Atlántico y del Golfo de México (Heck

y Wilson, 1987; Williams *et al.*, 1990; Wilson *et al.*, 1990; Zimmerman *et al.*, 1990; Barba, 1992; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a; Sánchez y Raz-Guzman, 1993a,b; Rosas *et al.*, 1994). Esta preferencia puede atribuirse a que los cangrejos braquiuros son componentes importantes en la dieta de peces asociados a vegetación acuática (Heck y Wilson, 1987; Heck y Weinstein, 1989), por lo que la presencia de esta vegetación reduce la tasa de depredación y por lo tanto se incrementa la sobrevivencia de las poblaciones de cangrejos (Heck y Wilson, 1987).

*Dyspanopeus texanus* presenta una preferencia por sustratos cubiertos por rodofitas y en menor grado por *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii* y *Dictyota dichotoma* (Raz-Guzman *et al.*, 1986). Esta selectividad del habitat se puede explicar en función de sus hábitos alimenticios. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de *D. texanus* y de los juveniles de *Penaeus duorarum* que se han registrado en una misma localidad indicaron que este xántido se presentó en un nivel trófico similar al del camarón, por lo que ambas especies se alimentan de la misma dieta o de dietas isotópicamente semejantes (Raz-Guzman y de la Lanza, 1993). Esta similitud indica que *D. texanus* puede seleccionar el habitat para alimentarse como se ha comprobado para *P. duorarum* (Sánchez, 1993). Al igual que las otras especies del grupo de braquiuros, este xántido utiliza a la vegetación como una protección en contra de depredadores, debido a que es una presa de peces asociados a vegetación acuática (Sánchez, 1994).

La selectividad por sustratos cubiertos con vegetación de *Callinectes sapidus* varía con respecto a la talla (Heck y Thoman, 1984). Los organismos juveniles seleccionan sustratos con vegetación como los pastos marinos *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* y *Zostera marina*, así como especies del género *Spartina* y *Juncus* y la macroalga *Ulva lactuca* (Zimmerman y Minello, 1984; Heck y Wilson, 1987; Williams *et al.*, 1990; Wilson *et al.*, 1990; Zimmerman *et al.*, 1990) para protegerse de los depredadores (Williams *et al.*, 1990; Wilson *et al.*, 1990) y alimentarse de la epifauna, infauna y de los organismos adheridos a las hojas de los pastos (Ryer, 1987). Los portúnidos adultos no muestran selectividad por sustratos con vegetación, debido a que no dependen primordialmente de ésta para refugiarse, por el contrario, utilizan estas áreas

para alimentarse de otros braquiuros o de portúnidos de tallas menores (Heck y Thoman, 1984), la presencia de adultos en sitios sin vegetación se debe a que éstos forrajean más efectivamente en los sitios donde las raíces y rizomas de las plantas no interfieren en la búsqueda de presas de la infauna (Virmstein, 1977; Heck y Thoman, 1984).

Además de la presencia y tipo de vegetación, la heterogeneidad ambiental de Laguna de Términos está determinada por la salinidad y textura del sedimento (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991). Esto ha permitido caracterizar a la laguna en dos sectores diferentes (*cf.* p. 3 y 4). La heterogeneidad ambiental, la composición específica y la preferencia del habitat han permitido que, para las 26 especies de braquiuros acuáticos registrados en Laguna de Términos, se definan cuatro patrones de distribución. Veintidos especies presentan una distribución restringida asociada al habitat (RAH), cuatro especies fueron distribuidas ampliamente, dos asociadas al habitat (AAH) y dos no asociadas al habitat (ANAH), ninguna especie fue registrada como restringida no asociada al habitat (RNAH) (Sánchez y Raz-Guzman, 1992). En la presente investigación, 50% de las especies tiene una distribución RAH, 37% ANAH y el resto AAH. El 63% de estas especies se ha registrado como asociado a sustratos con vegetación (Sánchez y Raz-Guzman, 1993a,b), lo cual apoya la importancia de este tipo de habitats para la distribución de los organismos.

El sector norcentral-noreste registra la mayor diversidad de crustáceos braquiuros de los que destacan por su abundancia las familias Xanthidae, Portunidae y Majidae. Además, el 90% de las 26 especies de braquiuros acuáticos registradas en Laguna de Términos se presenta en dichos sectores (Raz-Guzman *et al.*, 1986; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). Los valores de composición y riqueza específica son elevados en esta área con respecto al resto de la laguna, esto se atribuye a la presencia de sustratos con vegetación acuática y a las condiciones de salinidad (Escobar, 1984). El presente trabajo obtuvo 35% de las especies registradas en este sector, debido a que sólo se limitó a dos localidades del mismo, mientras que los anteriores registros cubren los diferentes habitats (Raz-Guzman *et al.*, 1986; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). El 10% de las especies que no se distribuyen en el sector noreste-norcentral habitan las áreas suroeste y sur de la laguna que presentan

sustratos sin vegetación, con altas concentraciones de detrito, cubiertos temporalmente por algas rodofitas y se distribuyen en ambientes oligohalinos y mesohalinos (Sánchez y Raz-Guzman, 1992).

