



03085
L
BIBLIOTECA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA

COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES

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

**CARACTERIZACIÓN TRÓFICA DE LOS COMPONENTES
DOMINANTES DE LAS COMUNIDADES BENTÓNICAS
EN LAGUNA DE TÉRMINOS, CAMPECHE Y EN LA
PLATAFORMA CONTINENTAL ADYACENTE**

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR
*(Oceanografía Biológica y
pesquera)*

MARIA LUISA ANDREA RAZ-GUZMAN MACBETH

MEXICO, D. F.

1995

FALLA DE ORIGEN

EN SU TOTALIDAD

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dedico este trabajo de tesis doctoral a mis padres
Fiona Macbeth Gage y Emilio Raz-Guzman Cordero
en profundo agradecimiento
por la formación que me brindaron a lo largo de muchos años
sin la cual no tendría punto de partida.

AGRADECIMIENTOS

Manifiesto mi agradecimiento a las siguientes personas e instituciones por el apoyo brindado durante el transcurso de la elaboración de este proyecto de investigación:

- por los conocimientos compartidos durante la Maestría y el Doctorado en Ciencias del Mar y la dirección de esta tesis doctoral a mi tutor académico, Dr. Luis A. Soto González,
- por el apoyo y asesoría constantes, las discusiones estimulantes y su amistad a la Dra. Guadalupe de la Lanza Espino,
- por la asesoría y revisión del manuscrito al jurado de examen doctoral, Dr. Luis A. Soto González del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Dra. Guadalupe de la Lanza Espino del Instituto de Biología, Dra. María Luisa Machain Castillo, Dr. Artemio Gallegos García, Dr. Steven Czitrom Baus y Dr. Alfonso Vázquez Botello del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología y Dr. Carlos Rosas Vázquez de la Facultad de Ciencias,
- por el apoyo en campo, la asesoría y revisión del manuscrito, las discusiones académicas a lo largo de la Maestría y el Doctorado y su amistad al Dr. Alberto J. Sánchez Martínez,
- por la identificación de los anfipodos a la Biol. Mauricia Borja Espejel, de los tanaidáceos a la Biol. Norma Fernández Buces y de Prionotus scitulus a la Biol. Leticia Huidobro Campos,
- por los análisis multivariados al Biol. Esteban Cruz Alba,
- por las ideas compartidas y las discusiones enriquecedoras al Oceanol. Raymundo Lecuanda Canacho,
- por la colaboración en la elaboración de la figura 1 a la Geog. Olivia Salmerón García, al Ing. Agustín Fernández Eguiarte y a la Biol. Mauricia Borja Espejel,
- por el apoyo en campo y laboratorio a Alberto J. Sánchez, Alejandro de la Torre, Sergio Domínguez y Esteban Cruz,
- por las discusiones académicas y su amistad a los integrantes del Laboratorio de Ecología del Bentos, Patricia Schmidtsdorf, Pilar Peralta, Rosa Florido, Everardo Barba, Mauricia Borja, Carmen Hernández, Isabel Quintana, Claudia Moreno, Gabriela Licona, Noemi Canales, Onia Castañeda, Georgina Ramírez y Angeles Alvarez,
- por el apoyo brindado al Laboratorio de Ecología del Bentos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM en Ciudad Universitaria y a la Estación El Carmen del ICMYL en Ciudad del Carmen, Campeche, en especial al M. en C. Francisco Vera Herrera y al CP Armando Ortega Manriquez, jefe y administrador de la Estación respectivamente, y por el apoyo en campo al Lic. Andrés Reda Deara,
- por los análisis isotópicos al Laboratorio de Espectrometría de Masas del Instituto de Física, UNAM,
- por el apoyo económico al Programa de Apoyo a las Divisiones de Estudios de Posgrado (PADEP), claves DCCH9003 y DCCH9248.

FALLA DE ORIGEN

INDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCION	3
METODOS UTILIZADOS EN LOS ESTUDIOS TROFICOS	4
Desarrollo de los estudios tróficos	6
Observación directa y análisis del contenido estomacal	6
Trazamiento del flujo de energía y de carbono	6
Análisis isotópico de los componentes comunitarios .	7
Definición del nivel trófico de los consumidores en función del nivel trófico de cada elemento de la dieta	8
ANTECEDENTES	8
OBJETIVO	9
OBJETIVOS PARTICULARES	10
AREA DE ESTUDIO	10
I. LAGUNA DE TERMINOS	10
II. SONDA DE CAMPECHE	12
MATERIAL Y METODO	13
ACTIVIDADES EN CAMPO	13
I. LAGUNA DE TERMINOS	13
II. SONDA DE CAMPECHE	14
ACTIVIDADES EN LABORATORIO	15
Análisis de la información isotópica	16
RESULTADOS	17
I. LAGUNA DE TERMINOS	17
Variación espacial y temporal	17
Variación espacial y temporal de los componentes comunitarios dominantes	17
Atasta	19
Balchacah	22
El Cayo	25
Sabancuy	29
Comparación espacial de los componentes comunitarios dominantes de las cuatro localidades estuarinas	32
Categorías tróficas	32

FALLA DE ORIGEN

II. SONDA DE CAMPECHE	33
Variación espacial y temporal	33
Variación espacial de los componentes comunitarios analizados	33
Zona A	34
Zona B	35
Comparación espacial de los componentes comunitarios analizados de las zonas A y B	35
Categorías tróficas	36
Comparación de las cuatro localidades estuarinas y las dos zonas marinas	36
DISCUSION	37
I. LAGUNA DE TERMINOS	37
Variación ambiental espacial	37
Variación ambiental temporal	38
Hipótesis #1	39
Variación espacial de los componentes comunitarios dominantes	42
Atasta	42
Balchacah	43
El Cayo	44
Sabancuy	44
Integración de la comparación espacial	45
Variación temporal de los componentes comunitarios dominantes	46
II. SONDA DE CAMPECHE	47
Variación espacial y temporal	47
Comparación espacial de los componentes comunitarios analizados de las zonas A y B	48
Comparación de las cuatro localidades estuarinas y las dos marinas	50
Hipótesis #2	51
CONCLUSIONES	53
LITERATURA CITADA	55
ANEXOS	63

FALLA DE ORIGEN

RESUMEN

La Laguna de Términos y la Sonda de Campeche son dos sistemas que han sido motivo de numerosos estudios, incluyendo la caracterización isotópica de algunos componentes comunitarios. A partir de dichos estudios se plantearon las hipótesis: 1) la estructura física de una localidad determina el número de niveles tróficos y la riqueza específica de la comunidad y 2) la Laguna de Términos exporta materia orgánica a la Sonda de Campeche. Se analizó el $\delta^{13}\text{C}$ de los componentes comunitarios dominantes de localidades ambientalmente contrastantes en ambos sistemas y la información se presenta sobre diagramas de $\delta^{13}\text{C}$ vs nivel trófico. La variación temporal del $\delta^{13}\text{C}$ no se registró en ninguna localidad. En contraste, la variación espacial fué marcada, en particular con respecto a los registros de la fauna estuarina con los más ligeros al oeste y sur de la laguna (-25.6 a -15.3 %) y los aportes de materia orgánica terrígena enriquecida en ^{13}C , y los más pesados al norte y noreste de la laguna (-20.2 a -7.9 %) en donde la salinidad es alta (22 a 42 %), la materia orgánica se encuentra enriquecida en ^{13}C y el sedimento es carbonatado (28 a 76 %). El número de niveles tróficos fué de tres a cuatro en todas las comunidades, a pesar de lo cual se registró una relación directa entre la riqueza específica y la complejidad ambiental, con las menores en Atasta (66 especies) y las mayores en El Cayo (107 especies). Los registros isotópicos de la fauna marina (-19.2 a -13.9 %) también son ricos en ^{13}C como resultado del $\delta^{13}\text{C}$ del fitoplancton (-21 %) y del efecto que tienen los carbonatos en el sedimento sobre el $\delta^{13}\text{C}$ de las comunidades. Los dos sistemas estudiados se diferenciaron por el intervalo de $\delta^{13}\text{C}$, siendo éste más amplio en las comunidades estuarinas (-28.8 a -7.9 %) que en las marinas (-20.6 a -13.9 %) como resultado del número mayor de especies de productores primarios de diferente composición isotópica en las primeras. Considerando la información isotópica obtenida en esta investigación, la Laguna de Términos no exporta materia orgánica a la Sonda de Campeche dado que la corriente litoral acarrea el agua que sale de la laguna hacia el oeste a lo largo de la costa de Tabasco y que la composición isotópica de la fauna marina es cercana a la del plancton.

ABSTRACT

Laguna de Términos and the Sonda de Campeche are two systems that have been the object of numerous studies, including the isotopic characterisation of some community components. From these studies, the following hypotheses were established: 1) the physical structure of a locality determines the number of trophic levels and the species richness of the community and 2) Laguna de Términos exports organic matter to the Sonda de Campeche. The $\delta^{13}\text{C}$ of the dominant community components of environmentally contrasting localities in both systems was analysed and the information is presented on $\delta^{13}\text{C}$ vs trophic level diagrams. No temporal variation in the $\delta^{13}\text{C}$ was registered in any locality. In contrast, the spatial variation was marked, particularly with respect to the values of the estuarine fauna with the lighter values to the west and south of the lagoon (-25.6 to -15.3 ‰) which is characterised by low salinity (7 to 25 ‰) and contributions of terrestrial organic matter rich in ^{12}C , and the heavier values to the north and northeast of the lagoon (-20.2 to -7.9 ‰) where salinity is high (22 to 42 ‰), organic matter is rich in ^{13}C and sediment has a high content of carbonate (28 to 76 %). The number of trophic levels was three to four in all communities, in spite of which a direct relationship was registered between species richness and environmental complexity, with the lowest in Atasta (66 species) and the greatest in El Cayo (107 species). The isotopic values of the marine fauna (-19.2 to -13.9 ‰) are also rich in ^{13}C as a result of the $\delta^{13}\text{C}$ of phytoplankton (-21 ‰) and the effect of the carbonates in the sediment on the $\delta^{13}\text{C}$ of the communities. The two systems differed in the range of $\delta^{13}\text{C}$, with that of the estuarine communities wider (-28.8 to -7.9 ‰) than that of the marine communities (-20.6 to -13.9 ‰) as a result of the greater number of species of primary producers of different isotopic composition in the first. Considering the isotopic information obtained in this research, Laguna de Términos does not export organic matter to the Sonda de Campeche as the littoral current carries the water that leaves the lagoon towards the west along the coast of Tabasco and the isotopic composition of the marine fauna is close to that of phytoplankton.

INTRODUCCION

Las comunidades de los sistemas estuarinos tropicales y subtropicales tienden a ser estables, complejas y resistentes ante perturbaciones y, en consecuencia, poco resilientes una vez perturbadas y por lo tanto, frágiles (Regon et al., 1987). Su distribución es regulada por los factores que controlan su estructura, entre los que se encuentran los físicos, químicos y geológicos (temperatura, salinidad y sustrato), y las interacciones y procesos biológicos.

Entre estos factores, la temperatura del agua afecta los patrones estacionales de reclutamiento y la presencia de depredadores (Gilmore et al., 1978 *vide in* Virnstein, 1987). El amplio intervalo de salinidad favorece el establecimiento de comunidades de macrofauna bentónica (Young et al., 1976) y de pastos marinos (Livingston, 1984) con una alta diversidad y densidad. La textura del sedimento es particularmente importante para la infauna ya que determina la presencia de una comunidad diversa y densa (Thomas, 1974 *vide in* Virnstein, 1987). El aporte estacional de materia orgánica sedimentaria es también importante (Bloom, 1983 *vide in* Virnstein, 1987). Como componente del sustrato, la vegetación acuática es de particular importancia con respecto a la abundancia, riqueza específica, densidad y diversidad faunística (Heck y Wetstone, 1977; Heck y Orth, 1980; Stoner, 1980, 1983; Homziak et al., 1982; Lewis y Stoner, 1983; Orth et al., 1984; Summerson y Peterson, 1984; Stoner y Lewis, 1985; Dean y Connell, 1987) como respuesta al incremento en densidad, biomasa y morfología foliar de la vegetación acuática.

Las comunidades bentónicas que se establecen en las praderas de pastos marinos de los sistemas litorales han sido estudiadas desde varios puntos de vista. Entre éstos se encuentran (1) los descriptivos y sistemáticos cuya efectividad varía en función de las artes de pesca utilizadas, (2) los que relacionan los factores físicos y biológicos con la composición específica de la comunidad en un contexto ecológico y (3) los que seleccionan una característica del sistema en particular.

Entre estos últimos, un método de utilización actual en el estudio de la estructura trófica de las comunidades estuarinas y marinas es el análisis de la composición isotópica basada en el $\delta^{13}\text{C}$ (delta de carbono trece o proporción $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) de los componentes bióticos y abióticos de los sistemas. El $\delta^{13}\text{C}$ representa la composición química con respecto al contenido de los isótopos estables del carbono de la materia orgánica sedimentaria y de la materia orgánica vegetal y animal.

El $\delta^{13}\text{C}$ ha sido utilizado en estudios de praderas de pastos marinos con el objeto de identificar las fuentes de materia orgánica y los productores primarios que juegan un papel importante en la sustentación de la producción secundaria (Parker, 1964; Fry y Parker, 1979; McConnaughey y McRoy, 1979;

Fry et al., 1982). En particular, cuando las redes tróficas se basan en detrito vegetal de tamaño pequeño, la determinación del $\delta^{13}\text{C}$ permite la identificación química de la señal isotópica presente en el tejido vegetal (Fry et al., 1983).

El $\delta^{13}\text{C}$ también es útil en la determinación de la dieta de los consumidores de las redes tróficas, así como del flujo del carbono desde los productores primarios hasta el último nivel trófico (DeNiro y Epstein, 1978; Fry et al., 1982; Fry et al., 1983; Thayer et al., 1983). El grado de enriquecimiento en ^{13}C de la fauna de sistemas estuarinos y marinos con respecto a los productores primarios juega el papel de indicador de nivel trófico, dado que el $\delta^{13}\text{C}$ aumenta entre 0.5 y 1.5 % de un nivel trófico a otro desde los niveles inferiores hasta los superiores (DeNiro y Epstein, 1978). Dicho aumento es el resultado de la pérdida preferencial de $^{12}\text{CO}_2$ en la respiración y de ^{13}C en la asimilación y excreción, junto con la discriminación metabólica del ^{13}C el cual, en consecuencia, se acumula en el tejido muscular de los consumidores. El análisis isotópico del contenido del tubo digestivo de los camarones ha indicado que se encuentra una menor proporción de ^{13}C en la sección media y las heces fecales que en la sección anterior del tubo digestivo, y la diferencia entre la parte anterior y las heces fecales ha proporcionado al $\delta^{13}\text{C}$ del material asimilado un valor de +1.3 %, con respecto al alimento ingerido (Fry et al., 1984).

La interpretación correcta de los valores isotópicos, así como el establecimiento de las rutas del flujo del carbono a través de las redes tróficas, requiere de conocimiento sobre los hábitos alimentarios de cada especie. Los valores isotópicos de la fauna deben ser considerados como promedios progresivos del $\delta^{13}\text{C}$ dietético modificados en alguna medida por el metabolismo del consumidor (McConnaughey y McRoy, 1979).

El planteamiento de los estudios arriba mencionados se basa en dos suposiciones: 1) que los productores primarios difieren en su composición isotópica (Smith y Epstein, 1971; Fry et al., 1977; Fry y Parker, 1979; McConnaughey y McRoy, 1979; Fry y Sherr, 1984) y 2) que los consumidores reflejan cercanamente la composición isotópica de sus dietas (DeNiro y Epstein, 1978).

MÉTODOS UTILIZADOS EN LOS ESTUDIOS TRÓFICOS

Las redes tróficas en los sistemas estuarinos dependen de las entradas de energía, entre las cuales se encuentran la luz (para la fotosíntesis), las fuentes externas (fluviales, oceánicas y subterráneas), los aportes antropogénicos (hidrocarburos y desechos urbanos, agrícolas e industriales) y los aportes autóctonos (a partir de exudados, lixiviados y productos de la excreción y degradación de organismos muertos). Las principales salidas de energía son el consumo heterotrófico, la sedimentación y la exportación hacia el mar (Kennish, 1986).

FALLA DE ORIGEN

Como resultado de los aportes de energía, los sistemas estuarinos son ricos en fuentes de alimentación para los consumidores primarios. Existen dos redes tróficas características, tanto en los ambientes templados como tropicales: (1) las redes forrajeadoras en donde el fitoplancton o la vegetación son consumidos por herbívoros forrajeadores y éstos por carnívoros y (2) las redes detritívoras en donde la vegetación produce detrito que es colonizado por microorganismos degradadores, y posteriormente es consumido por detritívoros y éstos por carnívoros.

En los estuarios, el fitoplancton es menos importante que el detrito como resultado de la turbidez característica de estos sistemas (McLusky, 1989). La mayor parte del detrito proviene de pastos, macroalgas y mangles, y se encuentra disponible durante todo el año. Su importancia reside en que relaciona la producción primaria con la secundaria ya que el flujo principal de energía entre autótrofos y heterótrofos en los estuarios se da a través de la cadena trófica detritívora (Odum y de la Cruz, 1967). El detrito se caracteriza por una proporción C/N baja como resultado de la comunidad rica en microorganismos degradadores (bacterias, zooflagelados, ciliados, diatomeas, algas unicelulares, nemátodos, rotíferos, actinomicetos) que constituye una fuente de alimentación significativa para los detritívoros (Fenchel, 1970).

El estudio de la organización de las comunidades requiere conocer las especies componentes y los procesos que las unen (competencia, depredación y simbiosis). Los sistemas estuarinos tropicales se caracterizan por una riqueza específica elevada y comunidades complejas, por lo que las especies se agrupan en categorías en función de sus hábitos alimentarios (detritívoros, herbívoros, carnívoros, omnívoros) para determinar la forma en que las relaciones de alimentación entre categorías afectan la organización de las comunidades.

Elton (1927) fue uno de los primeros investigadores en utilizar el concepto de la cadena alimentaria en la ecología. Definió la cadena alimentaria como la transferencia de energía del alimento desde su fuente en las plantas a través de los herbívoros hasta los carnívoros, y planteó que la longitud de las cadenas alimentarias se limita a cuatro o cinco eslabones y que éstos no se encuentran como unidades aisladas sino unidos formando redes tróficas.

Dentro de las redes tróficas, la alta producción primaria mantiene una alta producción secundaria representada por los consumidores primarios, los cuales mantienen a su vez a los consumidores secundarios y terciarios. Muchos de estos últimos visitan los estuarios con fines de alimentación (McLusky, 1989).

La mayor parte de los consumidores primarios son bentónicos, filtradores y alimentadores de depósitos. Entre éstos se encuentran los organismos detritívoros de la meiofauna (nemátodos, copépodos harpacticoides, turbelaridos, quinorhincos,

gastrotrícos, tardigrados, anélidos, arquiannelidos, celenterados, hidroides carnívoros, oligoquetos, poliquetos, ostracodos) que tienen una proporción Producción/Biomasa alta y representan 1/3 de la producción total de los consumidores primarios. Entre los organismos de la meiofauna se encuentran los anfípodos con una P/B alta y los bivalvos y gasterópodos con una P/B baja. Las especies con una P/B alta son importantes para los consumidores del siguiente nivel trófico. Las bacterias, microfauna, meiofauna y macrofauna pequeña constituyen la llamada "trama trófica pequeña" con una P/B alta, un alto consumo de materia orgánica, un ciclo de vida corto y una estructura trófica compleja. Los consumidores secundarios incluyen a los camarones, cangrejos, peces y aves que en su mayoría se alimentan de los consumidores primarios, aunque algunos también consumen productores primarios, y los consumidores terciarios se alimentan de los consumidores secundarios (McLusky, 1989). Los grandes depredadores como el tiburón y el hombre representan un último nivel trófico de consumidores tope.

Desarrollo de los estudios tróficos.

El estudio de la estructura trófica de las comunidades estuarinas y marinas ha evolucionado desde la observación directa, el análisis del contenido estomacal y el trazamiento del flujo de energía y de carbono, hasta el análisis de la composición isotópica de los componentes comunitarios y la definición del nivel trófico de los consumidores en función del nivel trófico de cada elemento de la dieta.

La representación de la estructura trófica más sencilla fue la de Lindemann (1942), después de lo cual se elaboraron estructuras más complejas entre las que se pueden citar las de Teal (1962), Milne y Dunnet (1972), Odum y Heald (1972), Ankar y Elmgren (1976), Head (1976), Warwick et al. (1979) y McLusky (1989).

Observación directa y análisis del contenido estomacal.

Los primeros estudios sobre los hábitos alimentarios de los consumidores se basaron en la observación directa y el análisis del contenido estomacal de los consumidores. Este último incluye tres métodos: el numérico, el volumétrico y el gravimétrico, y tiene varias limitaciones entre las que se encuentran: (1) el grado de digestión del alimento y la dificultad de su identificación, (2) la hora de colecta con respecto a la hora de alimentación (estómagos vacíos), (3) el sexo del organismo, (4) la época del año, (5) la disponibilidad del alimento mismo, (6) la digestión después de la captura y (7) la posibilidad de que el alimento sea regurgitado (Windell y Bowen, 1978). Por otra parte, dicho análisis no proporciona información sobre las fuentes originales del carbono vegetal en la base de las redes tróficas.

Trazamiento del flujo de energía y de carbono.

Dado que el contenido estomacal no refleja la dieta del consumidor con precisión, se le dió mayor importancia a la evaluación de la proporción proteína digerible-energía digerible

en la dieta. Para lo anterior, se complementó el análisis taxonómico con el análisis químico, el cual incluía la determinación de: (1) las características químicas de la dieta y (2) el grado de asimilación de la misma, a partir de lo cual se calculaba el aporte de la dieta al consumidor como Joules o miligramos de proteína por gramo de alimento ingerido. De esta forma, Teal (1962) determinó el flujo de energía entre presas y depredadores a lo largo de la cadena trófica en las marismas de Georgia.

Análisis isotópico de los componentes comunitarios.

Las técnicas basadas en los isótopos estables ocupan asimismo un lugar entre los análisis químicos y han sido exitosamente aplicadas al estudio de los ecosistemas estuarinos y marinos. La espectrometría de masas determina la composición isotópica de los componentes comunitarios y permite efectuar evaluaciones rápidas del movimiento de la materia orgánica desde los niveles individual y poblacional hasta los niveles de comunidad y sistema. Unas cuantas medidas de la composición isotópica de nutrientes disueltos, vegetación acuática y fauna establecen un perfil químico de la estructura de una red trófica (Fry y Sherr, 1984). Asimismo, la determinación de la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria, vegetación y fauna a lo largo de transectos permite definir gradientes y fronteras de procesos y ciclos biogeoquímicos que no son aparentes de otra forma (Peterson y Fry, 1987).