Las especies del grupo de braquiuros registradas en las localidades de El Cayo e Isla Pájaros que no fueron recolectadas en este trabajo son *Libinia erinacea* en El Cayo, la cual es una especie marina ocasional que habita sobre lodo, arena, roca y troncos bajo la superficie del agua (Raz-Guzman y Sánchez, 1992a), *Pilumnus lacteus* en El Cayo e Isla Pájaros se asocia a sustratos sin vegetación con elevadas concentraciones de materia orgánica (Williams, 1984; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a), *Persephona mediterranea* en Boca de Estero Pargo se registra en sustratos de lodo, arena y coral (Williams, 1984), *Menippe mercenaria* en Estero Pargo, esa especie se distribuye preferentemente en los canales de entrada de la laguna y en la zona intermareal (Williams, 1984), y *Panopeus occidentalis* que habita entre rocas y raíces de mangle (Williams, 1984; Raz-Guzman y Sánchez, 1992a). Ambas localidades de estudio exhibieron diferente composición específica (Tabla 2), *Microphrys bicornutus* no se recolectó en El Cayo debido a que esta es una especie con un patrón de distribución restringido al sector noreste de la laguna, mientras que *Pitho anisodon* muestra una distribución limitada al sector norcentral (Raz-Guzman et al., 1986). El xántido *Panopeus lacustris* no fue registrado en Isla Pájaros, debido a que tiene una distribución local en los sectores oeste y norcentral de la laguna (Raz-Guzman et al., 1986).

Las especies *Callinectes sapidus* y *Dyspanopeus texanus* están registradas en Laguna de Términos como componentes dominantes (Sánchez y Raz-Guzman, 1992). *Callinectes sapidus* no presentó una tendencia marcada a distribuirse en un intervalo determinado de salinidad, textura del sedimento o vegetación, por lo que se clasificó como una especie de distribución amplia no asociada al habitat (ANAH) en Laguna de Términos. Por otro lado, *Dyspanopeus texanus* se incluyó dentro de una distribución amplia asociada a habitat (AAH) con vegetación sumergida (Sánchez y Raz-Guzman, 1992). Ambas especies también se presentan como dominantes en los sistemas estuarinos de mayor extensión del suroccidente del Golfo de México como Laguna Madre, Laguna de Tamiahua y sistema

lagunar de Alvarado (Sánchez y Raz-Guzman, 1993a,b), con excepción de *D. texanus* que es ocasional en este último sistema (Raz-Guzman y Sánchez, 1992b; Sánchez y Raz-Guzman, 1993b). *C. sapidus* y *D. texanus* también son especies dominantes, en términos de abundancia, en zonas con vegetación sumergida como Apalachicola Bay, Apalachee Bay y Lavaca Bay (Greening y Livingston, 1982; Dugan, 1983; Livingston, 1984; Zimmerman *et al.*, 1990); además, el xántido es muy abundante en Tampa Bay (Abele, 1972), mientras que el portúnido es dominante en Galveston Bay y Chesapeake Bay (Van Engle, 1958; Heck y Thoman, 1984; Zimmerman y Minello, 1984; Hines *et al.*, 1990).

La jerarquización de especies de braquiuros con respecto a la densidad y biomasa (Tabla 2) coincide con la propuesta por Sánchez y Raz-Guzman (1992), con excepción de *C. similis* que se registra como especie dominante en dicho estudio, mientras que en la presente investigación fue ocasional. Aunque esta especie presenta una distribución amplia no asociada al habitat, una preferencia por sustratos de lodo con grava, rodofitas y *Halodule wrightii*, con menor frecuencia por sustratos desprovistos de vegetación o con detrito y praderas de *Thalassia testudinum* (Raz-Guzman *et al.*, 1986), en las cuales se realizaron muestreos, por lo que se manifestó como especie ocasional.

Los cangrejos con distribución restringida asociada al habitat son, en general, especies ocasionales o frecuentes. En cambio, los agrupados en distribuciones amplias asociados o no al habitat son dominantes (Sánchez y Raz-Guzman, 1992). Las especies dominantes en su mayoría no siguen un patrón de distribución definido, esto se relaciona con su amplia tolerancia a las fluctuaciones de la salinidad (Sánchez y Raz-Guzman, 1993b).

Muchos de los crustáceos decápodos son omnívoros y se pueden alimentar de restos de pastos y algas, detrito depositado sobre la superficie de las hojas y del sustrato, y de animales vivos o muertos (Kikuchi y Pérès, 1977), lo anterior se ha registrado para cangrejos portúnidos adultos que se alimentan de moluscos, crustáceos, poliquetos y también de una considerable porción de restos de tejido vegetal y algas filamentosas (Kikuchi y Pérès, 1977) y la especie *Dyspanopeus texanus* consume almejas pequeñas (< de 10 mm de longitud) (Landers, 1954). Los cambios ontogenéticos y estacionales en la

dieta de los braquiuros, principalmente en el género *Callinectes*, han sido registrados por diversos autores como Paul (1981) en Huizache-Caimanero para *C. arcuatus* y *C. toxotes*, Laughlin (1982) en Apalachicola Bay para *C. sapidus*, Stoner y Buchanan (1990) en Laguna Joyuda para *C. danae*, *C. sapidus*, *C. bocourti* y *C. ornatus*, y Rosas *et al.* (1994) en Laguna de Tamiahua para *C. sapidus*, *C. similis* y *C. rathbunae*. En general, los hábitos alimenticios difieren marcadamente entre las clases de talla, las épocas y la localidad, y concluyen que conforme la clase de talla se incrementa, el material vegetal, sedimento y residuos de animales disminuyen, y los micro y macromoluscos, crustáceos y demás invertebrados se incrementan en la dieta (Rosas *et al.*, 1994). El grupo de cangrejos de braquiuros presenta estrategias de alimentación amplias y está representado en los diferentes niveles tróficos, lo cual incide en la dinámica de sus comunidades (Livingston, 1984). Dentro del infraorden se incluye a *C. sapidus* que es un depredador importante que regula la distribución y abundancia de otros invertebrados (Virnstein, 1977). Estas jaibas son omnívoras que se alimentan de especies de presas disponibles tanto local como estacionalmente (Laughlin, 1982). Además este depredador selecciona la especie de presa y su talla (West y Williams, 1986), por lo que alteran la densidad, estructura y distribución de la frecuencia de tallas de las poblaciones de presas (West y Williams, 1986).

El presente estudio permitió definir que ambas escalas temporales (estacional y diaria) son adecuadas para analizar la variación temporal de los cangrejos braquiuros y de las especies dominantes de este grupo. Esta definición de escalas para los braquiuros es necesaria, debido a que el grupo de macrocrustáceos es un componente dominante y de importancia comercial en los principales sistemas estuarinos del suroccidente del Golfo de México. Además, el análisis de la distribución de organismos en escalas espaciales y temporales apropiado para la variabilidad de las especies, es uno de los principales problemas en la ecología de los sistemas estuarinos (Livingston, 1987). De igual manera, una definición adecuada de escalas de análisis es indispensable para plantear hipótesis a comprobar por medio de enfoques experimentales y teóricos.

Los análisis descriptivos permiten plantear hipótesis y diseños que puedan aportar conocimientos sobre factores como competencia inter e intraespecífica, repartición de

recursos, coexistencia (Connell, 1975), supervivencia diferencial (Stoner y Lewis, 1985) y depredación (Heck y Crowder, 1990), debido a que representan un componente importante en la comunidad epibéntica. El estudio descriptivo de los componentes de las comunidades epibentónicas es indispensable, así como el desarrollo de análisis experimentales y la conceptualización de los diversos procesos que determinan o regulan a dichas comunidades. Entre las investigaciones en ecología acuática en México existe una carencia de análisis con enfoques experimentales y teóricos de la distribución y abundancia de la fauna de diversos sistemas estuarinos. Por ello, es necesario un desarrollo de estos diferentes enfoques que permita un mayor conocimiento y un manejo adecuado de los recursos de los sistemas estuarinos del país.

## CONCLUSIONES

Las variaciones espaciales de la densidad y de la biomasa del Infraorden Brachyura fueron similares en ambas localidades. Esta variación espacial de los cangrejos braquiuros aporta información que confirma que las áreas noreste y norcentral pueden considerarse como un mismo sector dentro de la Laguna de Términos.

La variación diaria se consideró como fuente responsable de la fluctuación de la densidad del Infraorden Brachyura. La captura nocturna del infraorden resultó mayor que la diurna. Esto se reflejó en que más de 80% de la densidad y del número de especies se registró durante la noche en ambas localidades.

La especie *Dyspanopeus texanus* se consideró una especie nocturna, debido a que 95% de los organismos se registró durante la noche. Para este xántido no se confirmó ninguna relación con los factores ambientales que influyera en su fluctuación, por lo que se plantea como hipótesis a comprobar, en una aproximación experimental posterior, si esta variación se debe a un ritmo circadiano.



La variación estacional fue la fuente que afectó a la biomasa del infrorden de braquiuros, con valores máximos en la temporada de nortes. Esto es una consecuencia de las fluctuaciones de la especie *Callinectes sapidus*, que constituyó más de 80% de la biomasa total. *C. sapidus* se asoció particularmente con los cambios estacionales de la temperatura, cuando más de 90% de los organismos de esta especie se observó en un intervalo de 24 a 27°C, registrado en la temporada de nortes.

*Callinectes sapidus* demostró una mayor biomasa durante el día y una máxima densidad nocturna. Estas diferencias se atribuyeron a una mayor abundancia de organismos juveniles durante la noche, mientras que portúnidos adultos fueron capturados en iluminación y en obscuridad. Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas ni en juveniles ni en adultos. Esto permite plantear la hipótesis a verificar de si los organismos juveniles responden al período de iluminación-obscuridad, mientras que los adultos no responden a dicho factor.