Entre las proporciones isotópicas más utilizadas se encuentran las del carbono, nitrógeno y azufre: (1) el $\delta^{13}\text{C}$ define las fuentes de la materia orgánica en la base de las redes tróficas, los mecanismos fotosintéticos de la vegetación y el flujo del carbono a lo largo de las redes tróficas (Fry y Sherr, 1984; Raz-Guzman y de la Lanza, 1991, 1993), (2) el $\delta^{15}\text{N}$ define la relación entre los componentes comunitarios e indica el nivel trófico de cada uno y el (3) el $\delta^{34}\text{S}$ se utiliza en estudios tróficos de ambientes con un alto contenido de azufre, en donde éste juega un papel importante en el metabolismo del sistema (Fry y Sherr, 1984).

El planteamiento teórico del análisis trófico basado en la composición isotópica de los componentes comunitarios descansa sobre dos supuestos: (1) la composición isotópica de cada especie vegetal se encuentra dentro de un intervalo de valores determinado por el mecanismo fotosintético utilizado, ya sea Ciclo de Calvin (C_3), Ciclo de Hatch-Slack (C_4) o metabolismo de ácido crasuláceo (CAM) (Smith y Epstein, 1971; Beer y Waisel, 1979) y (2) existe un patrón regular y consistente de enriquecimiento isotópico al aumentar el nivel trófico, ya que los animales tienen valores isotópicos más positivos que las plantas y los depredadores son más positivos que los herbívoros (DeNiro y Epstein, 1978; Rodelli *et al.*, 1984). En cuanto a la flora, las plantas tienen una composición isotópica más ligera cuando son C_3 , más pesada cuando son C_4 y variable cuando son

CAM, mientras que en la fauna el $\delta^{13}\text{C}$ aumenta entre 1.5 ‰ en los niveles tróficos inferiores y 0.5 ‰ en los superiores en función de la discriminación isotópica que se lleva a cabo en el metabolismo de la alimentación. Asimismo, el análisis isotópico permite diferenciar a los herbívoros forrageadores de los detritívoros y corroborar las observaciones efectuadas anteriormente sobre la historia natural de las especies (Krebs, 1978).

Las bondades de este método incluyen su constancia como trazador químico, su característica como variable cualitativa, su versatilidad en cuanto a su aplicación en disciplinas y áreas de estudio diferentes (desde la hidrología subterránea y la ecología estuarina hasta la antropología), la relativa facilidad para el manejo de las muestras y, en particular, su empleo en estudios comunitarios de naturaleza trófica.

En contraste, el método presenta algunos problemas con respecto a la determinación del origen de la materia orgánica considerando que los sistemas estuarinos frecuentemente reciben los aportes de más de dos fuentes de carbono orgánico. En este caso se emplean técnicas complementarias que incluyen las proporciones C:H y C:N, y el δD , el $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{34}\text{S}$.

Definición del nivel trófico de los consumidores en función del nivel trófico de cada elemento de la dieta.

Por último, la información registrada en la literatura sobre los hábitos alimentarios de los consumidores se evalúa de acuerdo con un método de puntaje por el que se asigna a cada elemento de la dieta un valor de acuerdo con su importancia relativa en el contenido estomacal y un nivel trófico. La suma de los valores de nivel trófico de todos los elementos de la dieta proporciona el nivel trófico promedio del alimento del consumidor, y éste +1 indica el nivel trófico del consumidor. El puntaje básico es de 1 para las algas, 2 para los herbívoros y 3, 4 y 5 para los carnívoros primarios, secundarios y terciarios respectivamente. Dado que la mayoría de los animales estuarinos y marinos se alimentan de dietas mixtas, su nivel trófico no se representa con números enteros, sino con fracciones (Jiming, 1982).

ANTECEDENTES

La Laguna de Términos y la Sonda de Campeche constituyen un sistema particularmente importante para el país, desde varios puntos de vista incluyendo el biológico, ecológico, económico, comercial y turístico.

La Laguna de Términos ocupa el segundo lugar en extensión entre los sistemas estuarinos del SW del Golfo de México, y juega un papel primordial como área de crianza de las fases larvarias y juveniles de especies de crustáceos y peces de valor comercial, así como habitat para muchas especies sin valor comercial pero importantes como componentes comunitarios.

FALLA DE ORIGEN

La Sonda de Campeche es particularmente importante como resultado de las actividades pesqueras y petroleras que sostiene. Con respecto a las primeras, el estado de Campeche proporcionó en 1992 el 7 % del volumen total de la producción pesquera nacional (en peso vivo) y el 14 % de la producción camaronesa nacional (en peso vivo) (Secretaría de Pesca, 1992) y con respecto a las segundas, la Sonda de Campeche sostiene la zona marina de mayor producción petrolera en México (con el 80 % de la producción nacional) (Botello et al., 1992).

Entre los estudios isotópicos efectuados en esta región se encuentran los de Raz-Guzman y de la Lanza (1991, 1993) sobre materia orgánica sedimentaria, detrito, vegetación y macrofauna bentónica y el de Botello y Macko (1982) sobre isotopía y contaminación en Laguna de Términos, y los de Soto et al. (1981) sobre sedimento y macrofauna bentónica en la Sonda de Campeche.

Otros estudios isotópicos de sistemas estuarinos y marinos incluyen aspectos sobre el flujo del carbono en las comunidades de flora y fauna que habitan ambientes tan diversos como las praderas de pastos marinos, los arrecifes coralinos (Fry et al., 1982), los manglares, la zona litoral (Rodelli et al., 1984) y la plataforma continental (McConnaughey y McRoy, 1979; Fry et al., 1983; Thayer et al., 1983; Fry y Sherr, 1984; Fry et al., 1984; Fry, 1988).

Considerando lo anteriormente expuesto, se plantean dos hipótesis independientes:

1) existe una relación directa entre la complejidad física del habitat y la complejidad trófica de las comunidades estuarinas, de manera que las localidades estructuralmente sencillas (sin vegetación acuática) se caracterizan por comunidades faunísticas con una riqueza específica baja y pocos niveles tróficos, mientras que las localidades complejas (con vegetación acuática) soportan comunidades faunísticas con un número mayor de especies y niveles tróficos.

2) el sistema estuarino de Laguna de Términos exporta materia orgánica a la Sonda de Campeche.

OBJETIVO

El propósito central de esta investigación es la caracterización de la estructura trófica de las comunidades bentónicas de cuatro localidades ambientalmente contrastantes de Laguna de Términos y de dos zonas de la Sonda de Campeche, en función de la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria, el detrito y las especies dominantes de la flora y fauna.

OBJETIVOS PARTICULARES

- 1.- Identificación de los componentes florísticos y faunísticos dominantes de cuatro localidades en Laguna de Términos y 14 en la Sonda de Campeche.
- 2.- Determinación de la composición isotópica ($\delta^{13}C$) de la materia orgánica sedimentaria, el detrito y la flora y fauna dominantes de cada localidad.
- 3.- Representación del nivel trófico, categoría trófica, grupo funcional y composición isotópica de cada componente comunitario en diagramas de $\delta^{13}C$ vs nivel trófico para cada localidad y época, e identificación de las fuentes de materia orgánica disponibles en la base de cada red trófica.
- 4.- Análisis de la variación espacial y temporal de la composición isotópica de los componentes dominantes de los ambientes estuarino y marino.
- 5.- Comparación de los ambientes estuarino y marino en función de la información isotópica.

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio comprende la Laguna de Términos, Campeche y la Sonda de Campeche.

I. LAGUNA DE TERMINOS

La Laguna de Términos, Campeche, se localiza entre los $91^{\circ}15'$ y $91^{\circ}51'$ W y los $18^{\circ}27'$ y $18^{\circ}50'$ N. Se encuentra separada del Golfo de México por la Isla del Carmen y se comunica con el mismo por la Boca de Puerto Real al noreste y por la Boca del Carmen al noroeste. Los ríos principales que desembocan a la laguna son el Palizada, el Chumpán y el Candelaria. El Río Palizada es un tributario del sistema Grijalva-Usumacinta, el cual drena suelos lateríticos y aporta detrito y materiales terrígenos de textura limo-arcillosa a la laguna a través de Laguna del Vapor y Laguna San Francisco. Hacia el este del Río Palizada los sedimentos son claros y las cuencas de los ríos Chumpán y Candelaria son predominantemente calcáreas (Cruz-Orozco, 1980) (Fig. 1).

El clima de la región es del tipo Am(w), tropical húmedo (García, 1964), con una época seca de febrero a mayo, una de lluvias de junio a septiembre y una de nortes de octubre a enero.

La vegetación circundante de la laguna incluye tular, selvas no perturbadas, acahual, pastizal, palmar y manglar, dominando en este último el mangle rojo Rhizophora mangle L. En la vegetación acuática predominan los pastos marinos Thalassia testudinum Banks ex König, Halodule wrightii Aschers. y Syringodium filiforme Kütz. Estos últimos se distribuyen en manchones a lo largo del margen interno de la Isla del Carmen y hacia el este y sur de la laguna en donde forman extensas praderas que desempeñan un papel

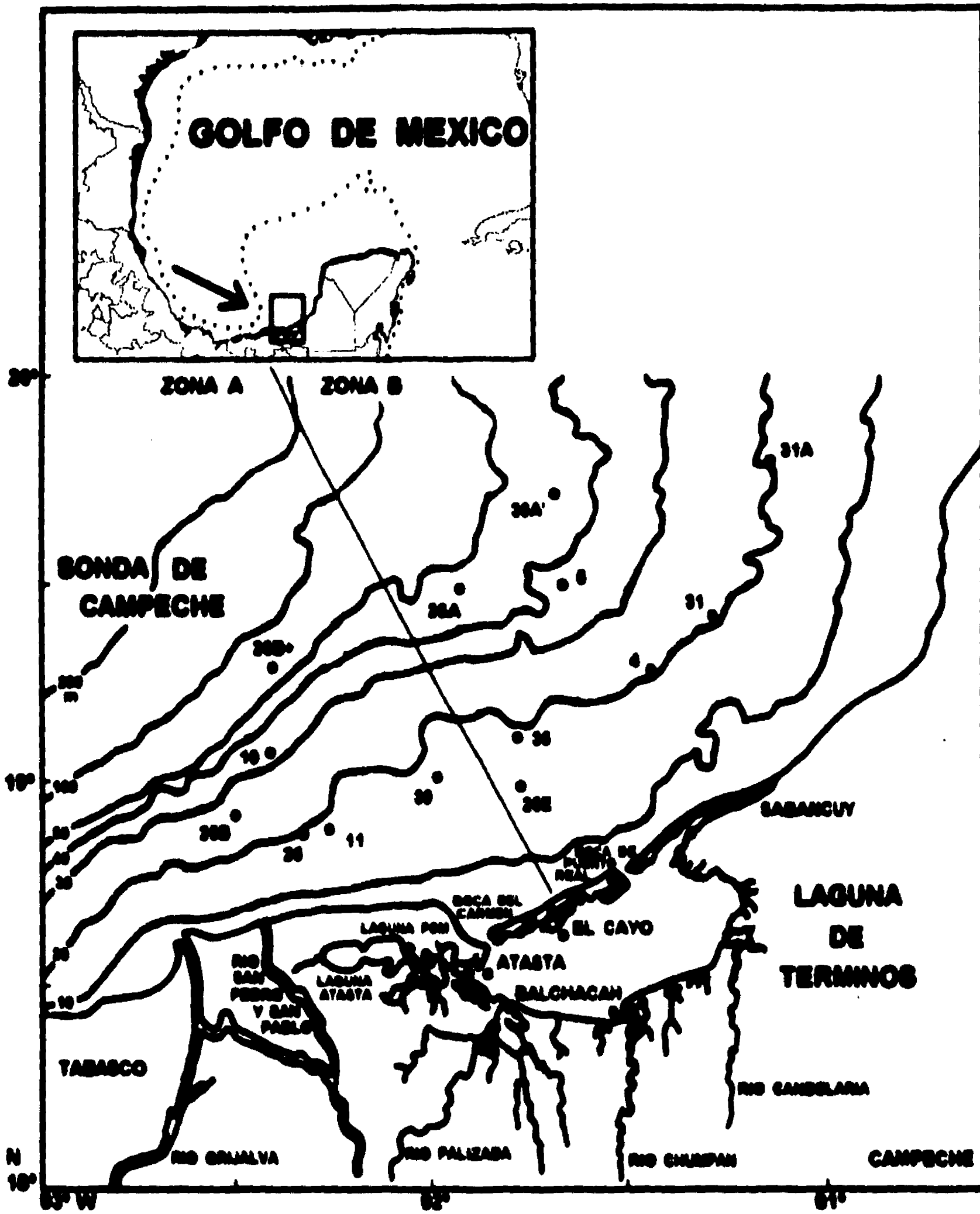


Figura 1. Laguna de Términos, Campeche y Sonda de Campeche. Las localidades de muestreo son Atasta, Balchacah, El Cayo y Sabancuy en la primera y las indicadas con números en la segunda.

FALLA DE ORIGEN

importante como áreas de crianza para las fases larvarias y juveniles de especies de crustáceos y peces de importancia comercial. Igualmente se encuentran algas rodofitas de los generos *Gracilaria*, *Hypnea* y *Acantophora* que predominan al centro, sur y suroeste del sistema, así como clorofitas del genero *Caulerpa* y feofitas del genero *Dictyota* (*Candelaria*, C., com. pers.).

La laguna ha sido caracterizada en función de la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria, el detrito, la vegetación acuática y circundante, y la carcinofauna (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991,1993) en dos grandes áreas:

1) la región norte-noreste que se caracteriza por una salinidad promedio de 30 ‰, praderas de *L. testudinum* y *H. wrightii*, y niveles de $\delta^{13}C$ de -12 a -19 ‰, y

2) la región sur-suroeste-oeste que se caracteriza por una salinidad promedio de 15.3 ‰, algas rodofitas y detrito, y niveles de $\delta^{13}C$ de -12.4 a -28.2 ‰.

Por otra parte, la laguna ha sido estudiada desde los puntos de vista hidrológico, geológico y biológico por Yáñez (1963), Phleger y Ayala-Castañares (1971), Yáñez-Correa (1971), Vázquez-Botello (1978), Caso (1979), Cruz-Orozco (1980), Mancilla-Peraza y Vargas-Flores (1980), Dressler (1981), García-Cubas (1981), Day et al. (1982), Yáñez-Arancibia y Day (1982), Raz-Guzman et al. (1986), Escobar y Soto (1989), Raz-Guzman y de la Lanza (1991,1993) y Raz-Guzman y Sánchez (1992a).

II. SONDA DE CAMPECHE

La Sonda de Campeche ha sido reconocida como una provincia geológica por Antoine (1972). El área se localiza entre los 91° y 92°30' W y los 18°40' y 20° N, y abarca desde la línea de playa hasta los 200 m de profundidad y desde la Facie de Plataforma Carbonatada al oriente hasta la Facie de Sedimentos Terrígenos al occidente (Campos-Castán, 1981). La facie carbonatada recibe una mínima influencia continental en contraste con la facie terrígena que recibe los aportes provenientes de los extensos sistemas estuarinos de Tabasco y Campeche. La dinámica de la zona responde a la corriente litoral que viaja predominantemente hacia el oeste y a los vientos del ESE en primavera y verano y del NNW y ENE en otoño e invierno (Yáñez-Correa, 1971; Fernández-Eguiarte et al., 1990a; Fernández-Eguiarte et al., 1990b; Garda, 1990) (Fig. 1).

La región ha sido dividida en tres zonas en función de las características ambientales, el patrón de distribución de las comunidades de peces demersales (Sánchez-Gil et al., 1981; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1983), la concentración de bacterias heterotróficas en el sedimento (Lizárraga-Partida et al., 1982) y la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria (Soto et al., 1981), así como en varias regiones sedimentológicas (Yáñez-Correa, 1971; Campos-Castán, 1981; Lecuanda y Ramos,

1985). La facie carbonatada al oriente se caracteriza por un $\delta^{13}C$ promedio de -19.8% , arena con $>75 \%$ de carbonatos y 1000 células por gramo de bacterias, la zona de transición presenta valores isotópicos típicamente marinos de -21.9 a -20.5% , y arena con $50-75 \%$ de carbonatos, y la facie terrígena al occidente se caracteriza por niveles de $\delta^{13}C$ de -23.2 a -22.4% , limo-arcilla con $25-50 \%$ de carbonatos y 10,000 células por gramo de bacterias.

Los estudios efectuados en la Sonda de Campeche han versado en su mayoría sobre aspectos hidrológicos, geológicos y biológico-pesqueros de naturaleza descriptiva y cuantitativa. Estos últimos se han enfocado principalmente al plancton (Garda, 1990), anélidos poliquetos (Miranda, 1993; Rodríguez, 1993; Granados, 1994), moluscos (Pérez-Rodríguez, 1980; García-Cubas, et al., 1987), crustáceos (Hernández-Aguilera y Sosa-Hernández, 1982; Sánchez y Soto, 1987; Vázquez, 1988; García-Montes et al., 1988; Cruz, 1991; Florido y Peralta, 1991; Rodríguez, 1991; Briseño, 1992) y peces (Sánchez-Gil et al., 1981; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986).

MATERIAL Y METODO

ACTIVIDADES EN CAMPO

I. LAGUNA DE TERMINOS

Las localidades de Laguna de Términos que se seleccionaron para la caracterización isotópica de los componentes comunitarios dominantes fueron Atasta, Boca de Balchacah, El Cayo y Sabancuy (Fig. 1). La selección de dichas localidades se efectuó con el objeto de obtener muestras de áreas que reciben aportes de materia orgánica diferentes como el plancton, el detrito y el carbono orgánico de origen terrestre (al oeste-suroeste de la laguna), los pastos marinos y las epifitas (a lo largo del margen interno de la Isla del Carmen) y las macroalgas (al sur del sistema).

El detrito generalmente deriva de la macrovegetación bentónica, relaciona a la producción primaria con la secundaria en sistemas acuáticos someros y constituye una comunidad rica en microorganismos descomponedores. Ha sido definido como "todo material biogénico en varias etapas de descomposición microbial que representa fuentes de energía potenciales para los consumidores". Incluye organismos muertos, las secreciones, regurgitaciones y excreciones de organismos vivos, y los productos de la descomposición que aún son fuentes de energía potenciales como los aminoácidos, proteínas y metano (Darnell, 1967a, 1967b).

La localidad de Atasta se caracteriza por grandes cantidades de detrito, la de Balchacah por algas rodofitas y las de El Cayo y Sabancuy por pastos marinos. Dicha complejidad del habitat se tomó en cuenta junto con los intervalos de $\delta^{13}C$ de cada localidad

(Atasta=3.9 %, Balchacah=3.1 %, El Cayo=18.6 %, Sabancuy=11.5 %; Raz-Guzmán, 1987) de manera que el muestreo incluyera localidades con diferencias isotópicas pequeñas y grandes.

Un muestreo diurno se hizo en cada localidad para determinar los parámetros ambientales de temperatura y salinidad del agua de fondo, textura a tres fracciones y contenido de materia orgánica total y de carbonatos en el sedimento, y el $\delta^{13}C$ de la materia orgánica sedimentaria, detrito, vegetación acuática y circundante, fitoplancton, zooplancton y macrofauna epibentónica.

Las muestras de fauna se colectaron en los canales adyacentes a los bajos de las cuatro localidades con la red de prueba camaronesa, se hicieron dos arrastres con las redes de fitoplancton y zooplancton y se obtuvo una muestra de sedimento superficial. Asimismo, se llevó a cabo un arrastre con red Renfro (Renfro, 1962) sobre los bajos cubiertos de vegetación acuática en las localidades con pastos marinos para colectar detrito, vegetación y fauna. Por otra parte, se obtuvieron muestras del material que se deposita sobre las frondas de la vegetación acuática, en particular de *T. testudinum* (NO/T. testudinum). Las muestras se congelaron hasta su análisis posterior.

Las observaciones de campo se efectuaron en marzo, agosto y noviembre de 1984, marzo de 1988 y septiembre de 1990, representando de esta forma las tres épocas climáticas características de la región.

II. SONDA DE CAMPECHE

Se seleccionaron 14 estaciones oceanográficas en la Sonda de Campeche distribuidas en dos escalas espaciales, una en función de la profundidad y otra en función de las facies terrígena (Zona A) y carbonatada (Zona B). Por una parte, 79 % de las estaciones se ubicaron en la plataforma interna y 21 % en el límite con la plataforma media a profundidades menores de 60 m y, por otra, 43 % se ubicaron en la Zona A y 57 % en la Zona B (Fig. 1).

Las siguientes actividades se llevaron a cabo en cada estación: 1- se registraron la hora, las coordenadas, la temperatura, la salinidad y la profundidad, 2- se obtuvo una muestra de sedimento superficial con la draga Smith-McIntyre, 3- se efectuó un arrastre con la red de arrastre camaronesa de 30 min de duración en promedio y 4- se seleccionaron de la captura varios ejemplares de los organismos más abundantes como muestras de referencia. En dos estaciones (36 y 39) se colectó zooplancton (luz de malla de 333 micras) mediante arrastres verticales para obtener muestras de la columna de agua. Las muestras se congelaron hasta su análisis posterior.

Las campañas oceanográficas se efectuaron en abril-mayo de 1984 (PROGMEX II), agosto de 1984 (PROGMEX III), diciembre de 1987 (OGMEX III) y agosto de 1988 (OGMEX V), representando las tres épocas climáticas de la región.

FALLA DE ORIGEN

ACTIVIDADES EN LABORATORIO

Las muestras de sedimento se analizaron en cuanto a la textura a tres fracciones: grava (>2 mm), arena (0.0625 a 2 mm) y limo-arcilla (<0.0625 mm) (Shackley, 1975), el contenido de materia orgánica total (Dean, 1974) y de carbonatos (Shackley, 1975) y el $\delta^{13}C$ (Boutton et al., 1983). Cabe mencionar que los valores de materia orgánica de las muestras con un porcentaje alto de arcilla se consideran sobreestimados ya que la pérdida de peso por combustión no se debe únicamente al contenido de materia orgánica sedimentaria sino también al contenido de agua de constitución o composición asociada a la arcilla (Dean, 1974; Pérez-Osuna et al., 1984).

La materia orgánica que se deposita sobre las hojas de *I. testudinum* (*MO/I. testudinum*) fue observada con la ayuda de los microscopios estereoscópico y óptico para determinar su composición y considerar si participa en la comunidad como componente del primer nivel trófico.

Las muestras faunísticas se identificaron utilizando las siguientes claves taxonómicas:

García-Cubas (1981) para moluscos, Stuck et al. (1979) y Price (1982) para misidáceos, Rousfield (1973) para anfípodos, Schultz (1969) para isópodos, Williams (1959) y Ringo y Zamora (1968) para postlarvas de camarones peneidos, Pérez-Farfante (1970) para camarones peneidos juveniles, Pérez-Farfante (1969) para camarones peneidos adultos, Chace (1972) para camarones peneidos, sergestidos y carideos, McLaughlin y Provenzano (1974), Lemaitre et al. (1982) y Williams (1980) para páguroideos, Rodríguez (1980) para porcelánidos, Williams (1984) para portónidos, Martín y Abele (1986) para *Dyspanopeus texanus*, Manning (1969) para estomatópodos y Roséndez (1981a, 1981b) para peces.