Los estudios de áreas con vegetación acuática sumergida apoyan la importancia de este tipo de habitats en la distribución de las especies de braquiuros, como fue el caso del presente trabajo.

El análisis de la distribución de los organismos en escalas espaciales y temporales adecuado para la variación de la abundancia de especies es uno de los principales problemas en la ecología de sistemas estuarinos, es por ello que una definición adecuada de escalas de análisis es indispensable para plantear hipótesis a comprobar por medio de enfoques experimentales y teóricos en los procesos que regulan o determinan las comunidades de macrocrustáceos en estos sistemas.

Este estudio apoya las propuestas de anteriores investigaciones efectuadas en sistemas estuarinos templados, y aunado a ellas, aporta conocimientos para el análisis de este grupo de crustáceos en sistemas tropicales. Además permite detectar hipótesis a resolver sobre la dinámica de estos componentes de las comunidades epibentónicas de los sistemas estuarinos.

El estudio descriptivo de los componentes de las comunidades epibentónicas es indispensable, así como el desarrollo de análisis experimentales y la conceptualización de los diversos procesos que determinan o regulan a dichas comunidades. Por ello, es necesario un desarrollo de estos diferentes enfoques que aporte un mayor conocimiento y un manejo adecuado de los recursos de los sistemas estuarinos tropicales.

### LITERATURA CITADA

- Abele, L. G., 1972. A reevaluation of the *Neopanope texana-sayi* complex with notes on *Neopanope packardii* (Crustacea: Decapoda: Xanthidae) in the Northwestern Atlantic. *Chesapeake Sci.* 13(4): 263-271.
- Abelló, P., D. G. Reid y E. Naylor, 1991. Comparative locomotor activity patterns in the portunid crabs *Liocarcinus holsatus* and *L. depurator*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 71: 1-10.
- Alvarez, F., A. Gracia y L. A. Soto, 1987. Crecimiento y mortalidad de las fases estuarinas del camarón rosado *Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum* Burkenroad, 1939 de la Laguna de Términos, Campeche, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 14(2): 207-221.
- Alvarez, F., A. J. Sánchez y L. A. Soto. Efficiency of two samplers of epibenthic macrofauna in a tropical seagrass meadow. *Rev. Invest. Mar.* (sometido).
- Aréchiga, H., 1976. Ritmos circadianos. *Bol. Estud. Méd. Biol., Méx.* 29(1): 1-17.
- Aréchiga, H. y E. Naylor, 1976. Endogenous factors in the control of rhythmicity in decapod crustaceans: 1-16, *In: DeCoursey, P. J. (ed.). Biological rhythms in the marine environment.* University of South Carolina Press. Columbia. 283 p.
- Barba, E., 1992. Comunidad de crustáceos y peces de Laguna Madre, Tamaulipas. I. Crustáceos epibentónicos y peces juveniles de la región sur-central. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. 55 p.
- Barba, E., A. Raz-Guzman y A. J. Sánchez, 1993. Patrones de distribución de los carideos de Laguna Madre, Tamaulipas y Laguna de Términos, Campeche. XII Congreso Nacional de Zoología, Monterrey, Nuevo León, México. Diciembre, 1993.
- Bauer, R., 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(1): 150-162.
- Cadman, L. R. y M. P. Weinstein, 1988. Effects of temperature and salinity on the growth of laboratory reared juvenile blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 121: 193-207.

- Carreño-López, L. S., 1982. Algunos aspectos ecológicos de la macrofauna bentónica de las praderas de *Thalassia testudinum* de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. 71 p.
- Connell, J. H., 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments: 460-490. *In*: Cody, L. M. y J. M. Diamond (eds.). Ecology and evolution of communities. Belknap Press of Harvard University Press. Massachusetts. 545 p.
- Cruz, F., 1984. Sistemática y algunos aspectos ecológicos de los moluscos de la Sonda de Campeche, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. 123 p.
- Cruz, E., 1991. Distribución de la familia Majidae (Crustacea: Brachyura) en la plataforma continental suroeste del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. 33 p.
- Cruz-Orozco, R., 1980. Estudios del sistema fluvio-lagunar deltáico de la región de Campeche, Tabasco, en particular de la Laguna de Términos y áreas adyacentes, para su mejor uso y aprovechamiento. Tercer Reporte presentado al CONACyT. México. 61 p. (Inédito).
- Day, J. W., Jr., R. H. Day, M. T. Barreiro, F. Ley-Lou y C. J. Madden, 1982. Primary production in the Laguna de Términos, a tropical estuary in the southern Gulf of Mexico. *Oceanol. Acta no. sp.*: 269-276.
- DeCoursey, P. J., 1976. Biological rhythms in the marine environment. University of South Carolina Press. Columbia. 283 p.
- de la Lanza, G., M. Rodríguez-Medina y L. A. Soto, 1991. Análisis ecológico de los productores primarios en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Univ. y Cienc. 8(15)*: 15-25.
- Dugan, P., 1983. Seasonal and geographic distribution of seven decapod crustaceans in Apalachee Bay, Florida. *Contrib. Mar. Sci. 26*: 65-79.
- Eleftheriou, A. y N. A. Holme, 1985. Macrofaunal techniques. *In*: Holme, N. A. y A. D. McIntyre (eds.). Methods for the study of marine benthos. Blackwell Scientific Publications. Great Britain. 394 p.
- Escobar, E., 1984. Comunidades de macroinvertebrados en la Laguna de Términos, Campeche: Composición y estructura. Tesis de Maestría. UACPyP-CCH. Univ. Nal. Autón. Méx. 191 p.
- Escobar, E., 1987. Flujo de energía y estructura trófica de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos asociados a *Thalassia testudinum* en una laguna costera tropical; Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Doctorado. UACPyP-CCH. Univ. Nal. Autón. Méx. 172 p.
- Flint, R. W., 1985. Long-term estuarine variability and associated biological response. *Estuaries 8(2A)*: 158-169.
- Florido-Araujo, R. y P. Peralta-Pereira, 1991. Distribución de la Superfamilia Paguroidea en la plataforma continental del oeste del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. 58 p.
- Fuss, C. M. y L. H. Ogren, 1966. Factors affecting activity and burrowing habitats of the pink shrimp, *Penaeus duorarum*