La composición específica de las comunidades de las cuatro localidades estuarinas y las dos zonas marinas se complementó con información bibliográfica con el objeto de determinar la proporción de los componentes comunitarios analizados isotópicamente y evaluar la representatividad de los registros isotópicos.

Los componentes florísticos y faunísticos de las comunidades de Laguna de Términos que se analizaron isotópicamente fueron aquellos que proporcionaron una cantidad suficiente de muestra para efectuar el análisis (10-20 mg peso seco de plantas y animales y 400 mg peso seco de sedimento), ya sea en cuanto al número de individuos (abundancia) o al tamaño (biomasa). Dichos componentes se consideraron dominantes en función de la definición en la ecología de comunidades que establece que las especies dominantes son aquellas que por su biomasa, abundancia o conducta son ecológicamente exitosas y determinan la presencia y condiciones de crecimiento de los demás componentes de su comunidad (Krebs, 1978).

Las muestras se separaron por especie y en algunos casos por estadio de desarrollo, se contaron los ejemplares de cada grupo, se registró la talla y se prepararon para su análisis isotópico de acuerdo con la técnica de Boutton et al. (1983). El análisis de la composición isotópica se basa en la combustión en tubos sellados y la espectrometría de masas. Sus valores se definen como la diferencia en partes por mil (‰) entre una muestra y un material de referencia estandar (Fry y Sherr, 1984) en función de la siguiente ecuación:

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ muestra} - ^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ estandar}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ estandar}} \times 1000$$

Análisis de la información isotópica.

El análisis de la información isotópica se basó en la representación gráfica de la relación entre el $\delta^{13}\text{C}$ y el nivel trófico de cada uno de los componentes dominantes analizados isotópicamente para cada localidad y época, de acuerdo con los lineamientos teóricos y experimentales de DeNiro y Epstein (1978) y el manejo de datos empleado por Fry et al. (1987) y Fry (1991) para la estructuración de las redes tróficas de comunidades bentónicas. La colocación de cada muestra sobre los diagramas se llevó a cabo considerando para el eje X ($\delta^{13}\text{C}$) la composición isotópica y para el eje Y (nivel trófico): 1) la talla del organismo, 2) el contenido estomacal y 3) la información bibliográfica sobre hábitos alimentarios y dieta de cada especie.

Los niveles tróficos (NT) de los diagramas corresponden a categorías tróficas de manera que el NT 1 corresponde a los productores primarios (P1) incluyendo a la materia orgánica sedimentaria, el detrito y la *MO/I. testudinum*, el NT 2 a los consumidores primarios (C1), el NT 3 a los consumidores secundarios (C2) y el NT 4 a los consumidores terciarios (C3). Por otra parte, las categorías tróficas incluyen representantes de diferentes grupos funcionales definidos con respecto a sus hábitos alimentarios, entre los que se encuentran los detritívoros (D), planctófagos (Pl), herbívoros (H), carnívoros (C), piscívoros (Ps) y omnívoros (O). En este trabajo se consideran omnívoras a las especies que son detritívoras, herbívoras y carnívoras simultáneamente.

En este trabajo se adoptó la clasificación trófica propuesta por Yáñez-Arancibia y Nugent (1977) para la definición de los consumidores primarios, secundarios y terciarios.

Los promedios isotópicos de los componentes dominantes de las comunidades de Laguna de Términos se compararon mediante un análisis de varianza de dos vías (ANDEVA). En el primer factor se compararon las cuatro localidades estuarinas y en el segundo las tres épocas del año. Posteriormente, se efectuó un análisis de comparaciones múltiples de Túkey (DMSH*) (Zar, 1974; Méndez, 1976).

FALLA DE ORIGEN

RESULTADOS

I. LAGUNA DE TERMINOS

Variación espacial y temporal.

La variación anual de la temperatura y salinidad de fondo fue similar en las cuatro localidades, con los registros intermedios en marzo, los más bajos en noviembre y los más altos en agosto de 1984. En cuanto a la variación interanual, las temperaturas mínimas se registraron en marzo de 1988 y las máximas en septiembre de 1990 (Fig. 2), mientras que las salinidades más bajas correspondieron a noviembre de 1984 y septiembre de 1990 y las más altas a agosto de 1984 y marzo de 1988, sin una tendencia clara (Fig. 3).

La variación espacial de la temperatura no fue muy marcada, mientras que la de la salinidad definió dos regiones, una con los niveles más bajos en Atasta y Balchacah y otra con los más altos en El Cayo y Sabancuy (Tabla 1).

En cuanto a las características sedimentológicas de las localidades estuarinas, en Atasta el sedimento fue predominantemente limo-arcilloso (x=66 %), rico en materia orgánica (x=13 %) y pobre en carbonatos (x=30 %). En Balchacah se registraron arena (x=42 %) y limo-arcilla (x=44 %), con un contenido bajo de materia orgánica (x=9 %) y carbonatos (x=16 %). En El Cayo el sedimento fue arenoso (x=71 %) con un contenido alto de materia orgánica (x=12 %) y bajo de carbonatos (x=40 %). En Sabancuy se registraron cantidades similares de grava (x=51 %) y arena (x=40 %) y un contenido bajo de materia orgánica (x=9 %) y mayor de carbonatos (x=54 %) (Tabla 1).

Los registros isotópicos de la materia orgánica sedimentaria, detrito, vegetación, plancton y macrofauna variaron de -28.5 a -12.9 ‰ en Atasta (Tabla 2), de -28.3 a -11.6 ‰ en Balchacah (Tabla 3), de -28.8 a -7.9 ‰ en El Cayo (Tabla 4) y de -26.3 a -9.5 ‰ en Sabancuy (Tabla 5). La variación espacial definió un gradiente con los registros más negativos en Atasta, los intermedios en Balchacah y Sabancuy y los menos negativos en El Cayo. La composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria en particular varió en el tiempo de manera similar en las cuatro localidades, con los registros más negativos en marzo y noviembre de 1984 y los menos negativos en agosto de 1984 y marzo de 1988 (Tabla 1, Fig. 4).

Variación espacial y temporal de los componentes comunitarios dominantes.

Las especies de flora y fauna que se analizaron isotópicamente constituyeron entre el 15.6 % y el 100 % de los componentes comunitarios registrados para las cuatro localidades. La distribución de dichos porcentajes en las épocas seca, de lluvias y de nortes fue de 24.5 %, 39.6 % y 25.8 % para Atasta (Anexo 1), de 28.8 %, 30.5 % y 18.6 % para Balchacah (Anexo 2), de 15.6 %, 24.2 % y 17.1 % para El Cayo (Anexo 3) y de 48.6 %, 69.2 % y 100 % para Sabancuy (Anexo 4).

Figura 2.
agua de fc

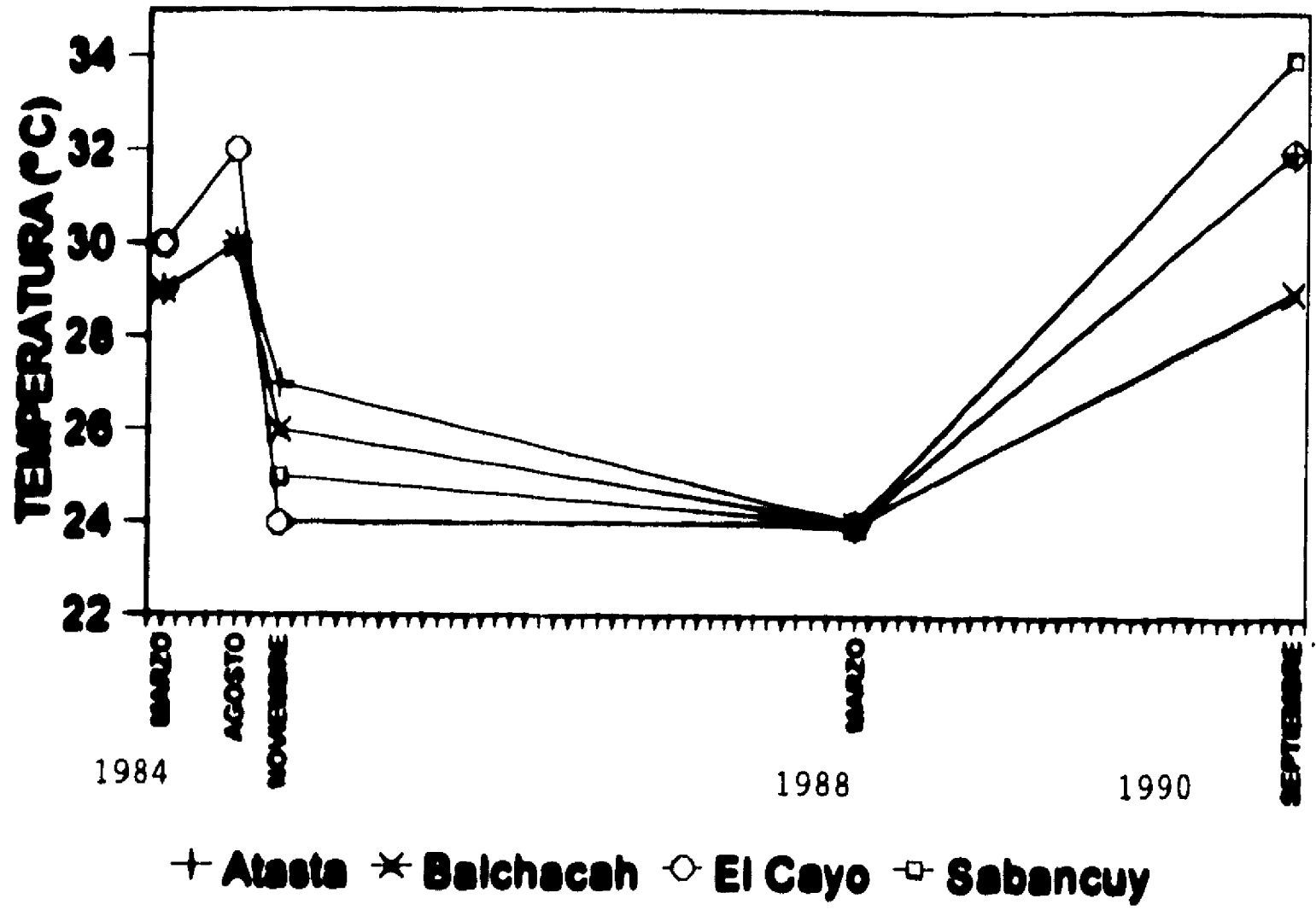


Figura 3.
de fondo e

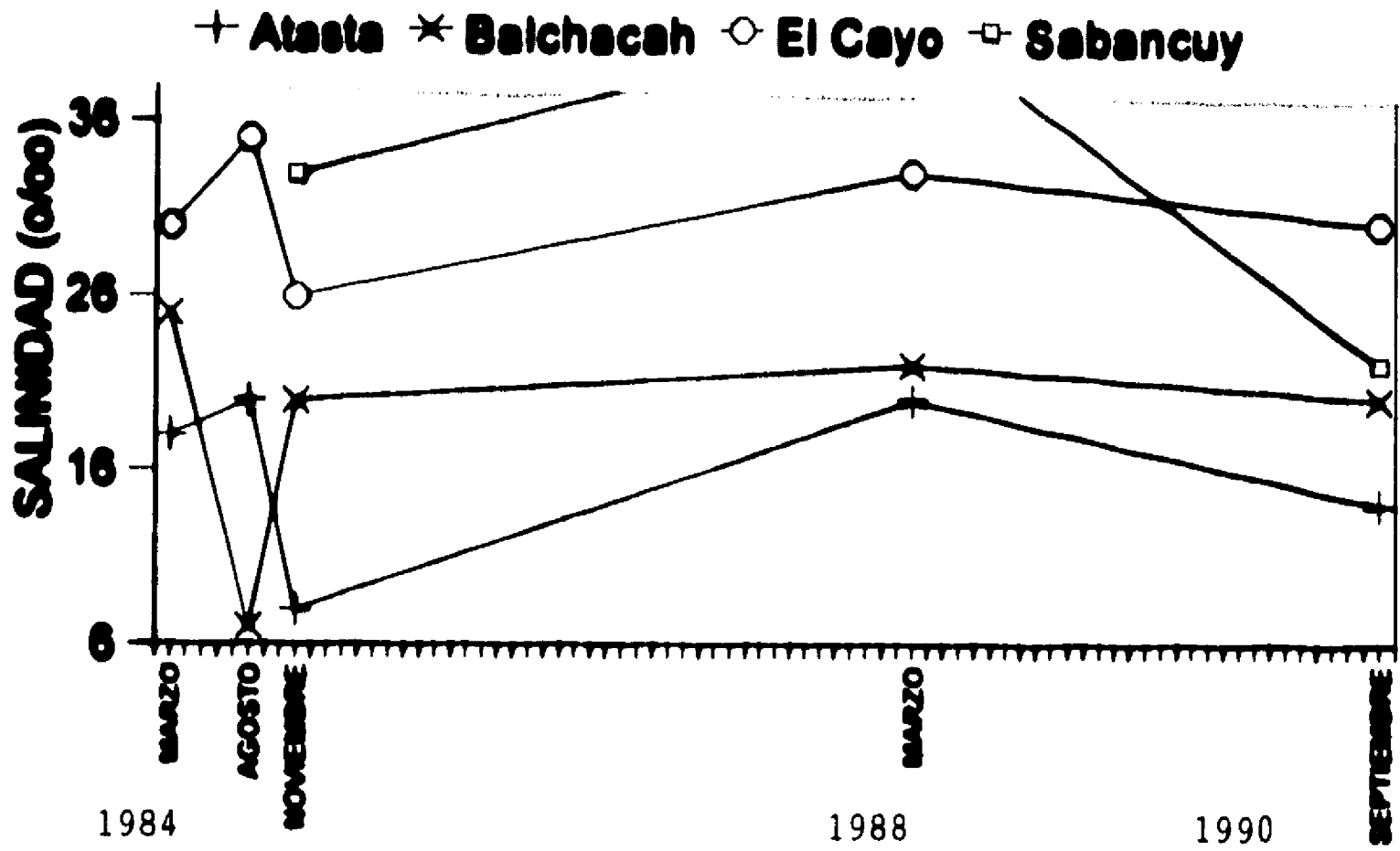
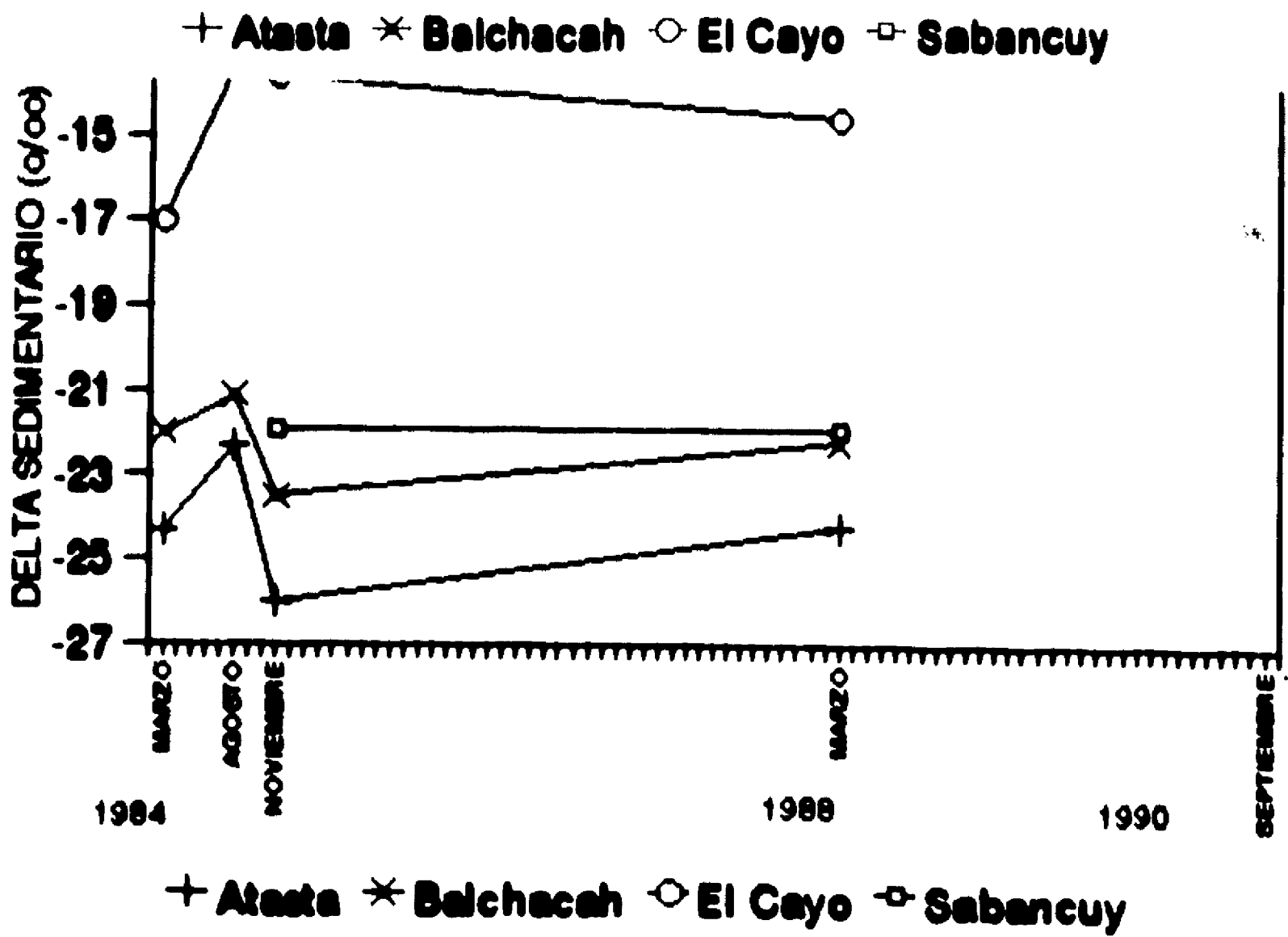


Figura 4.
Laguna de



La información sobre los componentes comunitarios dominantes de cada localidad y época se presenta con respecto a las categorías tróficas y los grupos funcionales en los cuadros y en los diagramas de $\delta^{13}C$ vs nivel trófico de Atasta (Cuadros 1,2,3, Figs. 5a,5b,5c), Balchacah (Cuadros 4,5,6, Figs. 6a,6b,6c), El Cayo (Cuadros 7,8,9, Figs. 7a,7b,7c) y Sabancuy (Cuadros 10,11,12, Figs. 8a,8b,8c), incluyendo la información isotópica en los diagramas. El orden de los componentes de cada categoría trófica en los cuadros corresponde a un aumento en el $\delta^{13}C$.

Atasta.

Entre los componentes del primer nivel trófico se analizaron isotópicamente la materia orgánica sedimentaria, el detrito, el fitoplancton y *H. wrightii* que se establece en manchones de baja densidad (Cuadros 1,2,3). La fanerógama *T. testudinum* se ubica en el extremo positivo del intervalo de valores, mientras que *R. mangle* se ubica en el extremo negativo del mismo. Ambas especies quedan fuera del grupo de los productores primarios de la comunidad, a pesar de lo cual pueden contribuir a la productividad de la zona a través de la formación de detrito sin constituir un componente de consumo directo para los consumidores (Figs. 5a,5b,5c). Entre los componentes faunísticos de la comunidad de Atasta destaca numéricamente *P. setiferus* y, por otra parte, resalta la presencia del cefalópodo *L. brevis* (Cuadro 2), ya que es una especie pelágica de afinidad marina.

CUADRO 1. Categorías tróficas y grupos funcionales de Atasta analizados isotópicamente en la época seca. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(P1)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 <i>Rhizophora mangle</i>						
P1 detrito						
P1 materia orgánica sedimentaria						
P1 <i>Halodule wrightii</i>						
P1 fitoplancton						
P1 <i>Thalassia testudinum</i>						
C1 zooplancton		x				
C1 <i>Callinectes similis</i> juvenil						x
C2 <i>Penaeus setiferus</i>		x			x	x
C2 <i>Penaeus aztecus</i> juvenil		x				x
C2 <i>Arius melanopus</i>					x	x
C2 <i>Bairdiella ronchus</i>						x
C2 <i>Citharichthys spilopterus</i>					x	
C3 (no se colectaron)						

CUADRO 2. Categorías tróficas y grupos funcionales de Atasta analizados isotópicamente en la época de lluvias. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(P1)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 <u>Rhizophora mangle</u>						
P1 detrito						
P1 <u>Halodule wrightii</u>						
P1 fitoplancton						
P1 materia orgánica sedimentaria						
P1 <u>Thalassia testudinum</u>						
C1 <u>Euderres plumieri</u>						x
C1 zooplancton		x				
C1 <u>Acetes americanus</u>		x				
C1 <u>Anchoa mitchilli</u>	x	x		x		
C1 <u>Eucinostomus quila</u>						x
C2 <u>Penaeus setiferus</u>		x			x	x
C2 <u>Sphoeroides greeleyi</u>	x			x		
C2 <u>Xiphopenaeus kroyeri</u>						x
C2 <u>Polydactylus octonemus</u>				x	x	
C2 <u>Chloroscombrus chrysurus</u>		x			x	x
C3 <u>Callinectes sapidus</u>					x	x
C3 <u>Loligoquacula brevis</u>				x	x	
C3 <u>Trichiurus lepturus</u>					x	x

CUADRO 3. Categorías tróficas y grupos funcionales de Atasta analizados isotópicamente en la época de nortes. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(P1)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 <u>Rhizophora mangle</u>						
P1 materia orgánica sedimentaria						
P1 detrito						
P1 <u>Halodule wrightii</u>						
P1 fitoplancton						
P1 <u>Thalassia testudinum</u>						
C1 zooplancton		x				
C2 <u>Penaeus setiferus</u>		x			x	x
C3 (no se colectaron)						

Variación temporal - Atasta.

Los registros isotópicos de los componentes faunísticos de Atasta presentaron una variación temporal poco marcada con valores de -24.9 a -18 % en la época seca, de -25.6 a -18 % en la de lluvias y de -23.7 a -21 % en la de nortes.