- Burkenroad. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 130: 170-191.
- García-Cubas, A., 1981. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. Méx. publ. esp.* 5: 1-182.
- García-Montes, J. F., L. A. Soto y A. Gracia, 1988. Cangrejos portúnidos del suroeste del Golfo de México: Aspectos pesqueros y ecológicos. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. Méx.* 15(1): 135-150.
- Gracia, A. y L. A. Soto, 1990. Population study of the penaeid shrimp of Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. Méx.* 17: 241-155.
- Graham, D. S., J. P. Daniels, J. M. Hill y J. W. Day, Jr., 1981. A preliminary model of the circulation of Laguna de Términos, Campeche, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. Méx.* 8(1): 51-62.
- Greening, H. y R. Livingston, 1982. Diel variation in the structure of seagrass-associated epibenthic macroinvertebrate communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 147-156.
- Heck, K. L., Jr., 1977. Comparative species richness, composition, and abundance of invertebrates in caribbean seagrass (*Thalassia testudinum*) meadows (Panama). *Mar. Biol.* 41(4): 335-348.
- Heck, K. L., Jr., 1979. Some determinants of the composition and abundance of motile macroinvertebrate species in tropical and temperate turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadows. *Jour. Biogeog.* 6: 183-200.
- Heck, K. L., Jr. y T. Thoman, 1984. The nursery role of seagrass meadows in the upper and lower reaches of the Chesapeake Bay. *Estuaries* 7(1): 70-92.
- Heck, K. L., Jr. y 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: Kennedy, V. S. (ed.). *Estuarine perspectives*. Academic Press. New York. 533 p.
- Heck, K. L., Jr. y K. A. Wilson, 1987. Predation rates on decapod crustacean 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., Jr. y 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., Jr. y L. B. Crowder, 1990. Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems (en prensa).
- Hines, A. H., A. M. Haddon y 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.
- Holmquist, J. F., G. V. N. Powell y 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.
- Hollander, M. y D. A. Wolfe, 1973. Nonparametric statistical methods. John Wiley and Sons. New York. 503 p.
- 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.
- Kemp, W. M., W. R. Boynton, I. Murray, C. J. Madden, R. L. Wetzel y F. Vera-Herrera, 1988. Light relations for the seagrasses *Thalassia testudinum* and its epiphytic algae in a tropical estuarine environment, cap. 11: 193-206. In: Yáñez-Arancibia, A. y I. W. Day, Jr. (eds.). Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México: La región de la Laguna de Términos. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Univ. Nal. Autón. Méx. Coast. Ecol. Inst. L.S. V. Editorial Universitaria. México. 518 p.
- Kikuchi, T. y J. M. Pérès, 1977. Consumer ecology of seagrass beds: 147-194. In: McRoy, C. P. y C. Helfferich (eds.). Seagrass ecosystems: a scientific perspective. Marcel Dekker Inc. New York. 314 p.
- Knox, G., 1986. Estuarine Ecosystems: A Systems Approach. Vol. I. CRC Press. Boca Raton. 289 p.
- Landers, W., 1954. Notes on the predation of the hard clam, *Venus mercenaria*, by the mud crab, *Neopanope texana*. *Ecology* 35(3): 422.
- Lara-Domínguez, A. L., A. Yáñez-Arancibia y F. Amezcua-Linares, 1981. Biología y ecología del bagre *Arius melanopus* Gunther en la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Ariidae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 8(1): 267-304.
- Laughlin, R. A., 1982. Feeding habits of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, in Apalachicola estuary, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 32: 807-822.
- Leach, C., 1982. Fundamentos de estadística: Enfoque no paramétrico para ciencias sociales. Editorial Limusa. México. 422 p.
- Ledoyer, M., 1986a. Faune mobile des herbiers de fanerogames marines (*Halodule* et *Thalassia*) de la Laguna de Términos (Mexique, Campeche). 1 Les caridea (Crustacea: Decapoda) et aperçu sur le faune globale. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 13(3): 147-171.
- Ledoyer, M., 1986b. Faune mobile des herbiers de fanerogames marines (*Halodule* et *Thalassia*) de la Laguna de Términos (Mexique, Campeche). 2 Les camariens (Crustacea: Decapoda) et aperçu sur le faune globale. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 13(3): 171-201.

- Ilicona, G., C. Moreno y A. J. Sánchez, 1993. Distribución espacio-temporal de peces asociados a fanerógamas acuáticas, Laguna de Términos. XII Congreso Nacional de Zoología, Monterrey, Nuevo León, México. Diciembre, 1993.
- Lipcius, R. N. y A. H. Hines, 1986. Variable functional responses of a marine predator in dissimilar homogeneous microhabitats. *Ecology* 67: 1361-1371.
- Livingston, R. J., 1976. Diurnal and seasonal fluctuations of organisms in a north Florida estuary. *Est. Coast. Mar. Sci.* 4: 373-400.
- Livingston, R. J., 1984. Trophic response of fishes to habitat variability in coastal seagrass systems. *Ecology* 65: 1258-1275.
- Livingston, R. J., 1987. Field sampling in estuaries: The relationship of scale to variability. *Estuaries* 10: 194-207.
- Mahoney, B. M. S. y R. J. Livingston, 1982. Seasonal fluctuations of benthic macrofauna in the Apalachicola Estuary, Florida, USA: The role of predation. *Mar. Biol.* 69: 207-213.
- 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.
- Mancilla-Peraza, M. y M. Vargas-Flores, 1980. Los primeros estudios sobre circulación y el flujo neto de agua a través de la Laguna de Términos, Campeche. *An. Centro. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. Méx.* 14(2): 207-221.
- Margaleff, R., 1977. *Ecología*. Editorial Omega. México. 851 p.
- Marrón-Aguilar, M. A., 1976. Estudio cuantitativo y sistemático de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) bentónicos de la Laguna de Términos, Campeche, México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Univ. Nat. Autón. Méx. 149.
- Martin, J. W. y L. G. Abele, 1986. Notes on male pleopod morphology in the brachyuran crab family Panopeidae Ortmann, 1893, sensu Guinot (1978) (Decapoda). *Crustaceana* 50(2): 182-198.
- Maurer, D., W. Leathem, P. Kinner y J. Tinsman, 1979. Seasonal fluctuations in coastal benthic invertebrate assemblages. *Est. Coast. Mar. Sci.* 8: 181-193.
- Mier y Reyes, R., A. J. Sánchez y L. A. Soto. Patrones de actividad diaria de camarones juveniles de *Penaeus duorarum*. Memorias del XI Congreso de Zoología. Mérida, Yucatán, México. Octubre 1991. (en prensa).
- Minello, T. J. y R. J. Zimmerman, 1991. The role of estuarine habitats in regulatory growth and survival of juvenile penaeid shrimp: 1-16. In: DeLoach, P. F., W. J. Dougherty y M. A. Davidson (eds.). *Frontiers of shrimp research developments in aquaculture and fisheries science*. Elsevier Science Publishers. Amsterdam. 22 p.
- Morgan, M. D., 1980. Grazing and predation of the grass shrimp *Palaemonetes pugio*. *Limnol. Oceanogr.* 25: 896-902.

- Nelson, W. G. y E. Bonsdorff, 1990. Fish predation and habitat complexity: are complexity thresholds real? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 141: 183-194.
- Orth, R. J. y J. van Montfrans, 1987. Utilization of a seagrass meadow and tidal marsh creek by blue crabs *Callinectes sapidus*. I. Seasonal and annual variations in abundance with emphasis on post-settlement juveniles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41: 283-294.
- Paul, R. K. G., 1981. Natural diet, feeding and predatory activity of the crabs *Callinectes arcuatus* and *C. toxotes* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6: 91-99.
- Peralta-Pereira, P. y A. J. Sánchez, 1993. Estructura de los carideos (Crustacea: Decapoda) asociados a vegetación acuática en la Laguna de Términos, Campeche. XII Congreso Nacional de Zoología, Monterrey, Nuevo León, México. Diciembre, 1993.
- Powers, L. W., 1977. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contrib. Mar. Sci. Suppl.* 20: 1-190.
- Rashid, M. A. y G. E. Reinson, 1979. Organic matter in surficial sediments of the Miramichi Estuary, New Brunswick, Canada. *Est. and Coast. Mar. Sci.* 8: 23-36.
- Rathbun, M. J., 1925. The spider crabs of America. *U. S. Nat. Mus. Bull.* 129: 310-365.
- Raz-Guzman, A., A. J. Sánchez, L. A. Soto y F. Alvarez, 1986. Catálogo ilustrado de los cangrejos braquiuros y anomuros de la Laguna de Términos, Campeche (Crustacea: Brachyura: Anomura). *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Auton. México. Ser. Zool.* 57(2): 343-383.
- Raz-Guzman, A. y G. de la Lanza, 1991. Variation in the  $\delta^{13}\text{C}$  of submerged vegetation with references to photosynthetic carbon fixation pathways, and sources, distribution and stable carbon isotope ratios of sedimentary organic matter and detritus in Términos Lagoon, Campeche, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Auton. México. Ser. Bot.* 62(1): 39-63.
- Raz-Guzman, A. y G. de la Lanza, 1993.  $\delta^{13}\text{C}$  del zooplancton, crustáceos decápodos y anfípodos de Laguna de Términos, Campeche (México), con referencias a fuentes de alimentación y posición trófica. *Cienc. Mar.* 19(2): 245-264.
- Raz-Guzman, A. y A. J. Sánchez, 1992a. Registros adicionales de cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura) de Laguna de Términos, Campeche. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Auton. México., Ser. Zool.* 63(1): 29-45.
- Raz-Guzman, A. y A. J. Sánchez, 1992b. Registros adicionales de cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura) del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Auton. México., Ser. Zool.* 63(2): 273-277.
- Renfro, W. C., 1962. Small beam net for sampling postlarval shrimp. In: Galveston Biological Laboratory, June 3, 1962. *U. S. Fisheries and Wildlife Service Circular* 161: 86-87.
- Reynolds, W. W. y M. E. Casterlin, 1979. Diel activity of the pink shrimp *Penaeus duorarum*. *Hydrobiologia* 66(3): 223-226.