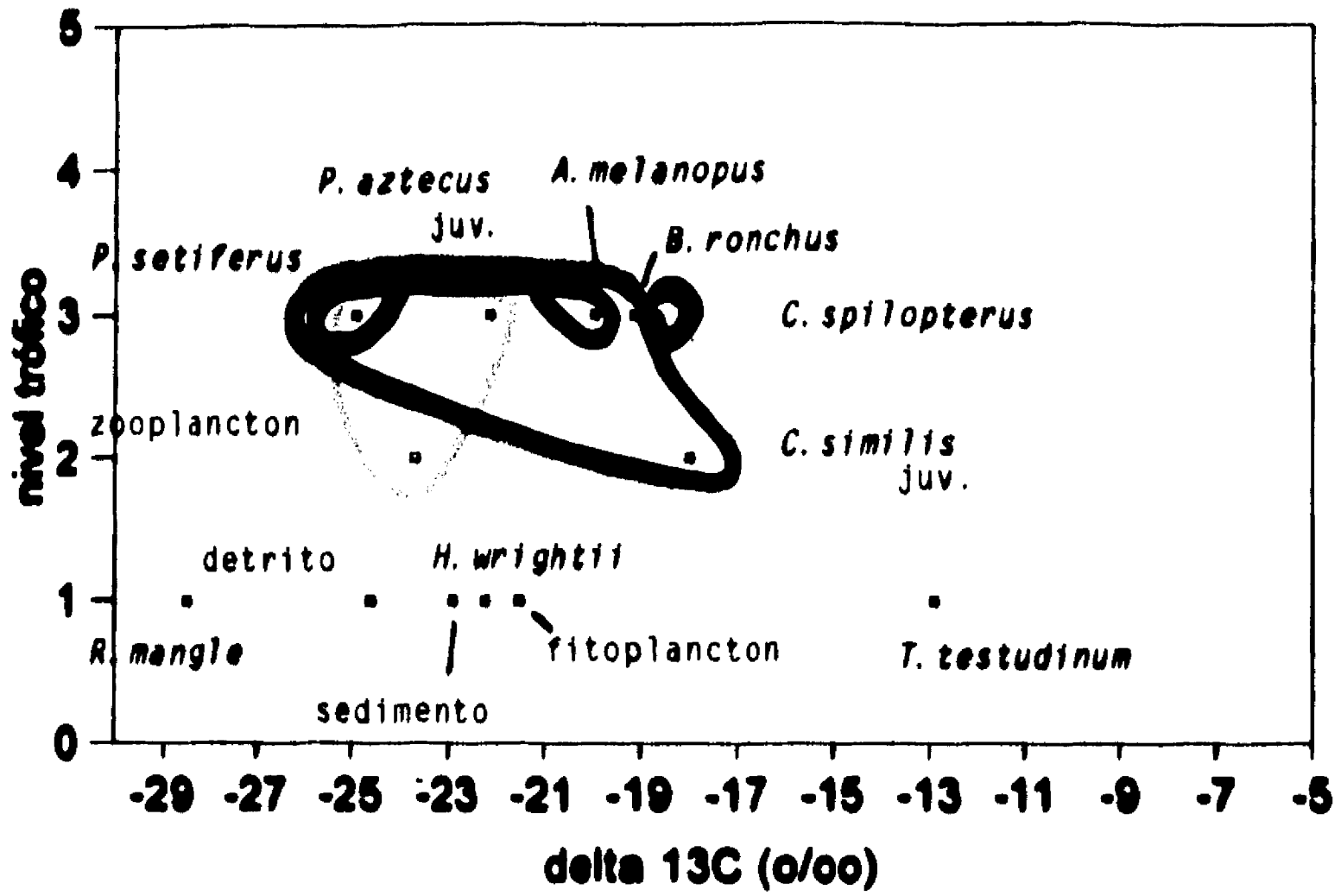


Figura 5a. Estructura trófica de los componentes dominantes de la comunidad de Atasta en la época seca. Café: detritívoro, Amarillo: planctófago, Verde: herbívoro, Rojo: carnívoro, Azul: piscívoro, Morado: omnívoro.

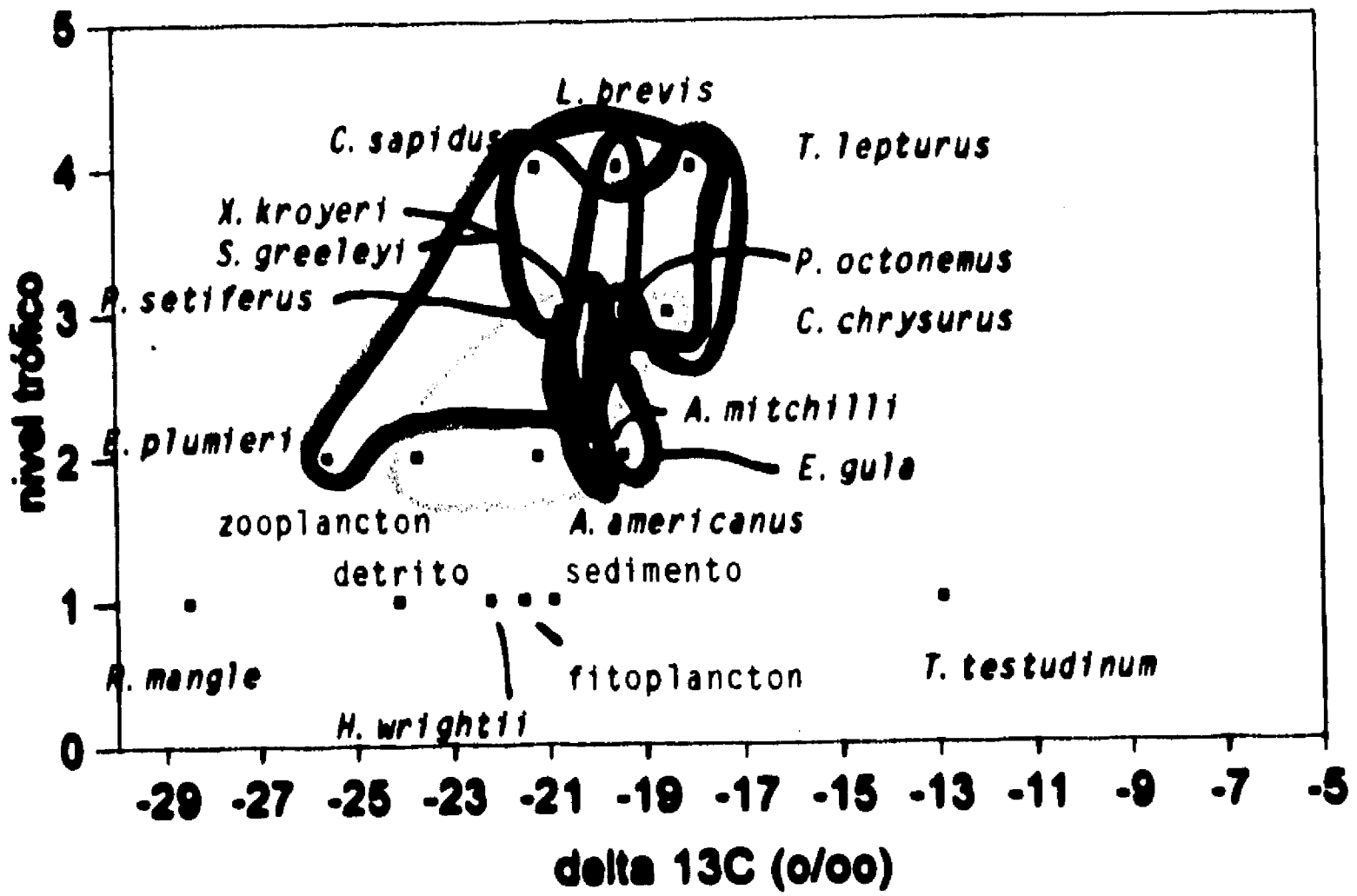


Figura 5b. Estructura trófica de los componentes dominantes de la comunidad de Atasta en la época de lluvias. Café: detritívoro, Amarillo: planctófago, Verde: herbívoro, Rojo: carnívoro, Azul: piscívoro, Morado: omnívoro.

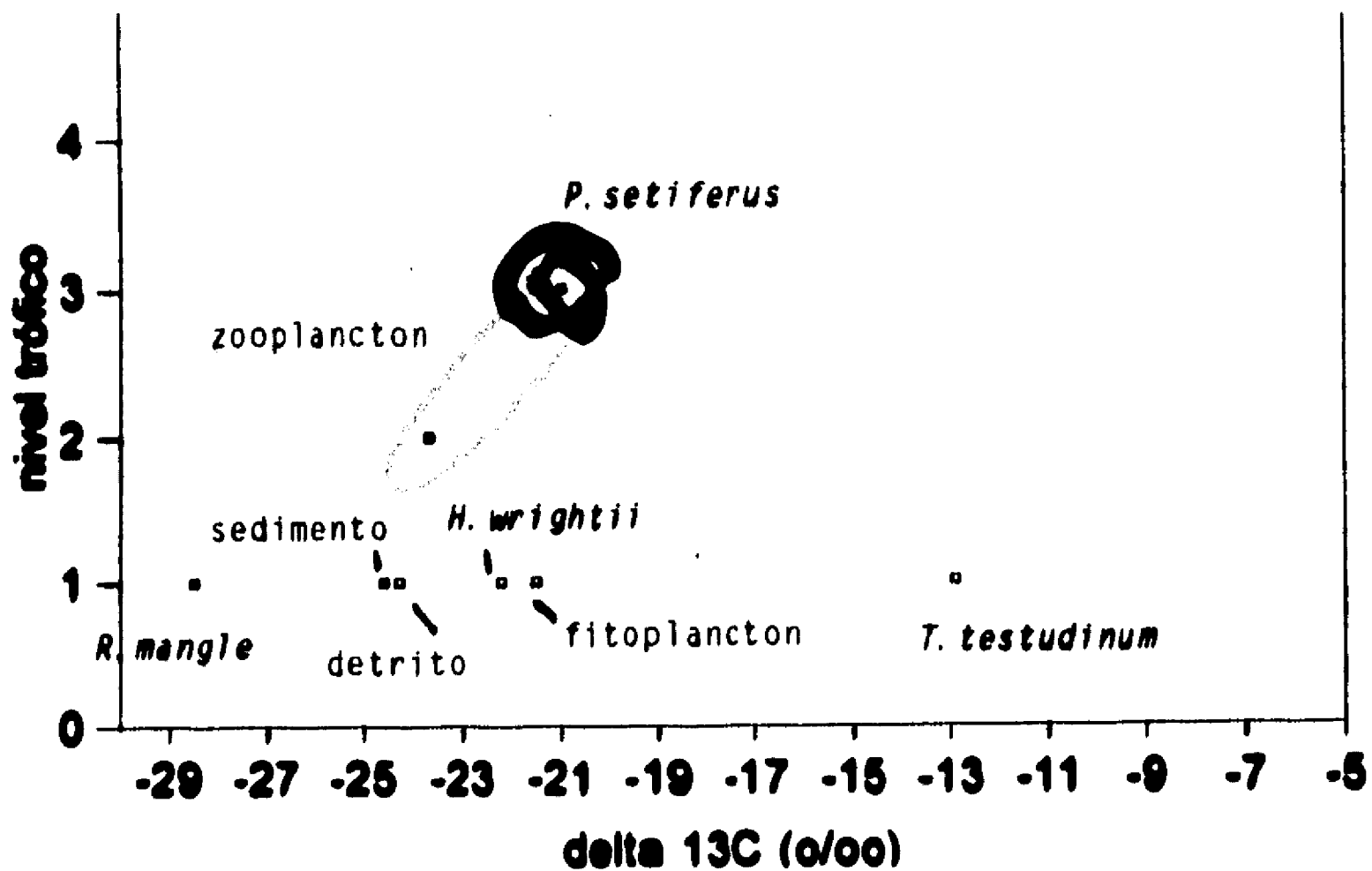


Figura 6c. Estructura trófica de los componentes dominantes de la comunidad de Atasta en la época de nortes. Café: detritívoro, Amarillo: planctófago, Verde: herbívoro, Rojo: carnívoro, Azul: piscívoro, Morado: omnívoro.

Balchacah.

Los componentes del primer nivel trófico que se analizaron isotópicamente incluyeron a la materia orgánica sedimentaria, el detrito, el fitoplancton y *G. cilíndrica* que se establece en manchones extensos de alta densidad (Cuadros 4,5,6). En esta localidad, al igual que en Atasta, *T. testudinum* se ubica en el extremo positivo del intervalo de valores y *R. mangle* en el extremo negativo, y ambas especies pueden contribuir a la productividad de la zona a través de la producción de detrito sin constituir una fuente de alimentación directa para los consumidores (Figs. 6a,6b,6c). Entre los componentes faunísticos de Balchacah destacan numéricamente *A. longimana*, *H. zostericola*, *E. octaviae* y *D. texanus*. Asimismo, se encuentra el cefalópodo pelágico de afinidad marina *L. brevis* (Cuadro 5).

CUADRO 4. Categorías tróficas y grupos funcionales de Balchacah analizados isotópicamente en la época seca. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

(D) (P1) (H) (C) (Ps) (O)

- P1 *Rhizophora mangle*
- P1 fitoplancton
- P1 detrito
- P1 *Gracilaria cilíndrica*
- P1 materia orgánica sedimentaria
- P1 *Thalassia testudinum*

C1	<u>zooplankton</u>	x				
C1	<u>Ampithoe longimana</u>	x				x
C1	<u>Callinectes similis juvenil</u>					x
C1	Pl. de <u>Penaeus setiferus</u>	x	x	x		
C2	<u>Citharichthis spilopterus</u>				x	
C2	<u>Hippolyte zostericola</u>					x
C2	<u>Bairdiella chrysur</u>				x	x
C2	<u>Palaemonetes octaviae</u>	x				x
C2	<u>Penaeus setiferus juvenil</u>	x			x	x
C2	<u>Penaeus aztecus juvenil</u>	x				x
C3	<u>Callinectes sapidus</u>				x	x

CUADRO 5. Categorías tróficas y grupos funcionales de Balchacah analizados isotópicamente en la época de lluvias. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(P1)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 <u>Rhizophora mangle</u>						
P1 fitoplancton						
P1 detrito						
P1 <u>Gracilaria cilindrica</u>						
P1 materia orgánica sedimentaria						
P1 <u>Thalassia testudinum</u>						
C1 peces chicos				x		
C1 zooplankton		x				
C1 <u>Petrolisthes armatus</u>	x					
C1 <u>Eucinostomus gula</u>						x
C2 <u>Trinectes maculatus</u>	x			x		
C2 <u>Dyspanopeus texanus</u>				x		
C2 <u>Pagurus macLaughlinae</u>						x
C2 <u>Sphoeroides greeleyi</u>	x			x		
C2 <u>Archosargus rhomboidalis juvenil</u>						x
C3 <u>Callinectes rathbunae</u>						x
C3 <u>Lolliquinula brevis</u>				x	x	
C3 <u>Syngnathus scovelli</u>				x		

CUADRO 6. Categorías tróficas y grupos funcionales de Balchacah analizados isotópicamente en la época de nortes. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(P1)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 <u>Rhizophora mangle</u>						
P1 fitoplancton						
P1 detrito						
P1 <u>Gracilaria cilindrica</u>						
P1 materia orgánica sedimentaria						
P1 <u>Thalassia testudinum</u>						

- C1 zooplankton
- C2 *Dyspanopeus texanus*
- C3 (no se colectaron)

Variación temporal - Balchacah.

La variación temporal de los registros isotópicos de los componentes faunísticos de Balchacah fue poco marcada dado que los valores oscilaron entre -23.7 y -16.1 ‰, en la época seca, entre -24.9 y -15.3 ‰, en la de lluvias y entre -23.7 y -22 ‰, en la de nortes.

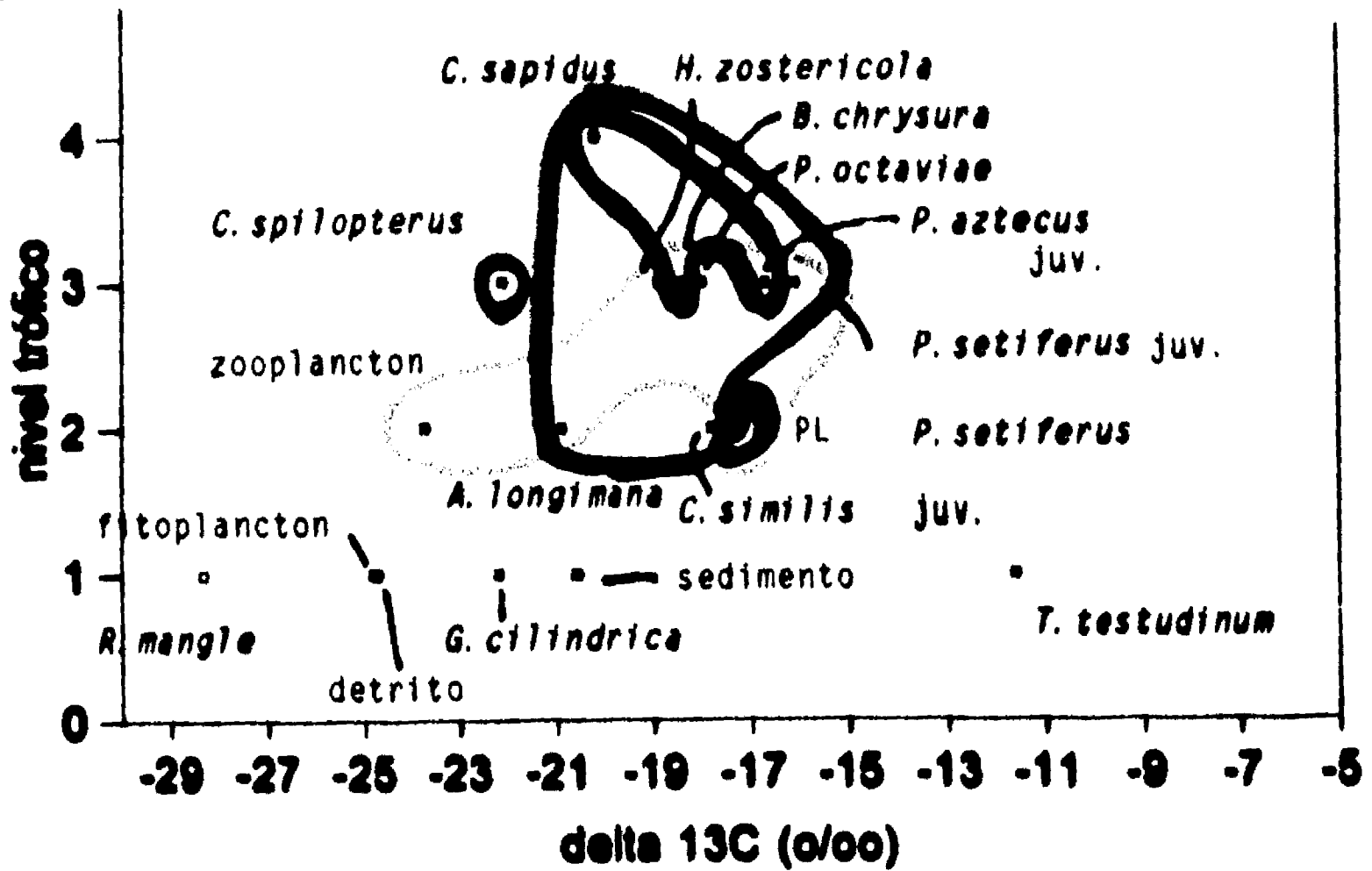


Figura 6a
comunidad
Amarillo:
piscivoro

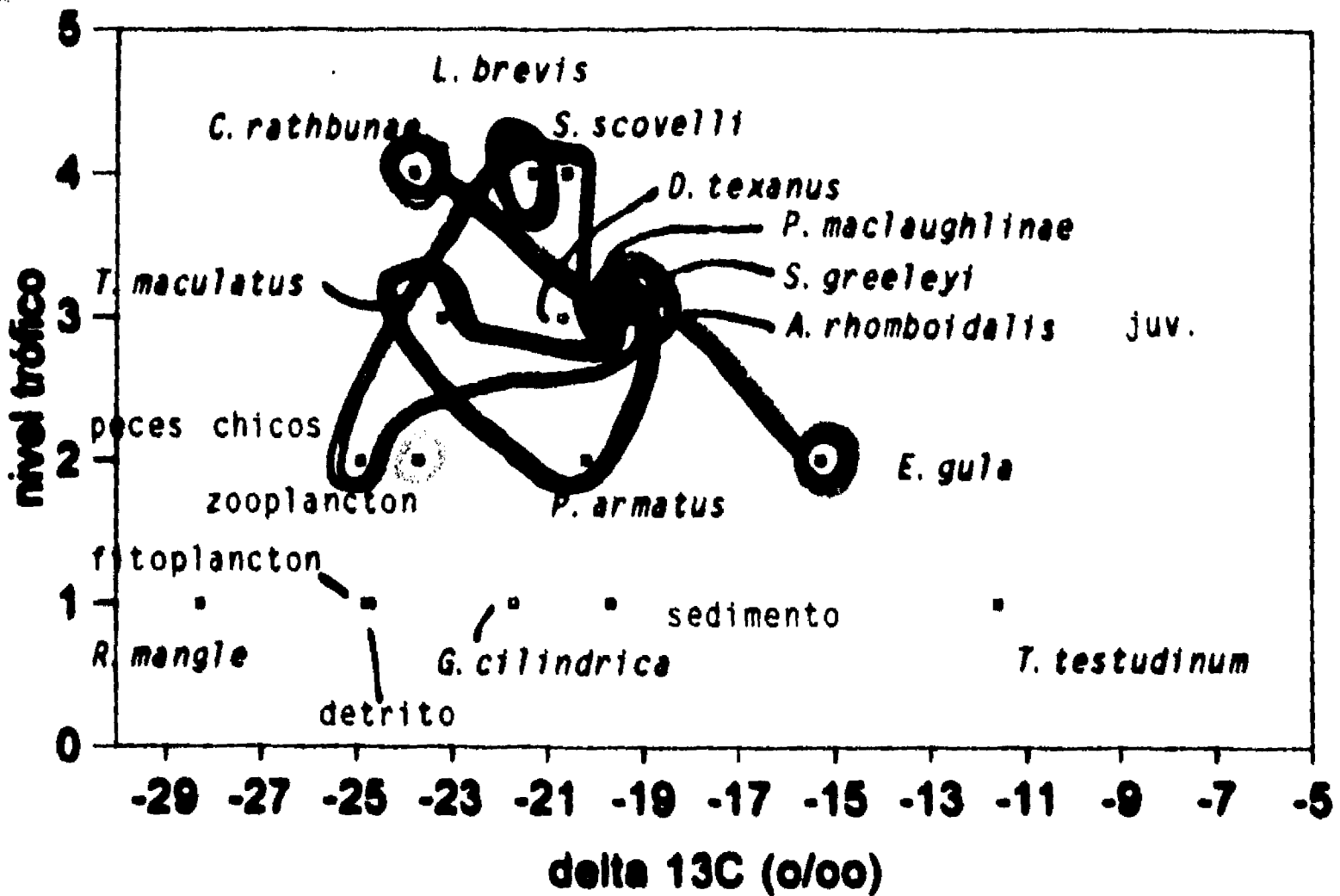


Figura 6b
comunidad
Amarillo:
piscivoro

FALLA DE ORIGEN

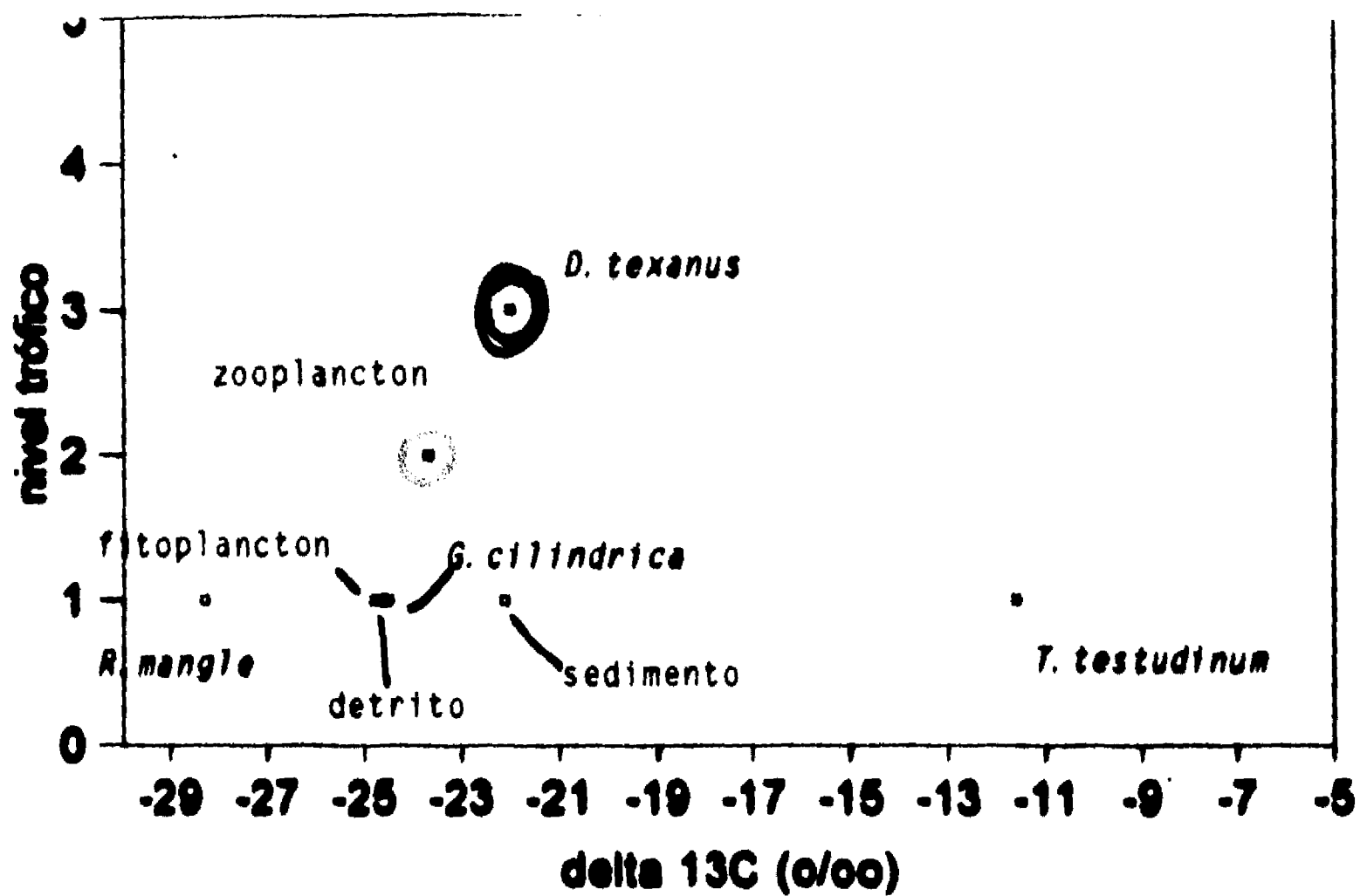


Figura 6c.
comunidad
Amarillo:
piscívoro,

El Cayo.

Los componentes de la comunidad de El Cayo isotópicamente incluyeron a la materia orgánica sedimentaria, el fitoplancton, *H. wrightii*, *T. testudinum*, *G. cilindrica* y MO/*T. testudinum* (Cuadros 7,8,9). La MO/*T. testudinum* representa el material que se deposita sobre las frondas de *T. testudinum*, y se observó al microscopio que constituye una masa de materia orgánica suave de baja densidad y color gris, con un número considerable de diatomeas, foraminíferos y conchas de gasterópodos. Dos de los productores primarios asociados a la localidad, *R. mangle* y *G. cilindrica*, se ubican hacia el extremo negativo del intervalo de valores y no contribuyen a la red trófica de la localidad (Figs. 7a,7b,7c), a pesar de encontrarse el primero al norte sobre el litoral interno de la Isla del Carmen y el segundo en las praderas de vegetación acuática características de esta zona. Entre la fauna de la comunidad de El Cayo destacan numéricamente *A. longimana*, *H. zostericola*, *E. octaviae*, los juveniles de *E. setiferus* y *E. duorarum*, *A. mitchilli* y *E. gula*.

CUADRO 7. Categorías tróficas y grupos funcionales de El Cayo analizados isotópicamente en la época seca. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

(D) (P1) (H) (C) (Ps) (O)

- P1 *Rhizophora mangle*
- P1 *Gracilaria cilindrica*
- P1 materia orgánica sedimentaria
- P1 fitoplancton
- P1 *Halodule wrightii*
- P1 *Thalassia testudinum*
- P1 MO/*T. testudinum*

C1 <u>Pl. de Penaeus guoracum</u>	x			x
C1 <u>Tozeuma carolinense</u>		x		
C1 zooplancton	x			
C1 <u>Laphromysis bowmani</u>	x			x
C1 <u>Eucinostomus gula</u>				x
C2 <u>Orthopristis chrysoptera</u>				x
C2 <u>Bairdiella chrysura</u>			x	x
C2 <u>Archosargus rhomboidalis</u>			x	x
C2 <u>Archosargus rhomboidalis</u> juvenil				x
C2 <u>Dyspanopeus texanus</u>		x		
C2 <u>Penaeus setiferus</u> juvenil	x		x	x
C3 (no se colectaron)				

CUADRO 8. Categorías tróficas y grupos funcionales de El Cayo analizados isotópicamente en la época de lluvias. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(P1)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 <u>Rhizophora mangle</u>						
P1 <u>Gracilaria cilindrica</u>						
P1 fitoplancton						
P1 <u>Halodule wrightii</u>						
P1 <u>Thalassia testudinum</u>						
P1 materia orgánica sedimentaria						
P1 MO/T. <u>testudinum</u>						
C1 <u>Anchoa mitchilli</u>	x	x		x		
C1 <u>Petrolisthes armatus</u>	x					
C1 esponjas		x				
C1 zooplancton		x				
C1 peces chicos				x		
C2 <u>Arius felis</u>					x	x
C2 <u>Prionotus scitulus</u>				x	x	
C2 <u>Pagurus tortugae</u>						x
C2 <u>Hippolyte zostericola</u>						x
C3 <u>Synodus foetens</u>					x	x
C3 <u>Scorpaena plumieri</u>				x		
C3 <u>Urolophus jamaicensis</u>				x		
C3 <u>Sphaeroides testudineus</u>					x	x
C3 <u>Lutjanus griseus</u>				x	x	
C3 <u>Syngnathus scovelli</u>				x		
C3 <u>Callinectes sapidus</u>					x	x

CUADRO 7: Categorías tróficas y tipos de organismos de El Cayo analizados isotópicamente en la época de nortes. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

(O) (P1) (H) (C) (Ps) (D)

P1 Rhizophora mangle
 P1 Gracilaria cylindrica
 P1 fitoplancton
 P1 Halodule wrightii
 P1 materia orgánica sedimentaria
 P1 Thalassia testudinum
 P1 MO/T. testudinum

C1 zooplancton	x				
C1 <u>Ampithoe longimana</u>	x				x
C2 <u>Palaemonetes octaviae</u>	x				x
C2 <u>Hippolyte zostericola</u>					x
C2 <u>Penaeus duorarum</u> juvenil	x				x
C2 <u>Callinectes sapidus</u> juvenil				x	x
C3 (no se colectaron)					

Variación temporal - El Cayo.

La composición isotópica de los componentes faunísticos de El Cayo varió de -15.1 a -8.2 ‰ en la época seca, de -20.2 a -7.9 ‰ en la de lluvias y de -12.2 a -8.4 ‰ en la de nortes.

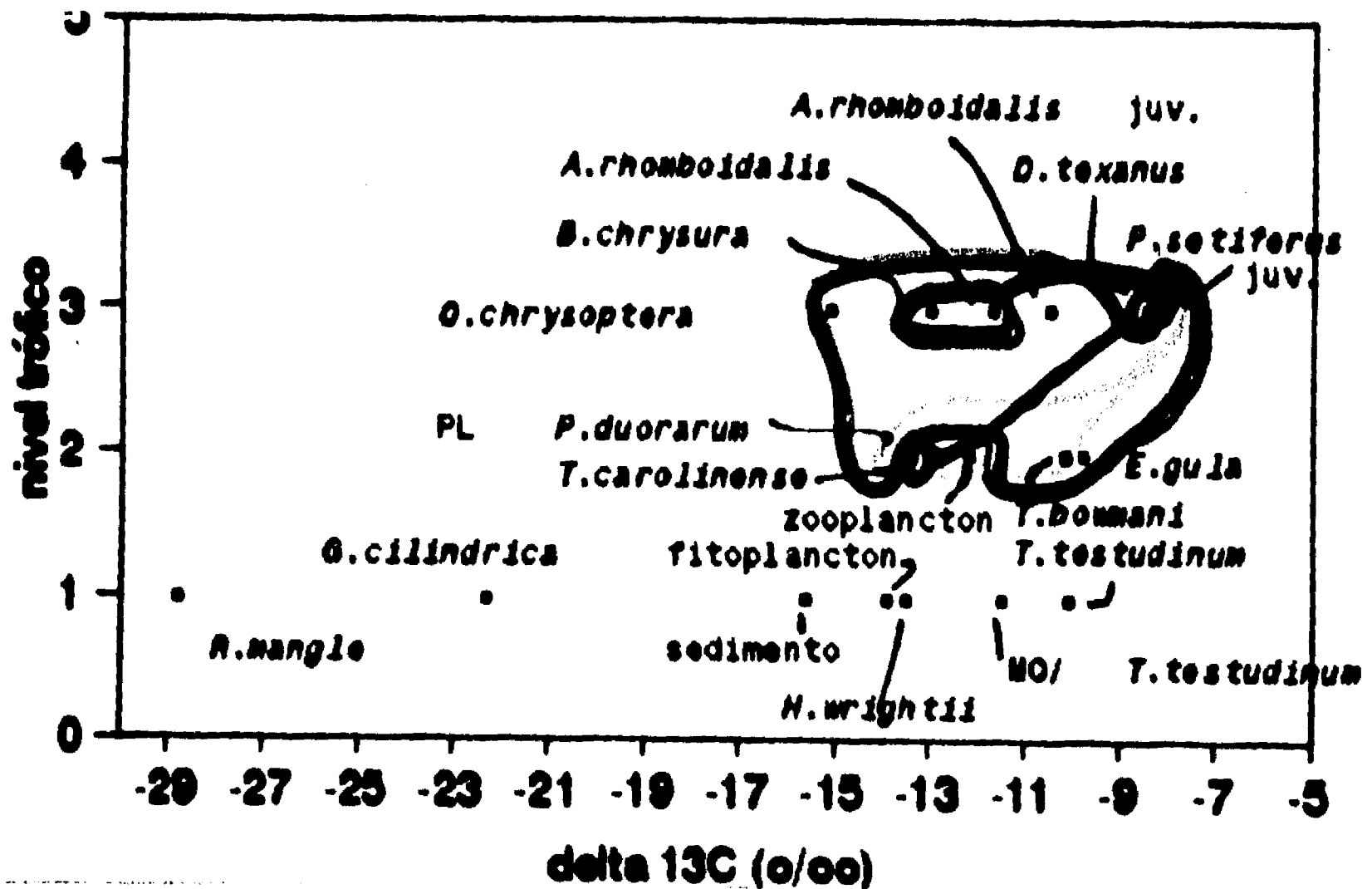


Figura 7a: Comunidad de El Cayo en la época de nortes. Símbolos: D detritívoro, Amarillo: planctófago, Verde: herbívoro, Rojo: carnívoro, Azul: piscívoro, Morado: omnívoro.

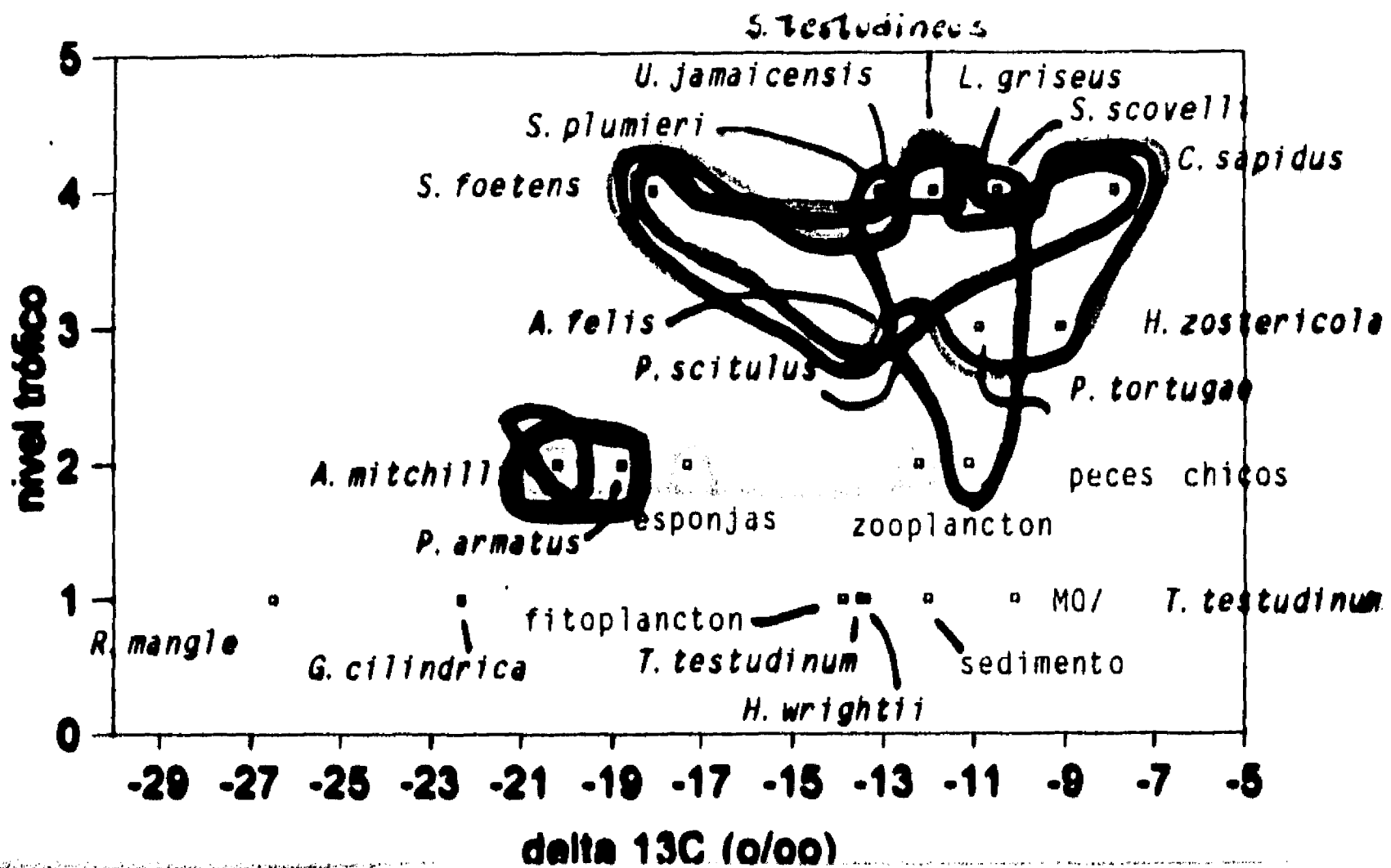


Figura 7b. Estructura trófica de los componentes dominantes de la comunidad de El Cayo en la época de lluvias. Café: detritívoro, Amarillo: planctófago, Verde: herbívoro, Rojo: carnívoro, Azul: piscívoro, Morado: omnívoro.

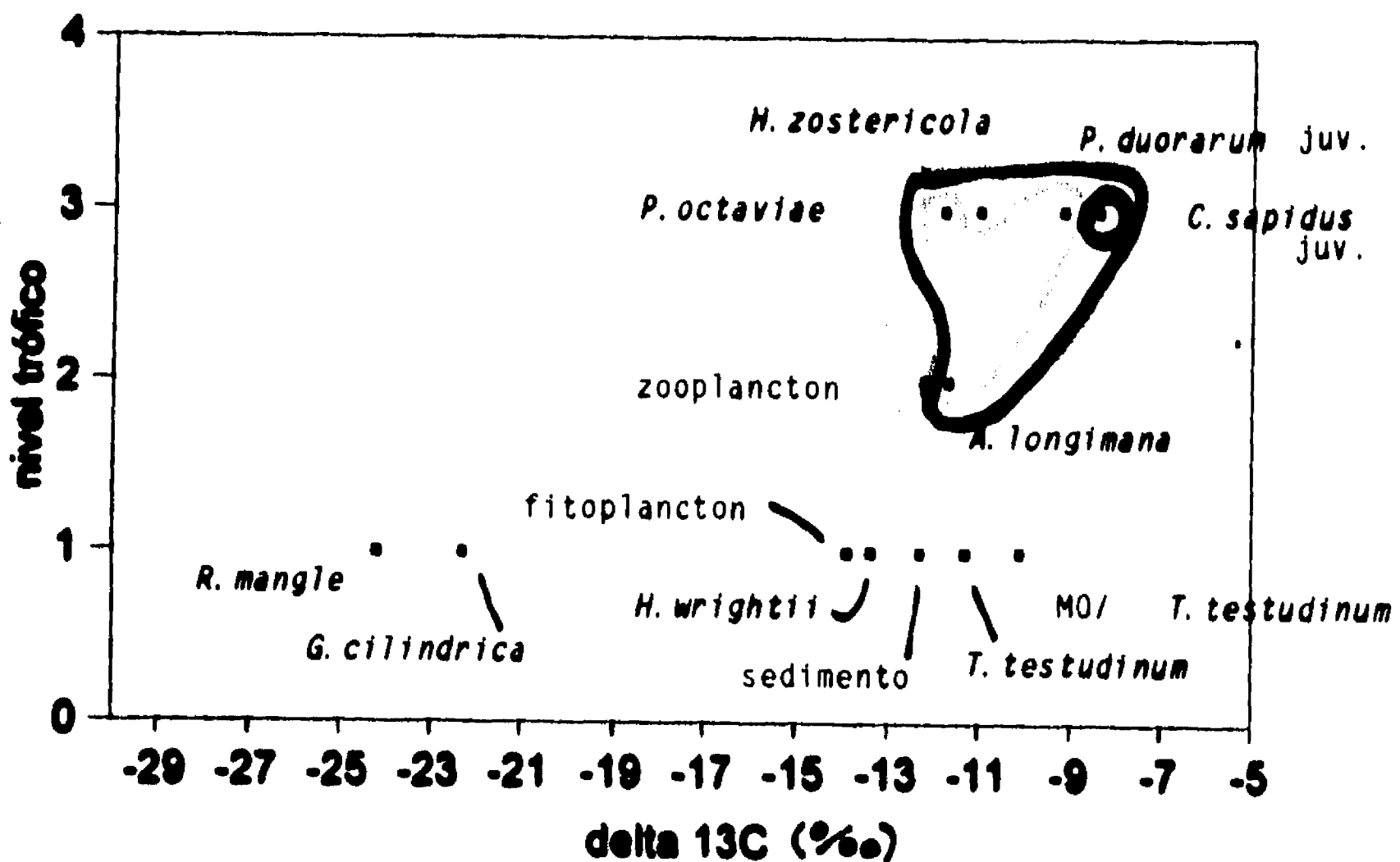


Figura 7c. Estructura trófica de los componentes dominantes de la comunidad de El Cayo en la época de nortes. Café: detritívoro, Amarillo: planctófago, Verde: herbívoro, Rojo: carnívoro, Azul: piscívoro, Morado: omnívoro.

FALLA DE ORIGEN

Sabancuy.

Los componentes del primer nivel trófico que se analizaron isotópicamente incluyeron a la materia orgánica sedimentaria, el detrito, el fitoplancton, *H. wrightii*, *I. testudinum*, *Acantophora* spp y MO/I. *testudinum* (materia orgánica suave de baja densidad y color gris, con diatomeas, foraminíferos y conchas de gasterópodos) (Cuadros 10,11,12). La materia orgánica sedimentaria, el fitoplancton y *H. wrightii* son muy negativos con respecto a los componentes faunísticos de la comunidad, *R. mangle* se ubica en el extremo negativo del intervalo de valores isotópicos y *I. testudinum* en el extremo positivo. Lo anterior indica que estos componentes no contribuyen a la producción primaria de la localidad (Figs. 8a,8b,8c), a pesar de lo cual pueden aportar nutrientes inorgánicos y orgánicos. Entre los componentes faunísticos de la comunidad de Sabancuy destacan numéricamente *G. mucronatus*, *H. zostericola*, *P. octaviae*, *I. bowmani*, los juveniles de *P. duorarum* y *E. argenteus*.

CUADRO 10. Categorías tróficas y grupos funcionales de Sabancuy analizados isotópicamente en la época seca. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(P1)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 <i>Rhizophora mangle</i>						
P1 materia orgánica sedimentaria						
P1 fitoplancton						
P1 <i>Halodule wrightii</i>						
P1 detrito						
P1 MO/I. <i>testudinum</i>						
P1 <i>Acantophora</i> spp						
P1 <i>Thalassia testudinum</i>						
C1 <i>Tellectanais gerlachi</i>						x
C1 <i>Hargeria rapax</i>						x
C1 zooplancton		x				
C1 <i>Eucinostomus argenteus</i>	x			x		
C2 <i>Callinectes sapidus</i> juvenil					x	x
C2 <i>Archosargus rhomboidalis</i>					x	x
C3 <i>Sphoeroides testudineus</i>					x	x
C3 <i>Synodus foetens</i>					x	x
C3 <i>Callinectes similis</i>						x

CUADRO 11. Categorías tróficas y grupos funcionales de Sabancuy analizados isotópicamente en la época de lluvias. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(P1)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 <u>Rhizophora mangle</u>						
P1 materia orgánica sedimentaria						
P1 fitoplancton						
P1 <u>Halodule wrightii</u>						
P1 detrito						
P1 <u>NO/I. testudinum</u>						
P1 <u>Acanthophora spp</u>						
P1 <u>Thalassia testudinum</u>						
C1 <u>Excorallana tricornis</u>		x				x
C1 <u>Ihor floridanus</u>		x				x
C1 zooplancton		x				
C1 peces chicos				x		
C2 <u>Haemulon plumieri</u>					x	x
C2 paguroideos						x
C2 <u>Achirus lineatus</u>				x		
C3 <u>Forichthys porosissimus</u>				x	x	
C3 <u>Melonena melonena</u>				x		
C3 <u>Syngnathus scovelli</u>				x		

CUADRO 12. Categorías tróficas y grupos funcionales de Sabancuy analizados isotópicamente en la época de nortes. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(P1)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 <u>Rhizophora mangle</u>						
P1 materia orgánica sedimentaria						
P1 fitoplancton						
P1 <u>Halodule wrightii</u>						
P1 detrito						
P1 <u>NO/I. testudinum</u>						
P1 <u>Acanthophora spp</u>						
P1 <u>Thalassia testudinum</u>						
C1 <u>Gammarus mucronatus</u>		x				x
C1 <u>Taphromysis bowmani</u>		x				x
C1 zooplancton		x				
C2 <u>Palaemonetes octaviae</u>		x				x
C2 <u>Penaeus duorarum juvenil</u>		x				x
C2 <u>Hippolyte zostericola</u>						x
C3 (no se colectaron)						

Variación temporal en Sabancuy

Los valores isotópicos de la fauna registrados para las tres épocas del año en Sabancuy variaron de -15.8 a -12.1 ‰ en la época seca, de -17.2 a -11.6 ‰ en la de lluvias y de -17.1 a -14.8 ‰ en la de nortes.