- Rodríguez, B., 1991. Taxonomía y distribución de tres familias de cangrejos oxistomatos (Dorippidae, Calappidae, Leucosiidae) de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. 57 p.
- Román-Contreras, R., 1986a. Análisis de la población de *Callinectes* spp (Decapoda: Portunidae) en el sector occidental de Laguna de Términos, Campeche, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 13(1): 315-323.
- Román-Contreras, R., 1986b. Comportamiento nictimeral de crustáceos decápodos en la Boca de Estero Pargo, Laguna de Términos, Campeche, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 13(2): 149-159.
- Román-Contreras, R., 1988. Características ecológicas de los crustáceos decápodos de la Laguna de Términos, cap. 17: 305-322. In: Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day, Jr. (eds.). Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México: La región de la Laguna de Términos. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Univ. Nal. Autón. Méx. Coast. Ecol. Inst. L.S. V. Editorial Universitaria. México. 518 p.
- Rosas, C., E. Lázaro-Chávez y F. Bückle-Ramírez, 1994. Feeding habits and food niche segregation of *Callinectes sapidus*, *C. rathbunae* y *C. similis* in a subtropical coastal lagoon of the Gulf of Mexico. *Jour. Crust. Biol.* 14(2): 371-382.
- Rothlisberg, P. C., 1982. Vertical migration and its effects on dispersal of penaeid shrimp larvae in the Gulf of Carpentaria, Australia. *Fish. Bull.* 80(3): 541-554.
- Rozas, L. P. y W. E. Odum, 1987. Use of tidal freshwater marshes by fishes and macrofaunal crustaceans along a marsh stream-order gradient. *Estuaries* 10(1): 36-43.
- Ryer, C. H., 1987. Temporal patterns of feeding by blue crabs (*Callinectes sapidus*) in a tidal marsh-creek and adjacent seagrass meadow in the lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 10(2): 136-140.
- Sánchez, A. J., 1993. Selectividad y valor del habitat de los estadios inmaduros del camarón rosado *Penaeus (F.) duorarum* (Crustacea: Decapoda) en la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Doctorado. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Univ. Nal. Autón. Méx. 82 p.
- Sánchez, A. J., 1994. Feedings habits of *Lutjanus apodus* (Osteichthyes: Lutjanidae) in Laguna de Términos, Southwest Gulf of Mexico. *Rev. Invest. Mar.* 15(2): 125-134.
- Sánchez, A. J. y L. A. Soto, 1982. Comportamiento anual de las postlarvas epibénticas de camarones penecidos en el sector oriental de la Laguna de Términos. Congreso Nacional de Zoología, Mazatlán, Sinaloa, México. Diciembre, 1982.
- Sánchez, A. J. y L. A. Soto, 1987. Camarones de la superfamilia Penaeoidea (Rafinesque, 1815) distribuidos en la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 14(2): 157-180.
- Sánchez, A. J. y 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 and ASLO Symposium,



"Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process". Cork, Ireland, April, 1992.

Sánchez, A. J. y A. Raz-Guzman, 1993a. Distributional patterns of brachyuran crabs in the four greatest lagoon systems in the southwestern Gulf of Mexico. 12<sup>th</sup> Biennial International Estuarine Research Federation Conference, Hilton Head Island, South Carolina. November, 1993.

Sánchez, A. J. y A. Raz-Guzman, 1993b. ¿Los patrones de distribución de los cangrejos braquiuros son similares en sistemas litorales con heterogeneidad física contrastante? XII Congreso Nacional de Zoología, Monterrey, Nuevo León, México. Diciembre, 1993.