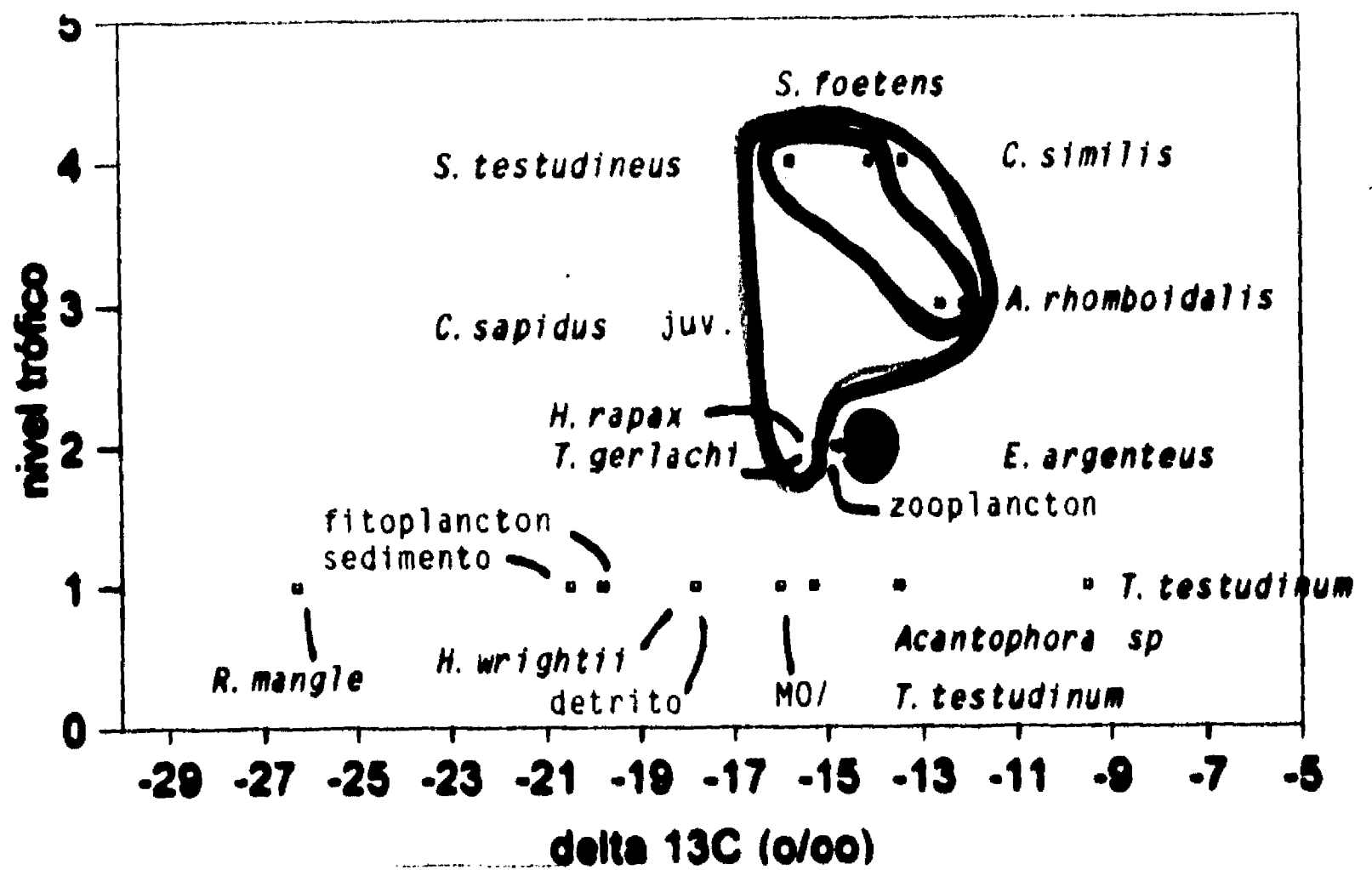


Figura 8a. comunidad Ba. Amarillos: planctófago, Verdes: herbívoro, Rojos: carnívoro, Azules: piscívoro, Naranjos: omnívoro.

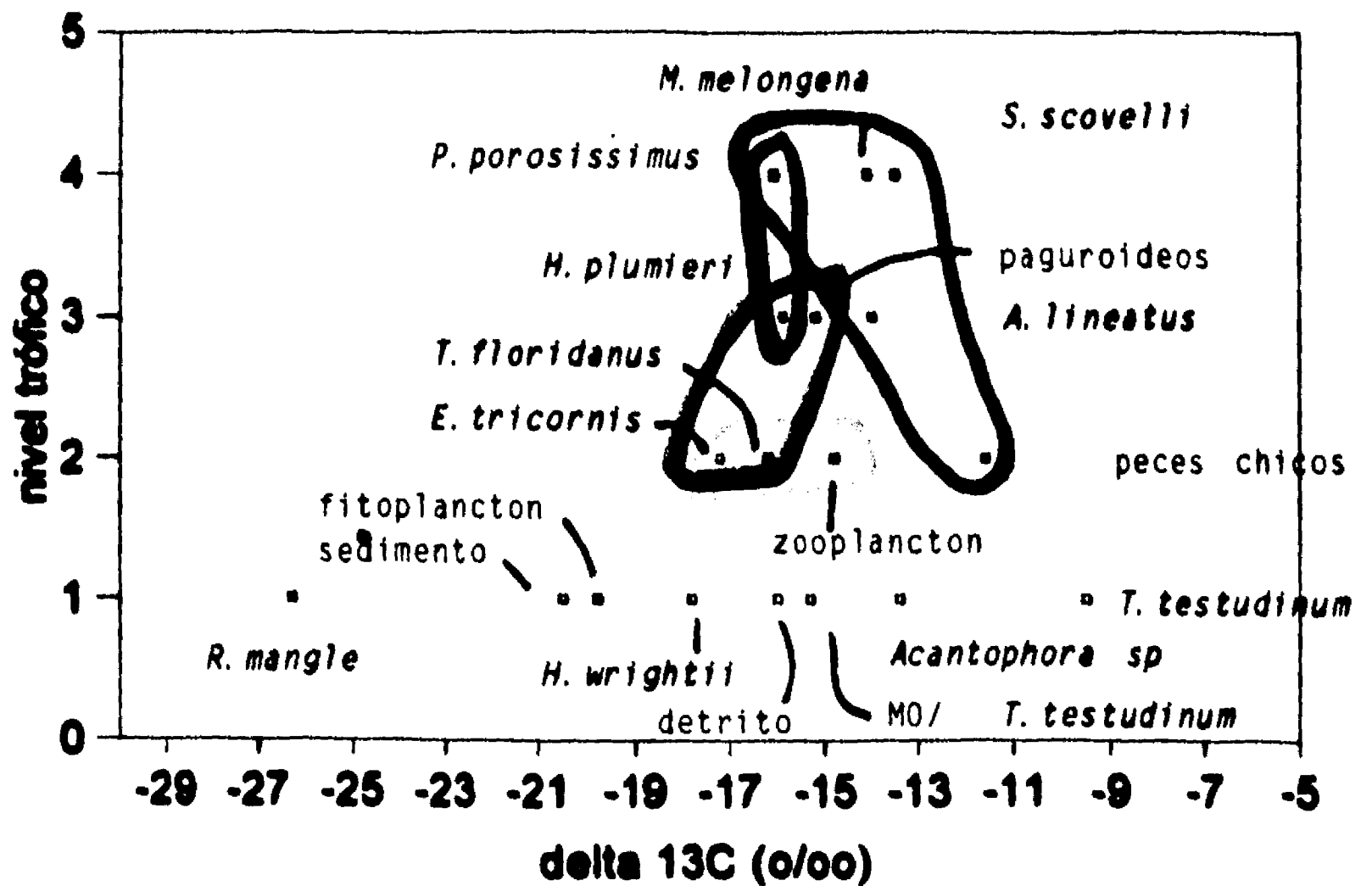


Figura 8b. comunidad Bb. Amarillos: planctófago, Verdes: herbívoro, Rojos: carnívoro, Azules: piscívoro, Naranjos: omnívoro.

FALLA DE ORIGEN

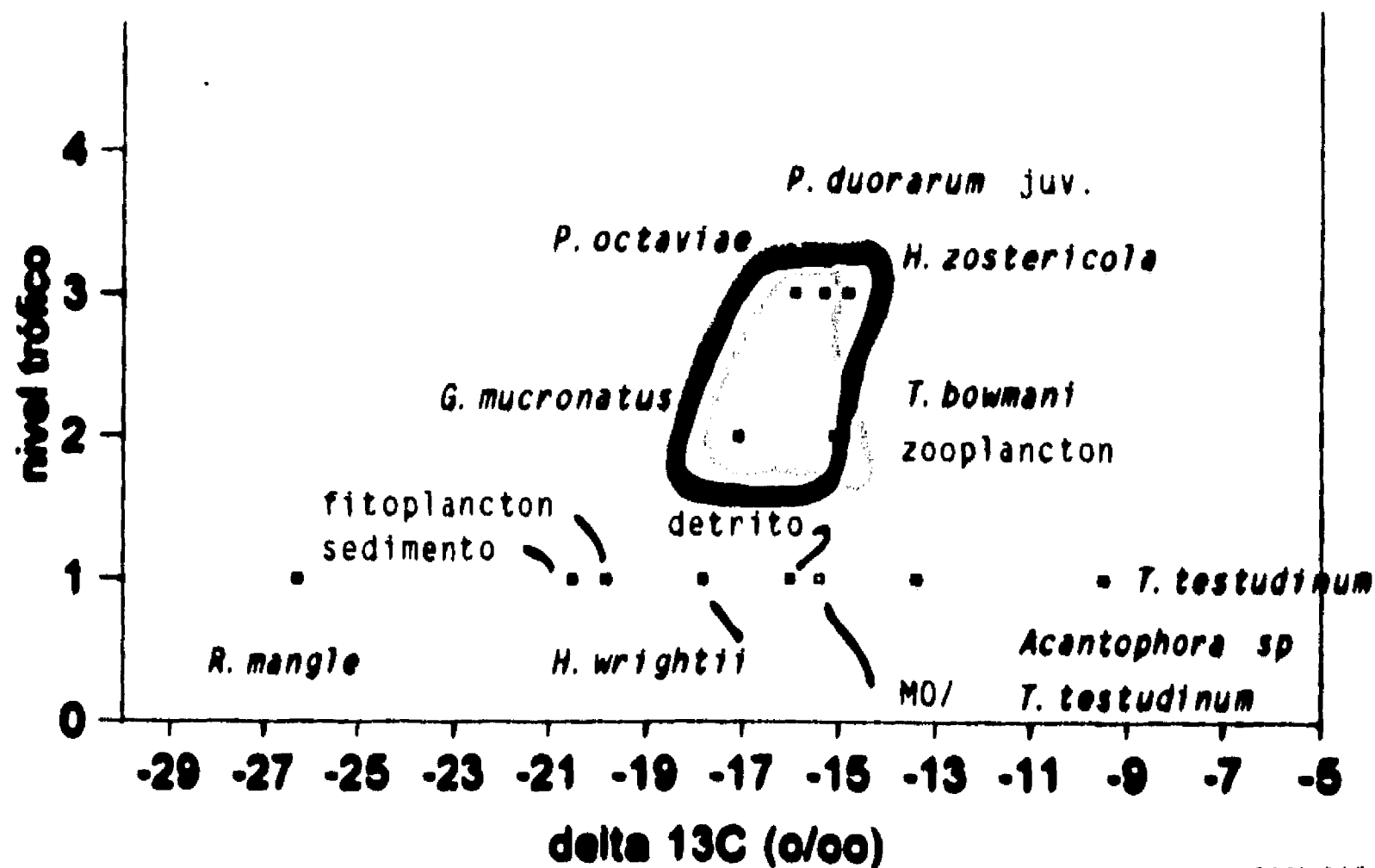


Figura 8c
comunidad

Amarillo: planctófago, Verde: herbívoro, Rojo: carnívoro, Azul: piscívoro, Morado: omnívoro.

Comparación espacial de los componentes comunitarios dominantes de las cuatro localidades estuarinas.

El intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ de las cuatro localidades y tres épocas del año fue de -28.3 a -7.9 ‰. La composición específica y el número de productores primarios, incluyendo a la materia orgánica sedimentaria, detrito y MO/ *T. testudinum*, analizados en cada localidad fueron similares, siendo seis en Atasta y Balchacah, siete en El Cayo y ocho en Sabancuy. Entre los productores primarios, los registros más negativos pertenecen a *R. mangle* (-26.3 a -28.3 ‰) y los menos negativos a *T. testudinum* (-9.5 a -13.4 ‰). Por su parte, los registros de la fauna variaron de -25.6 a -18 ‰ en Atasta, de -24.9 a -15.3 ‰ en Balchacah, de -20.2 a -7.7 ‰ en El Cayo y de -17.2 a -11.6 ‰ en Sabancuy, encontrándose los registros de Atasta y Balchacah hacia el extremo negativo del intervalo de valores y los de El Cayo y Sabancuy hacia el extremo positivo. Lo anterior concuerda con los resultados del análisis estadístico en donde los promedios isotópicos de los componentes comunitarios dominantes de las cuatro localidades fueron significativamente diferentes (ANDEVA, $p < 0.05$), resultando en la formación de los pares Atasta-Balchacah y El Cayo-Sabancuy (DMSH*, $p < 0.05$).

Categorías tróficas.

Los grupos funcionales presentaron una distribución similar con respecto a las categorías tróficas en las cuatro localidades y tres épocas, de manera que en general los detritívoros y los planctófagos correspondieron a los C1 y C2, los herbívoros a los C1, los carnívoros y los omnívoros a los C1, C2 y C3, y los piscívoros a los C2 y C3. Dicha distribución forma un patrón

FALLA DE ORIGEN

general en el grupo los animales. Funcionarios de hábitos alimentarios

general en el que los grupos funcionales de hábitos alimentarios más sencillos corresponden a la categoría trófica de los C1 y los de hábitos más complejos a la de los C3 (Cuadros 1-12, Figs. 5a-8c).

II. SONDA DE CAMPECHE

Variación espacial y temporal.

Con excepción de los registros isotópicos, no se detectaron diferencias en los parámetros ambientales en la escala temporal. En la escala espacial por áreas sólo se registró un gradiente en el contenido de carbonatos de mayor en la Zona B ($x=56.9\%$) a menor en la Zona A ($x=36.6\%$). En la escala espacial con respecto a la profundidad se definieron tres niveles en la plataforma interna: (I) de 18 a 21 m, (II) de 28 a 34 m y (III) de 42 a 56 m (Tabla 6) y se detectaron varios gradientes: 1) la temperatura disminuyó de 24.9°C en promedio en (I), a 23.9°C en (II) y a 21.6°C en (III); 2) el contenido de materia orgánica sedimentaria aumentó de 10.6% en promedio en (I), a 16.4% en (II) y a 18.5% en (III) y 3) el contenido de carbonatos en el sedimento disminuyó de 64.5% en promedio en (I), a 39.1% en (II) y a 41% en (III). En contraste, se registró una variación mínima para la salinidad (de 36.3 a 36.9%) y no se definió un gradiente para la textura del sedimento (de 84.4 a 99.6% de limo-arcilla).

La composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria fluctuó de -20.6 a -17.8% , la del zooplankton de -19.2 a -18.5% y la de la macrofauna de -16 a -13.9% . (Tabla 7). Los registros isotópicos de cada localidad se promediaron para definir las variaciones en las escalas temporal y espaciales. La variación temporal fue de -15.3% en agosto, -16% en diciembre y -17% en abril-mayo. Dichos registros no permitieron establecer tendencias debido al reducido número de datos. La variación espacial por áreas y con respecto a la profundidad se refleja en los gradientes hacia valores más negativos de este (-15.8%) a oeste (-16.5%) y de menor profundidad (-15.3%) a mayor profundidad (-16.6%).

Los componentes faunísticos que se analizaron isotópicamente constituyeron el 5.4% de los registrados en la Zona A y el 4.5% de los registrados en la Zona B (Anexo 5).

Variación espacial de los componentes comunitarios analizados.

La información sobre los componentes comunitarios analizados de cada zona se presenta con respecto a las categorías tróficas y los grupos funcionales en los cuadros y en los diagramas de $\delta^{13}\text{C}$ vs nivel trófico de la Zona A (Cuadro 13, Fig. 9) y la Zona B (Cuadro 14, Fig. 10), incluyendo la información isotópica en los diagramas, al igual que en el caso de las localidades estuarinas. El orden de los componentes de cada categoría trófica en los cuadros corresponde a un aumento en el $\delta^{13}\text{C}$.

Zona A. CUADRO 13. Categorías tróficas y grupos funcionales de la Zona A analizados isotópicamente. Símbolos: D detritívoro, P1 planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(P1)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 materia orgánica sedimentaria						
C1 zooplanton		x				
C1 <i>Sicyonia dorsalis</i>					x	x
C2 <i>Penaeus setiferus</i>						x
C2 <i>Penaeus duorarum</i>					x	x
C2 <i>Penaeus aztecus</i>						x
C2 <i>Callinectes similis</i>						x
C2 <i>Stenotomus caprinus</i>				x	x	
C2 <i>Arius felis</i>				x	x	
C3 <i>Squilla empusa</i>				x	x	
C3 <i>Cynoscion nothus</i>				x	x	

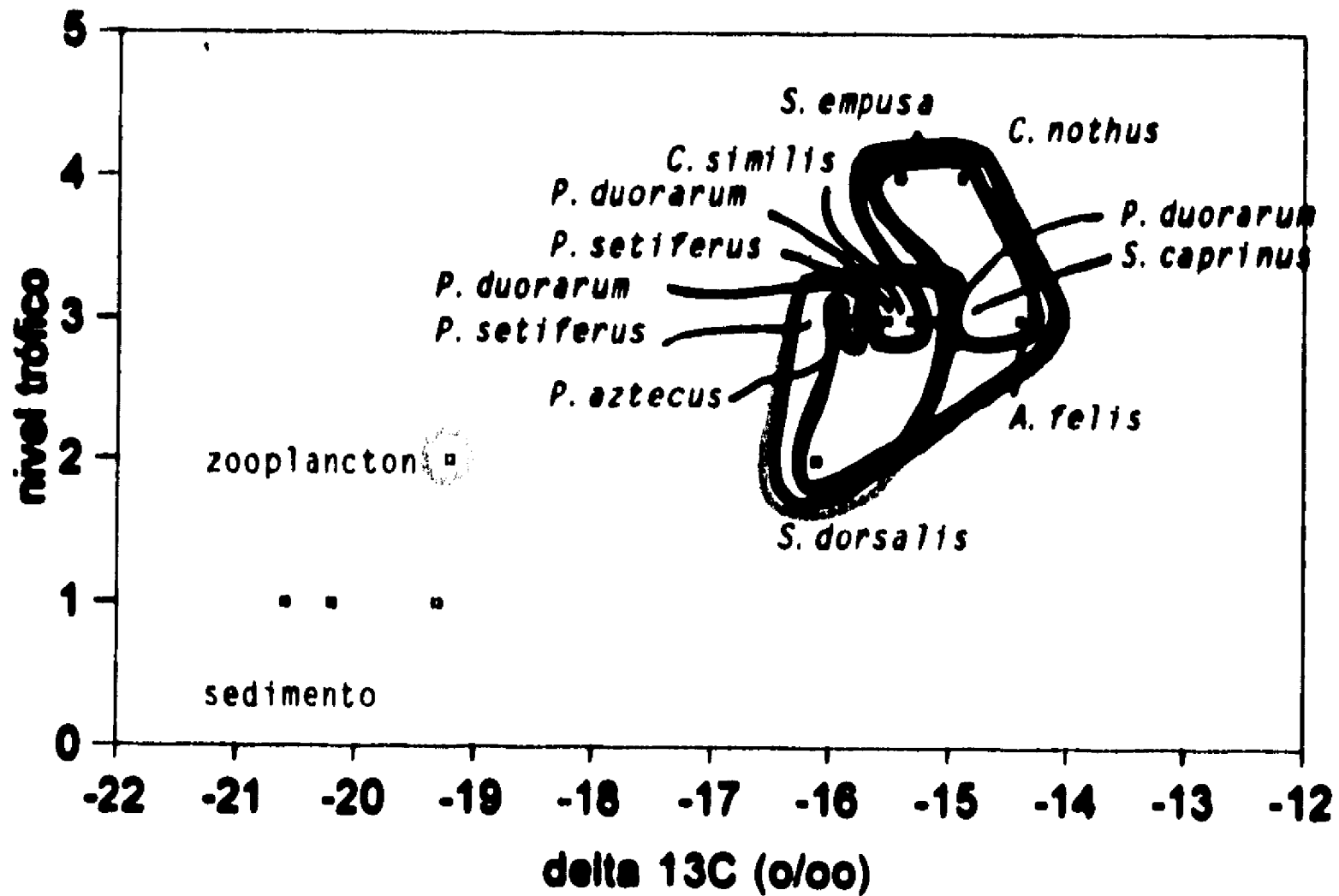


Figura 9. Estructura trófica de algunos componentes comunitarios de la Zona A de la Sonda de Campeche. Café: detritívoro, Amarillo: planctófago, Verde: herbívoro, Rojo: carnívoro, Azul: piscívoro, Morado: omnívoro.

FALLA DE ORIGEN

Zona B.

Zona B.

CUADRO 14. Categorías tróficas y grupos funcionales de la Zona B analizados isotópicamente. Símbolos: D detritívoro, Pl planctófago, H herbívoro, C carnívoro, Ps piscívoro, O omnívoro, P1 productor primario, C1 consumidor primario, C2 consumidor secundario, C3 consumidor terciario.

	(D)	(Pl)	(H)	(C)	(Ps)	(O)
P1 materia orgánica sedimentaria						
C1 zooplancton		x				
C1 <i>Trachypenaeus similis</i>				x		
C1 <i>Portunus spinimanus</i>					x	x
C2 <i>Penaeus duorarum</i>					x	x
C2 <i>Petrochirus diogenes</i>						x
C2 <i>Penaeus setiferus</i>						x
C2 <i>Callinectes similis</i>						x
C3 <i>Squilla empusa</i>				x	x	

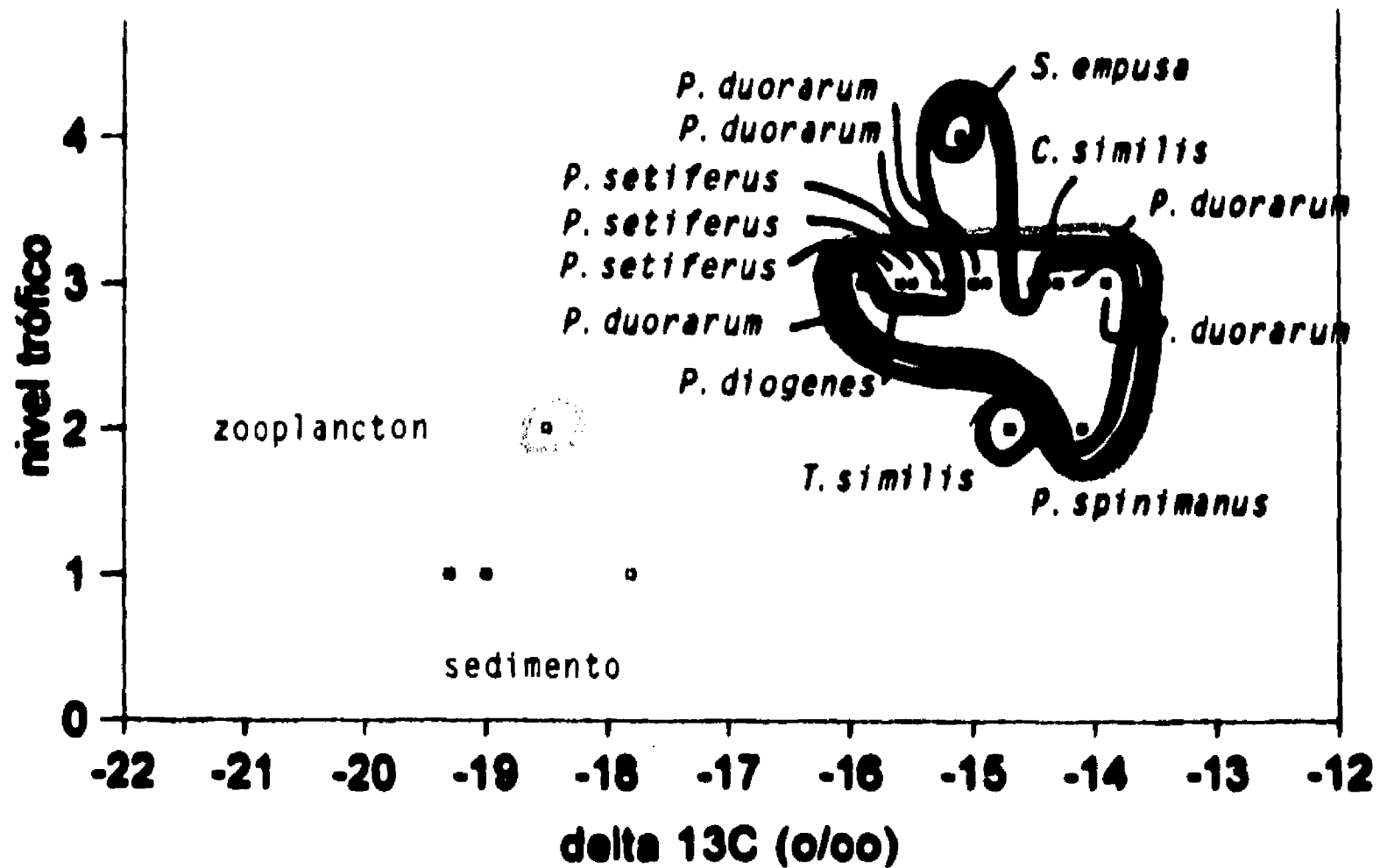


Figura 10.

de la Zona B de la Sonda de Campeche. Café: detritívoro, Amarillo: planctófago, Verde: herbívoro, Rojo: carnívoro, Azul: piscívoro, Morado: omnívoro.

Comparación espacial de los componentes comunitarios analizados de las zonas A y B.

Las zonas A y B de la Sonda de Campeche difieren poco en cuanto a la composición isotópica dado que los intervalos de $\delta^{13}C$ fluctuaron de -20.6 a -14.4 ‰, con una diferencia isotópica de 6.2 ‰, y un promedio de -16.5 ‰, en la Zona A, y de -19.3 a -13.9 ‰, con una diferencia isotópica de 5.4 ‰, y un promedio de -15.8 ‰, en la Zona B. La distribución de registros más negativos en la Zona A y menos negativos en la Zona B refleja el efecto que

FALLA DE ORIGEN

tienen los carbonatos del sedimento sobre la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria. Los valores más negativos correspondieron a la materia orgánica sedimentaria y los menos negativos a la fauna.

Las diferencias más marcadas se registraron para la materia orgánica sedimentaria con -20.6 a -19.3 ‰ en la Zona A y -19.3 a -17.8 ‰ en la Zona B y para el zooplancton con -19.2 ‰ en la Zona A y -18.5 ‰ en la Zona B, mientras que la macrofauna analizada fue similar en las dos zonas con -16 a -14.4 ‰ en la Zona A y -15.9 a -13.9 ‰ en la Zona B. Por otra parte, la marcada diferencia en composición isotópica entre la materia orgánica sedimentaria y zooplancton, y la macrofauna es característica de ambientes marinos costeros y responde al enriquecimiento en ^{13}C de la fauna con respecto al plancton.

Categorías tróficas.

Los grupos funcionales que se registraron para las zonas A y B de la Sonda de Campeche presentaron una distribución similar con respecto a las categorías tróficas, de manera que los planctófagos correspondieron a los C1, los carnívoros y los piscívoros a los C1, C2 y C3, y los omnívoros a los C1 y C2. Los grupos de los detritívoros y herbívoros no fueron representados entre los consumidores marinos, lo cual se puede atribuir a que las cantidades de detrito en la plataforma continental son relativamente insignificantes en comparación con los sistemas estuarinos (Cuadros 13,14, Figs. 9,10).

Comparación de las cuatro localidades estuarinas y las dos zonas marinas.

Los intervalos de los registros isotópicos de las cuatro localidades estuarinas fueron mayores que los de las dos zonas marinas, quedando los intervalos marinos dentro de los estuarinos (Fig. 11).

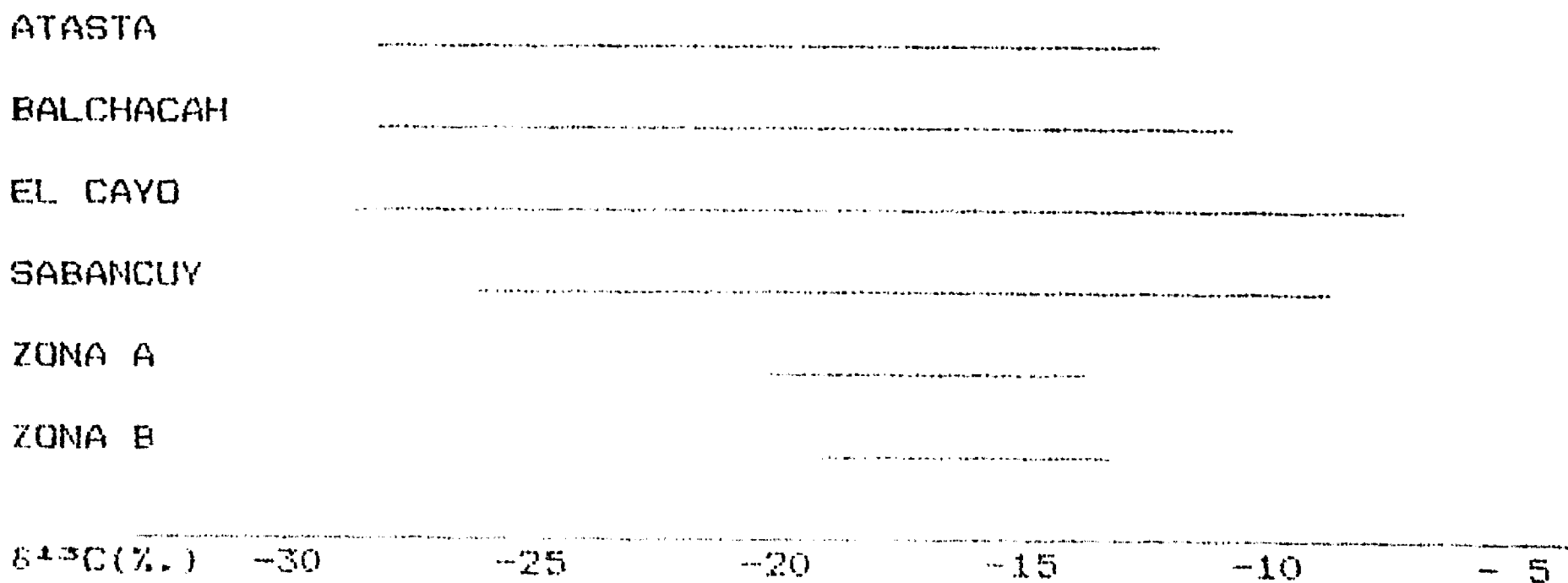


Figura 11. Intervalos isotópicos de los componentes dominantes de las cuatro localidades estuarinas y las dos zonas marinas.

FALLA DE ORIGEN

La composición isotópica de la fauna permitió observar dos aspectos: 1) existe un gradiente isotópico de valores más negativos al oeste y sur de la laguna (en Atasta y Balchacah), a valores menos negativos al norte y este del sistema (en El Cayo y Sabancuy) y en las dos zonas marinas y 2) los registros de las cuatro localidades estuarinas presentaron una diferencia isotópica máxima de 17.7 %, marcadamente mayor que la máxima de las dos zonas marinas de 5.3 %.

La dispersión de valores isotópicos es mayor en el nivel trófico I que en los niveles superiores y se expresa en una relación exponencial. Dicha dispersión es más marcada en las comunidades estuarinas (de 15.9 % en el NT1 a 3.5 % en el NT4) que en las marinas (de 1.4 % en el NT1 a 0.3 % en el NT4) y responde a la integración que llevan a cabo los consumidores al ingerir su dieta.

Entre los consumidores, se presentó un mayor número de grupos funcionales en cada categoría trófica en las localidades estuarinas que en las zonas marinas, dado que se registraron en general 5 en C1, 5 en C2 y 3 en C3 en las primeras, y 4 en C1, 3 en C2 y 2 en C3 en las segundas.

DISCUSION

I. LAGUNA DE TERMINOS

Variación ambiental espacial.

La variación espacial de la salinidad indica que Atasta y Balchacah son localidades meso-polihalinas influenciadas por los aportes dulceacuicolas de los rios Palizada y Chumpán respectivamente, mientras que las localidades de El Cayo y Sabancuy son poli-euhalinas dado el flujo de agua marina que ingresa por la Boca de Puerto Real y el Estero de Sabancuy.

La distribución espacial de los grupos texturales y del contenido de materia orgánica y de carbonatos en el sedimento de la laguna definida en este estudio coincide con la descrita por Yáñez (1963), Phleger y Avala-Castañares (1971), Cruz-Orozco (1980) y Raz-Guzman y de la Lanza (1991). La región occidental se caracteriza por sedimentos aluviales, limo-arcillosos, ricos en materia orgánica y pobres en carbonatos (Tabla 1) que provienen de los aportes del Rio Palizada acarreados a través de la planicie costera del estado de Tabasco. La región oriental presenta sedimentos biogénicos, arenosos y carbonatados (Tabla 1) como resultado de los aportes de arena de origen marino acarreada desde la plataforma continental de Yucatán y Campeche por la corriente litoral a través de la Boca de Puerto Real y depositada a lo largo del margen interno de la Isla del Carmen. Asimismo, el material calcáreo transportado por el Rio Candelaria desde la terraza caliza de Yucatán y Campeche contribuye en menor grado a las características sedimentarias de la laguna (Yáñez, 1963). En esta zona también se observan sedimentos limo-arcillosos que se depositan en las praderas de vegetación acuática como resultado

de la disminución de la velocidad de la corriente dentro de las praderas, la colecta de partículas suspendidas y la formación y retención de partículas producidas dentro de las praderas (Phillips, 1980; Zieman, 1982).

La variación espacial del $\delta^{13}\text{C}$ sedimentario se registró con los valores más negativos en Atasta (Tabla 1), característicos de zonas de baja salinidad y materia orgánica de origen continental enriquecida en ^{13}C , los intermedios en Balchacah y Sabancuy (Tabla 1) y los valores marcadamente menos negativos en El Cayo (Tabla 1), lo cual es común en ambientes euhalinos con aportes autóctonos de materia orgánica típicamente estuarina y sedimentos calcáreos, ambos enriquecidos en ^{13}C (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991).

Asimismo, la composición isotópica de los componentes comunitarios de las cuatro localidades definió un gradiente espacial con los registros más negativos en Atasta (Tabla 2), los intermedios en Balchacah y Sabancuy (Tablas 3,5) y los menos negativos en El Cayo (Tabla 4). Dicho gradiente es el reflejo del efecto que tiene la salinidad sobre la composición isotópica del HCO_3^- , de los productores primarios y de los consumidores, consecutivamente. A menor salinidad (Atasta) el $\delta^{13}\text{C}$ del HCO_3^- que es utilizado como sustrato fotosintético es más negativo (-5 a -10 ‰) y, por lo tanto, el $\delta^{13}\text{C}$ de la vegetación acuática y circundante también, mientras que a mayor salinidad (El Cayo) el $\delta^{13}\text{C}$ del HCO_3^- es menos negativo (0 ‰) y el $\delta^{13}\text{C}$ de la vegetación igualmente (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991).

La agrupación de los promedios isotópicos de los componentes dominantes de las localidades de Atasta-Balchacah por una parte, y de El Cayo-Sabancuy por otra, responde a las características ambientales, isotópicas y comunitarias de cada una de estas regiones en el sistema.

Variación ambiental temporal.

La variación temporal de la temperatura y salinidad se relaciona con las épocas climáticas seca, de lluvias y de nortes características de la región, el balance entre la precipitación anual (366.6-1915 mm) y la evaporación anual (1055.9-2274.5 mm) y los aportes de agua dulce de los sistemas fluviales que desembocan en la laguna (escurrimiento medio anual= Río Candelaria: 15777 millones m^3 , Río Chumpán: 1368 millones m^3 y Río Palizada: sin registro, Yáñez, 1963). Las máximas temperaturas y salinidades de agosto de 1984 (Tabla 1) son el resultado de la temperatura ambiental elevada que se registra durante el verano en la zona (30°C) y el efecto retrasado de los aportes de agua dulce acarreados desde la sierra y planicie costera hasta la laguna, mientras que las mínimas en noviembre de 1984 (Tabla 1) reflejan el descenso de la temperatura ambiental como resultado del fenómeno meteorológico denominado "nortes" (23°C) y el mismo efecto retrasado de los aportes de agua dulce a la laguna junto con las lluvias causadas por los nortes. Con respecto al efecto retrasado de las lluvias en la laguna, Yáñez-

Correa (1971) registró la menor precipitación en marzo y abril y la mayor en septiembre y octubre, lo cual da como resultado que las condiciones climáticas en agosto sean similares a las de la época seca.

La salinidad y la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria se han registrado con una variación temporal similar (Raz-Guzman, 1987), mientras que la temperatura del agua no influye sobre las características isotópicas del sistema. Los valores más negativos del $\delta^{13}C$ sedimentario de marzo y noviembre de 1984 (Tabla 1) responden al aporte de materiales terrígenos enriquecidos en ^{13}C que son acarreados a la laguna por los sistemas fluviales, particularmente a finales de la época de lluvias (septiembre-octubre) cuando se registran las mayores descargas de sedimentos terrígenos del Río Palizada a la laguna (Yáñez-Correa, 1971). Lo anterior contrasta con los valores menos negativos de agosto de 1984 y marzo de 1988 (Tabla 1) que reflejan la composición isotópica de la materia orgánica autóctona aportada por la vegetación acuática que se establece en la laguna (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991). El decremento en la descarga de sedimentos terrígenos que Yáñez-Correa (1971) registró en mayo como resultado de la época seca también puede contribuir al $\delta^{13}C$ más pesado, así como un retraso en el efecto de las lluvias sobre la laguna o una época de lluvias de corta duración (Sánchez, N., com. pers.).

A partir de los resultados obtenidos de la caracterización ambiental isotópica de Laguna de Términos (Raz-Guzman, 1987) se plantearon las dos hipótesis de esta investigación.

Hipótesis #1.

La hipótesis de trabajo #1 plantea que las localidades estructuralmente sencillas (basadas en el detrito) tienen una riqueza específica baja y un número reducido de niveles tróficos, mientras que las complejas (con vegetación acuática) tienen una riqueza específica mayor y más niveles tróficos. La información vertida en los diagramas de $\delta^{13}C$ vs nivel trófico (Figs. 5a-8c) permitió rechazar el planteamiento en cuanto al número de niveles tróficos dado que las cuatro comunidades se caracterizaron por un número similar de niveles en cada una de las épocas del año, siendo éste de tres en promedio en las épocas seca y de lluvias, y de dos en la de nortes. Lo anterior se debe a que el número de muestras analizadas en la época de nortes fue menor que el de las otras dos épocas.

La constancia en el número de niveles tróficos en las cuatro localidades estuarinas concuerda con el número máximo posible registrado para las comunidades, lo cual ha sido ampliamente discutido en la literatura. La mayor parte de las cadenas alimentarias tiene una longitud de tres a cuatro niveles tróficos, pocas tienen cinco o seis y las cadenas con sólo dos niveles frecuentemente representan estudios incompletos (Pimm, 1991). En los estudios sobre la estructura de las comunidades, la pregunta ha sido porqué son tan cortas las cadenas alimentarias.

FALLA DE ORIGEN

A la fecha, el factor que regula el número máximo de niveles tróficos no ha sido definido y es posible que actúen varios factores a la vez. Dichos factores han dado origen a las hipótesis sobre (1) la cantidad de energía que fluye a través de una comunidad, (2) la relación entre estabilidad, complejidad, fragilidad y resiliencia en una comunidad y (3) la talla, forma y conducta de los depredadores (Begon et al., 1987).

(1) La hipótesis del flujo de energía. Se ha argumentado por mucho tiempo que las cuestiones energéticas determinan el número de niveles tróficos que un ambiente puede sostener. Solamente una fracción pequeña de la energía solar es fijada en la fotosíntesis y se encuentra disponible como alimento vivo para herbívoros o como alimento muerto para detritívoros. La cantidad de energía disponible para consumo es considerablemente menor que la fijada por las plantas, como resultado del trabajo efectuado por éstas para su crecimiento y mantenimiento, y de las pérdidas inherentes a todo proceso de conversión de energía. Cada eslabón alimentario entre los heterótrofos se caracteriza por el mismo fenómeno, en el que un mínimo de 1 % y un máximo de 30 % de la energía consumida en un nivel trófico se encuentra disponible como alimento para el siguiente nivel. Por lo tanto, en teoría, los tres o cuatro niveles tróficos existentes en las comunidades se deben a limitaciones energéticas, ya que otro nivel trófico no podría ser sostenido por la energía disponible (Begon et al., 1987).

Asimismo, existe una relación entre la producción primaria y la estructura de la comunidad con respecto a la diversidad, ya que ésta es mayor en regiones productivas y menor en regiones pobres. Lo anterior resulta en una cantidad de energía similar y un número similar de niveles tróficos en las cadenas alimentarias de regiones productivas y no productivas (Begon et al., 1987).

(2) La fragilidad dinámica de las redes tróficas. Otro factor a considerar es la resiliencia de las comunidades y el efecto que tienen las perturbaciones sobre éstas. Pimm y Lawton (1977) demostraron que las redes con cadenas alimentarias largas experimentaban fluctuaciones poblacionales tan severas que la extinción de depredadores tope era más probable en éstas que en las redes con cadenas alimentarias cortas. En general, las cadenas alimentarias cortas son más resilientes, persisten en ambientes menos predecibles y se encuentran más comúnmente en la naturaleza (Begon et al., 1987).

(3) Las limitaciones con respecto a la talla, forma y conducta de los depredadores. En general, los depredadores son más grandes que sus presas y la talla aumenta en cada nivel trófico sucesivo. Los carnívoros pueden alimentarse en diferentes niveles tróficos de la cadena alimentaria: (1) de herbívoros con la ventaja de recibir una cantidad mayor de energía como resultado de un número mínimo de pasos con pérdida de energía y la desventaja de que se intensifica la competencia y (2) de carnívoros con la ventaja de

FALLA DE ORIGEN

que se reduce dicha competencia. Sin embargo, los depredadores tope por lo general no se limitan a alimentarse solamente del nivel trófico inferior al suyo, dado que las presas en dicho nivel son más grandes, agresivas y escasas que las de niveles inferiores. La situación más probable es que los depredadores se alimenten de presas que sean del tamaño adecuado y se encuentren en el lugar y el momento correcto, independientemente de su nivel trófico, si los depredadores son suficientemente grandes, móviles y agresivos para efectuar la captura. Si lo anterior se cumple, las cadenas alimentarias serán frecuentemente más cortas (Begon *et al.*, 1987).

La hipótesis #1 si se cumple con respecto a la relación entre la complejidad y la riqueza específica ya que el número de componentes comunitarios fue menor en Atasta en donde hay poca vegetación acuática (66 componentes, Anexo 1), ligeramente mayor en Balchacah en donde se encuentran macroalgas y bajas densidades de pastos (69 componentes, Anexo 2) y marcadamente mayor en El Cayo en donde se establecen grandes extensiones de pastos marinos (107 componentes, Anexo 3). Excepción a lo anterior es el caso de Sabancuy en donde la complejidad estructural es alta como resultado de la presencia de fanerógamas marinas, macroalgas y mangles, y la riqueza específica registrada es baja, lo cual se puede deber a la escasez de estudios efectuados en la localidad (35 componentes, Anexo 4).

Con respecto a la relación hábitat-comunidad, la heterogeneidad o variación espacial del hábitat y la complejidad estructural del hábitat dan como resultado el establecimiento de comunidades complejas, y no un número mayor de niveles tróficos. Estudios anteriores han comprobado que la primera afecta la estructura de la comunidad (Levine y Paine, 1974) e incrementa la diversidad, y la segunda favorece una mayor abundancia de organismos infaunales y epifaunales (Virnstein, 1987). Diversos autores han registrado un aumento similar en las comunidades faunísticas de sustratos suaves con respecto a la abundancia (Stoner, 1980, 1983), riqueza específica (Heck y Wetstone, 1977), riqueza específica y densidad (Lewis y Stoner, 1983), densidad (Summerson y Peterson, 1984) y diversidad (Homziak *et al.*, 1982) como respuesta al incremento en la densidad y biomasa de la vegetación acuática. Asimismo, se ha registrado una mayor abundancia, riqueza específica y densidad en la fauna de sustratos rocosos con macroalgas, en donde una mayor complejidad florística resulta en un decremento en la depredación por cangrejos y peces, una mayor cantidad de alimento y una mayor superficie para los organismos bentónicos (Dean y Connell, 1987).