Sánchez, A. J., A. Raz-Guzman y L. A. Soto, 1990. Patrones de distribución de braquiuros y anomuros en la Laguna de Términos, Campeche, México. Segundo Congreso de Ciencias del Mar, La Habana, Cuba. Junio, 1990.

Schmidtsdorf, P., 1993. Distribución espacio-temporal de la superfamilia Paguroidea en la Laguna de Términos, Campeche. XII Congreso Nacional de Zoología, Monterrey, Nuevo León, México. Diciembre, 1993.

Sokal, R. R. y F. J. Rohlf, 1969. Biometry, the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Co. San Francisco. 776 p.

Solis-Weiss, V. y S. Carreño-López, 1986. Estudio prospectivo de la macrofauna béntica asociada a las praderas de *Thalassia testudinum* en la Laguna de Términos, Campeche, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 13(3): 201-217.

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. y F. G. Lewis III, 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. y B. A. Buchanan, 1990. Ontogeny and overlap in the diets of four tropical *Callinectes* species. *Bull. Mar. Sci.* 46(1): 3-12.

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.

Tan, F. C. y P. M. Strain, 1979. Organic carbon isotope ratios in recent sediments in the Saint Lawrence Estuary and the Gulf of Saint Lawrence. *Est. and Coast. Mar. Sci.* 8: 213-225.

Van Engle, W. A., 1958. The blue crab and its fishery in Chesapeake Bay. Part I. Reproduction, early development, growth and migration. *Comm. Fish. Rev.* 20(6): 6-17.

van Montfrans, J., C. H. Ryer y R. J. Orth, 1991. Population dynamics of blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun in a lower Chesapeake Bay tidal marsh creek. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 153: 1-14.

Vargas-Maldonado, I. y A. Yañez-Arancibia, 1981. Ecología y estructura de la comunidad de peces de *Rhizophora mangle* y *Thalassia testudinum* de la Isla del Carmen, Laguna de Términos, Campeche, sur del Golfo de México. *An.*

*Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 8(1): 241-267.

Vargas-Maldonado, I. y A. Yáñez-Arancibia, 1987. Estructura de las comunidades de peces en sistemas de pastos marinos (*Thalassia testudinum*) de la Laguna de Términos, Campeche, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 14(2): 241-267.

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: Durako, M. J., R. C. Phillips y R. R. Lewis (eds.). Proceedings of the Symposium on Subtropical-tropical Seagrasses of the Southeastern United States. *Fla. Mar. Res. Publ.* 42: 209 p.

Virnstein, R. W., 1990. The large spatial and temporal biological variability of the Indian River Lagoon. *Fla. Sci.* 53: 249-256.

Virnstein, R. W., P. S. Mikkelsen, K. D. Cairns y M. A. Capone, 1983. Seagrass beds versus sand bottoms: The trophic importance of their associated benthic invertebrates. *Fla. Sci.* 46: 363-381.

Waterman, T. H., 1961. The Physiology of Crustacea. Vol II. Academic Press. New York. 681 p.

Weinstein, M. P. y K. L. Heck, Jr., 1979. Ichthyofauna of seagrass meadows along the caribbean coast of Panama and in the Gulf of Mexico: Composition, structure and community. *Mar. Biol.* 50: 97-107.

West, D. L. y A. J. Williams, 1986. Predation by *Callinectes sapidus* (Rathbun) within *Spartina alterniflora* (Loisel) marshes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 100: 75-95.

Williams, A. B., 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern U. S. Maine to Florida. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. 550 p.

Williams, A. H., L. D. Coen y M. S. Stoeling, 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 y K. L. Heck, Jr., 1990. Predation rates on juvenile blue crabs in estuarine nursery habitats: Evidence for the importance of macroalgae (*Ulva lactuca*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58: 243-251.

Wolfe, D. A., M. A. Champ, D. A. Flemer y A. J. Mearns, 1987. Long-term biological data sets: Their role en research, monitoring and management of estuarine and coastal marine systems. *Estuaries* 10: 181-193.

Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day, Jr., 1982. Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the southern Gulf of Mexico: 431-440. In: Lasserre, P. y H. Postma (eds.). *Coast. Lag. Oceanol. Acta, Vol. Spec. 5(4):*462 p.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Chavance y D. Flores-Hernández, 1983. Environmental behavior of Términos Lagoon Ecological System Campeche. *An. Inst. Cienc. del Mar y*

*Limnol. Univ. Nat. Autón. Méx.* 10(1): 137-177.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil y H. Álvarez-Guillén, 1988. Evaluación ecológica de las comunidades de peces en la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche, cap. 18: 323-356. In: Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day, Jr. (eds.). Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México: La región de la Laguna de Términos. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Univ. Nat. Autón. Méx. Coast. Ecol. Inst. L. S. V. Editorial Universitaria. México. 518 p.

Zar, J. H., 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Inc. New Jersey. 620 p.

Zimmerman, R. J. y 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, D. L. Smith y 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.