La proporción de los componentes comunitarios analizados isotópicamente en este trabajo (de 15.6 a 39.6 %) se considera representativa de los componentes dominantes de las comunidades estuarinas. Lo anterior se fundamenta en que el porcentaje de especies dominantes en las comunidades de sistemas estuarinos similares a Laguna de Términos varía de 12 a 31 %, mientras que el de las ocasionales constituye del 61 al 69 % (Barba-Macias,

FALLA DE ORIGEN

1992; Sánchez y Raz-Guzman, 1993; Licona y Moreno, 1995). Excepción a lo anterior son los porcentajes elevados registrados para Sabancuy (de 48.6 a 100 %), los cuales son el resultado de la selección que se llevó a cabo sobre del material colectado previamente al análisis isotópico.

Se ha visto que a medida que aumenta el número de especies registradas en una comunidad, aumenta la proporción de especies ocasionales (Raz-Guzman y Sánchez, 1992a,1992b), disminuye la de especies dominantes y, por lo tanto, se reduce la de especies analizadas isotópicamente. Esto se observó en el porcentaje de muestras analizadas para cada una de las cuatro localidades, ya que los porcentajes menores se registraron para El Cayo (de 15.6 a 24.2 %) y los mayores para Sabancuy (de 48.6 a 100 %), siendo que la primera localidad ha sido bien estudiada y el número de especies registradas es alto (107 especies), y la segunda ha sido poco estudiada y el número de especies registradas es bajo (35 especies).

Variación espacial de los componentes comunitarios dominantes.

Los productores primarios de cada localidad se analizaron con respecto a su participación en la estructura trófica como fuentes de materia orgánica para los consumidores.

Atasta. Los componentes del primer nivel trófico de la localidad de Atasta que se analizaron isotópicamente incluyeron a la materia orgánica sedimentaria, detrito, fitoplancton, hojas de *I. testudinum*, *H. wrightii* y *R. mangle*, esta última como vegetación marginal (Cuadros 1,2,3).

Las características ambientales de Atasta, entre las que destacan el agua meso-polihalina (8-20 %), los sedimentos limo-arcillosos con alto contenido de materia orgánica, una turbidez elevada y grandes cantidades de detrito, no favorecen el establecimiento de praderas de pastos marinos en donde domina la fanerógama *I. testudinum*, siendo ésta una especie tropical con un intervalo óptimo de salinidad restringido a aguas poli-euhalinas (20-35 %, Phillips, 1980). Asimismo, su composición isotópica (-12.9 %) es muy positiva y característica de los pastos marinos enriquecidos en ^{13}C que forman extensas praderas al norte, noreste y sureste de la laguna en donde la salinidad es mayor (25-35 %) y la turbidez menor. Lo anterior, aunado a la distribución de la salinidad, tipo de sedimento, turbidez y foraminíferos que reflejan el patrón general de movimiento del agua hacia el oeste dentro de la laguna (Phleger y Ayala-Castañares, 1971) impulsado por los vientos, la circulación litoral y las mareas (Mancilla-Peraza y Vargas-Flores, 1980), indica que esta especie es transportada hacia el oeste de la laguna y no forma parte de la estructura trófica de Atasta. Su contribución puede ser a través del aporte de compuestos orgánicos solubles y la formación de detrito de alto valor nutricional, importante en la base de las redes tróficas detritívoras (Figs. 5a,5b,5c).

FALLA DE ORIGEN

En contraste, la composición isotópica de *H. wrightii* (-22.2 ‰) y su eurihalinidad permiten considerarla como residente de esta localidad aunque no forma grandes extensiones de vegetación densa. Phillips (1980) ha registrado a esta especie como tropical, pionera y adaptable, con una alta capacidad fisiológica para tolerar intervalos amplios de salinidad (de 10 a 60 ‰).

El litoral occidental de la laguna en donde se ubica la localidad de Atasta se caracteriza por grandes extensiones de manglar que se encuentran alrededor del sistema lagunar Pom-Atasta (Benítez et al., 1993). *R. mangle* contribuye principalmente a través de la caída de hojas que producen grandes cantidades de detrito como resultado de los procesos de descomposición (Odum et al., 1973). Dado que generalmente menos del 5% de la materia orgánica viva del mangle es consumido directamente por herbívoros como resultado del alto contenido de tejidos resistentes compuestos por celulosa, lignina, ceras y compuestos nocivos como taninos, la mayor parte de la materia orgánica permanece después de morir la planta. Los fragmentos de mangle rápidamente liberan compuestos orgánicos solubles (azúcares, almidones, ácidos orgánicos) de hasta 25% del peso seco inicial, lo cual favorece la colonización masiva por bacterias y mohos, aumentando el valor nutricional de las partículas, al tiempo que estas disminuyen de tamaño por el efecto de olas, corrientes de marea y organismos masticadores. El detrito que se forma constituye la base de las redes tróficas detritívoras que son características de los sistemas estuarinos (Odum et al., 1973). Lo anterior indica que *R. mangle* contribuye indirectamente a la productividad de la zona sin participar de forma directa en la red trófica de esta localidad, como se aprecia en los diagramas de $\delta^{13}C$ vs nivel trófico (Figs. 5a, 5b, 5c).

Entre los componentes faunísticos de Atasta destaca el cefalópodo *L. brevis* (Cuadro 2). La afinidad predominantemente marina de esta especie le permite distribuirse en las áreas de influencia marina de la laguna, las bocas de Puerto Real y del Carmen, y por lo tanto en Atasta (García-Cubas, 1981). La presencia de esta especie pelágica en las muestras colectadas con la red de arrastre camaronera no es extraña, dado que una alta proporción de los consumidores terciarios de los ambientes acuáticos no constituyen un componente permanente de las comunidades que visitan con fines de alimentación, como sucede con cangrejos, peces, aves y mamíferos marinos y terrestres (McLusky, 1989).

Balchacah. Los componentes del primer nivel trófico de Balchacah que se analizaron isotópicamente incluyeron a la materia orgánica sedimentaria, detrito, fitoplancton, *I. testudinum*, *G. cylindrica* y *R. mangle* (como vegetación marginal) (Cuadros 4, 5, 6). En esta localidad se presentó una situación similar a la de Atasta. Las condiciones meso-polihalinas (7-25 ‰) y las grandes cantidades de macroalgas rodofitas no favorecen el establecimiento permanente de praderas de *I. testudinum*, lo cual, junto con su composición isotópica (-11.6 ‰) y su intervalo óptimo de

salinidad (de 20 a 35 ‰; Phillips, 1980), indica que esta especie es transportada a Balchacah desde localidades al este y norte de la laguna en donde se establecen grandes extensiones de pastos marinos. Asimismo, la vegetación de *R. mangle* que se establece a lo largo del litoral sur de la laguna puede contribuir indirectamente a la productividad de esta zona a través de la caída de hojas y la producción de detrito de alto valor nutricional, importante en la base de las redes tróficas detritívoras (Odum et al., 1973). Los diagramas de $\delta^{13}C$ vs nivel trófico de Balchacah (Figs. 6a, 6b, 6c) reflejan el hecho de que *I. testudinum* y *R. mangle* pueden participar indirectamente en la estructura trófica de la comunidad de esta localidad, como ya fue descrito en el caso de Atasta.

El cefalópodo *L. brevis* también se registró en Balchacah (Cuadro 5), como resultado de su distribución estuarina que incluye el litoral aledaño a Laguna Victoria que se localiza a 6 km al oeste de Boca de Balchacah (García-Cubas, 1981) y de su marcada movilidad.

El Cayo. Los componentes del primer nivel trófico de El Cayo incluyeron a la materia orgánica sedimentaria, fitoplancton, *I. testudinum*, *H. wrightii*, *G. cilíndrica*, MO/T. *testudinum* y *R. mangle* (Cuadros 7, 8, 9). El Cayo se caracteriza por agua poli-euhalina (26-35%), una baja turbidez, grandes extensiones de praderas de vegetación acuática en donde se distribuyen tres especies de pastos marinos y macroalgas rodofitas, clorofitas y feofitas, y una alta diversidad faunística (Day et al., 1982). Los diagramas de $\delta^{13}C$ vs nivel trófico indican que dos de los productores primarios asociados a la localidad, *R. mangle* y *G. cilíndrica*, no forman parte de la red trófica (Figs. 7a, 7b, 7c), a pesar de encontrarse el primero al norte a lo largo del margen interno de la Isla del Carmen y el segundo entre la vegetación acuática de la localidad. A pesar de lo anterior, ambas especies pueden proporcionar nutrientes inorgánicos y orgánicos directamente o a través de la descomposición de su detrito, contribuyendo a la producción primaria fitoplanctónica y participando en las redes tróficas detritívoras, ya sea locales o regionales, a través del acarreo de materiales por las corrientes estuarinas y litorales.

Sabancuy. Los componentes del primer nivel trófico de Sabancuy que se analizaron isotópicamente incluyeron a la materia orgánica sedimentaria, detrito, fitoplancton, *I. testudinum*, *H. wrightii*, *Acantophora* spp, MO/T. *testudinum* y *R. mangle* (Cuadros 10, 11, 12). La localidad de muestreo en el Estero de Sabancuy se caracteriza por agua poli-euhalina (22-42%), bajos con vegetación acuática, grandes cantidades de materia orgánica floculada y suspendida, agua de color anaranjado como resultado de los taninos lixiviados por los mangles que se establecen densamente a lo largo de las orillas y un canal de navegación ancho (10 m) y profundo (3 m). La composición isotópica de *R. mangle*, la materia orgánica sedimentaria, el fitoplancton, *H. wrightii* y *I. testudinum*

FALLA DE ORIGEN

representada en los diagramas de $\delta^{13}C$ vs nivel trófico indica que estos productores primarios no participan en la red trófica de esta localidad (Figs. 8a,8b,8c). La contribución de cada uno de estos componentes a la producción de la zona puede estar enmascarada por la mezcla de materia orgánica de diferente composición isotópica que pueden injerir los consumidores, lo cual se tendría que comprobar utilizando los modelos de mezcla mencionados por Fry y Sherr (1984). Por otra parte, estas especies pueden participar a través de la aportación de nutrientes inorgánicos y orgánicos, como se mencionó en el caso de El Cayo.

Integración de la comparación espacial.

El número de productores primarios que se encuentra en una localidad responde a las condiciones ambientales particulares, principalmente de temperatura, salinidad, dinámica del agua, oxígeno disuelto, luz, profundidad, exposición, textura del sedimento y turbidez (Phillips, 1980; Zieman, 1982). El factor determinante para la presencia de vegetación acuática en las cuatro localidades del sistema de Laguna de Términos fue la salinidad, como se mencionó anteriormente, registrándose un mayor número de especies en las localidades con alta salinidad de El Cayo (7) y Sabancuy (8) y un menor número en las de baja salinidad de Atasta (6) y Balchacah (6).

El Cayo y Sabancuy sostienen comunidades más grandes y complejas que Atasta y Balchacah como resultado de la presencia de praderas de vegetación acuática que favorecen la heterogeneidad, complejidad cualitativa y alta producción primaria y secundaria (Heck y Wetstone, 1977; Stoner, 1980,1983; Homziak et al., 1982; Lewis y Stoner, 1983; Summerson y Peterson, 1984). Por otra parte, las praderas de vegetación acuática disminuyen la velocidad de las corrientes y la erosión, aumentan la sedimentación, estabilizan el sedimento, preservan la flora microbial en el sedimento y en la interface sedimento-agua, producen detrito y constituyen la base de las redes alimentarias detritívoras, proporcionan alimento directo para forrageadores y sustrato para grandes cantidades de epífitas, presentan una tasa de crecimiento elevada (300-600 g peso seco/m²/año sin raíces) y funcionan como bomba de los nutrientes fósforo y nitrógeno (den Hartog, 1977; Phillips, 1980), todo lo cual favorece la permanencia de dichas comunidades complejas.

Los registros isotópicos de los consumidores de Atasta y Balchacah (-25.6 a -18 %, y -24.9 a -15.3 %) se ubicaron hacia el extremo negativo del intervalo de valores, lo cual refleja (1) la composición isotópica de la materia orgánica enriquecida en ^{13}C proveniente de fuentes continentales y (2) el efecto del agua meso-polihalina característica de estas regiones sobre el HCO_3^- utilizado por los productores primarios (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991) (Figs. 5a-6c).

En contraste, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de El Cayo y Sabancuy (-20.2 a -7.9 ‰ y -17.2 a -11.6 ‰) fueron menos negativos como resultado de la relación que existe entre la composición isotópica de la fauna y (1) la materia orgánica procedente de la vegetación acuática enriquecida en ^{13}C , (2) el efecto del agua marina que ingresa por la Boca de Puerto Real y el Estero de Sabancuy sobre el HCO_3^- utilizado por la vegetación acuática (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991) y (3) el sedimento rico en carbonatos en donde las reacciones de intercambio isotópico entre el CO_2 gaseoso y las especies carbonatadas acuosas causan un enriquecimiento en ^{13}C en la materia orgánica sedimentaria (Faure, 1977) (Figs. 7a-8c).

Lo anterior indica una marcada diferencia entre la composición isotópica de los componentes del primer nivel trófico de las localidades al oeste y sur, y la de las localidades al norte y este de la laguna, y se confirma con la agrupación de los promedios isotópicos de Atasta-Balchacah por una parte y de El Cayo-Sabancuy por otra (ANDEVA, $p < 0.05$).

Variación temporal de los componentes comunitarios dominantes.

Los registros isotópicos de los componentes comunitarios de cada localidad variaron poco en el tiempo, en particular la materia orgánica sedimentaria y los productores primarios de los cuales depende, a su vez, la composición isotópica de los consumidores (Figs. 5a-8c). Lo anterior refuerza la característica de los isótopos estables como trazadores químicos.

Excepción a lo anterior son las esponjas (-17.3 ‰), Petrolisthes armatus (-18.8 ‰) y Anchoa mitchilli (-20.2 ‰) de hábitos filtradores, y el depredador Synodus foetens (-18.1 ‰) que fueron colectados en la época de lluvias en El Cayo y presentaron una composición isotópica más negativa que los otros componentes faunísticos de su comunidad (de -13.1 a -7.9 ‰) (Fig. 7b). Dicha composición isotópica puede ser el resultado de una mezcla del carbono orgánico procedente de R. mangle (-26.5 ‰) y I. testudinum (-13.4 ‰), los cuales se encuentran en los extremos del intervalo isotópico, dado que el promedio del $\delta^{13}\text{C}$ de los cuatro consumidores es de -18.6 ‰, y el de los dos productores es de -19.9 ‰. Lo anterior concuerda con la secuencia de valores isotópicos entre niveles tróficos definida experimentalmente por DeNiro y Epstein (1978).

También es posible que la materia orgánica ingerida por los consumidores provenga de otra localidad dado que algunas especies, particularmente los peces, tienen una movilidad considerable. Por ejemplo, la raya Urolophus jamaicensis se encuentra a lo largo del margen interno de la Isla del Carmen, tanto en praderas de I. testudinum como a la orilla del manglar. Esta especie es de hábitos alimentarios carnívoros e incluye en su dieta a cangrejos violinistas del género Uca (en un 12.5 %) que son abundantes en la zona intermareal del manglar (Yáñez-Arancibia y Amezcua-Linares, 1979). Dicha dieta puede conferirle al consumidor una composición isotópica más negativa que la

FALLA DE ORIGEN

característica de las comunidades de pastos marinos como resultado de la composición isotópica de los cecopodidos que se alimentan de materia orgánica enriquecida en ^{13}C en el manglar lo cual, sin embargo, debe ser comprobado. Se ha observado una similitud entre la composición isotópica de la fauna residente de manglares y marismas y la vegetación que consumen, como en el caso de los bivalvos y camarones peneidos de los manglares de la costa occidental de Malasia (Rodelli et al., 1984) y los cangrejos violinistas de la especie *Uca pugnax* de las marismas de Georgia (Haines, 1976).

Otro ejemplo lo constituye *Arius melanopus* que utiliza la región sur de Laguna de Términos para su reproducción y crianza. En septiembre-octubre, los juveniles y adultos migran hacia la Isla del Carmen (Lara-Domínguez et al., 1981) en donde se han registrado como omnívoros y piscívoros. Las especies que migran a través de la laguna pueden presentar una marca isotópica más negativa que refleje el $\delta^{13}\text{C}$ del carbono orgánico enriquecido en ^{13}C que fue ingerido anteriormente y, en consecuencia, la localidad de donde migraron. Lo anterior se basa en la síntesis de compuestos orgánicos que le dá al tejido muscular de los consumidores una memoria isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ del carbono de su dieta (Tieszen et al., 1983) como fue determinado para *Penaeus setiferus* por Raz-Guzman y de la Lanza (1993).

Por último, *S. foetens* se distribuye en una variedad de habitats, incluyendo zonas con vegetación y sin vegetación en El Cayo (Licón y Moreno, 1995) y la Sonda de Campeche (Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986). En consecuencia, esta especie presenta un espectro trófico amplio que incluye pastos marinos, macroalgas, nemátodos, anélidos poliquetos, moluscos, crustáceos peracáridos, *Sicyonia* spp y peces. Dado que los elementos consumidos pueden presentar composiciones isotópicas diferentes, los individuos de *S. foetens* pueden asimismo presentar una composición isotópica diferente de la característica de la localidad en la que fueron colectados.

II. SONDA DE CAMPECHE

Variación espacial y temporal.

El análisis de los parámetros ambientales definió condiciones oceanográficas características de la zona nerítica y plataforma continental de la Sonda de Campeche, las cuales han sido estudiadas en detalle por diversos autores (Yáñez-Correa, 1971; Emilsson, 1976; Campos-Castán, 1981; Sánchez-Gil et al., 1981; Lecuanda y Ramos, 1985; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986; Sánchez y Soto, 1987; Garda, 1990; de la Lanza, 1991).

Las comunidades que se establecen en la plataforma continental frente a Laguna de Términos incluyen especies de poríferos, moluscos, celenterados, ascidias, crustáceos, equinodermos y peces demersales (Anexo 5). Las muestras que se analizaron isotópicamente representan el 5.4 % y el 4.5 % de los componentes

comunitarios registrados para las zonas A y B de la Sonda de Campeche respectivamente, lo cual responde a que se colectaron muestras de referencia con fines comparativos y no con el objeto de caracterizar a las comunidades en su totalidad.

El único componente del primer nivel trófico que se analizó isotópicamente fue la materia orgánica sedimentaria (Cuadros 13,14). Su composición isotópica fue similar a la del zooplancton, mientras que el $\delta^{13}\text{C}$ promedio de la macrofauna fue mayor que el del zooplancton por 3.8 % en la zona A y 3.5 % en la zona B. Lo anterior responde al enriquecimiento en ^{13}C de la fauna marina con respecto al plancton y la materia orgánica particulada, lo cual ha sido registrado anteriormente (Fry et al., 1982). Las diferencias de 3.8 % y 3.5 % son similares a la de 3.6 % de Georges Bank, Atlántico NW (Fry, 1988) y 3.7 % del noroeste del Golfo de México (Fry et al., 1984).

Los valores isotópicos del zooplancton registrados aquí (-19.2 a -18.5 %) son similares a los de Fry et al. (1984) del noroeste del Golfo de México (-21.3 a -18.8 %) y mayores que los de Thayer et al. (1983) del norte del Golfo de México (-22.2 a -21.5 %). Las diferencias se pueden atribuir al método de análisis empleado, así como a la composición específica de las muestras que, en algunos casos, incluyen una alta proporción de fitoplancton.

La composición isotópica de los componentes comunitarios de la Sonda de Campeche (-16 a -13.9 %) se encuentra cercana a la registrada para especies similares de ecosistemas tropicales infralitorales basados en el fitoplancton de diferentes regiones geográficas. Entre éstos se encuentran los registros de -18 % (promedio) de Nicaragua (Fry et al., 1982), de -16.5 a -15.3 % del noroeste del Golfo de México (Fry et al., 1984) y de -19.1 a -13.1 % de la costa occidental de Malasia (Rodelli et al., 1984). Lo anterior indica que la estructura trófica de las comunidades bentónicas de la Sonda de Campeche se basa en el fitoplancton.

Por otra parte, las praderas de vegetación acuática que se establecen en la zona infralitoral somera de la Sonda de Campeche pueden contribuir a la dieta de aquellos consumidores de la plataforma interna que presentan valores de $\delta^{13}\text{C}$ menos negativos (Tabla 7). Lo anterior ha sido registrado a través de los valores de los peces del arrecife coralino (-11.8 %) y de las praderas de vegetación acuática (-14.1 y -12.6 %) de Nicaragua y St. Croix que indican un consumo de carbono derivado de pastos marinos y macroalgas (Fry et al., 1982).

Comparación espacial de los componentes comunitarios analizados de las zonas A y B.

La Sonda de Campeche ha sido caracterizada isotópicamente por Soto et al. (1981) con valores de $\delta^{13}\text{C}$ sedimentario de -22.4 a -23.2 % en la facie terrígena, típicamente marinos de -20.5 a -

FALLA DE ORIGEN

21.9 %. en la zona intermedia frente a la laguna y de -19.8 %. en la facie carbonatada. Los autores atribuyen los primeros al carbono orgánico enriquecido en ^{13}C proveniente de los aportes terrígenos, urbanos e industriales acarreados por el sistema fluvial Grijalva-Usumacinta y el último a la influencia de los carbonatos en el sedimento. Las dos zonas definidas en este trabajo en función de la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria y fauna analizadas concuerdan con las dos zonas descritas en la literatura, a pesar de observarse promedios de $\delta^{13}\text{C}$ sedimentario más altos de -20 %. al oeste y -18.8 %. al este (Tabla 7).

La diferencia en la composición isotópica entre las zonas A al oeste ($x=-16.5$ %) y B al este ($x=-15.8$ %) puede indicar que existe un aporte de materia orgánica isotópicamente más negativa procedente de Laguna de Términos a la parte occidental de la Sonda, que se mezcla con la materia orgánica de origen marino resultando en un ligero enriquecimiento en ^{13}C en la materia orgánica sedimentaria de la Zona A ($x=-20$ %), en comparación con el de la Zona B ($x=-18.8$ %). Sin embargo, lo anterior se encuentra sujeto a la dinámica de las masas de agua costera y sus variaciones temporales, ya que por lo general la corriente litoral viaja en dirección al oeste.

Una característica ambiental que influye fuertemente en la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria es el contenido de carbonatos en el sedimento. Dado que la Sonda de Campeche se localiza en la zona de transición entre una facie carbonatada al este y una facie terrígena al oeste, el contenido de carbonatos en el sedimento determina un $\delta^{13}\text{C}$ sedimentario más positivo en la primera y uno más negativo en la segunda, lo cual se ve en los promedios de carbonatos y $\delta^{13}\text{C}$ más altos de 56.9 % y -18.8 %. en la Zona B y más bajos de 36.6 % y -20 %. en la Zona A. Sackett (1964) también encontró una relación directa entre el contenido de carbonatos y el $\delta^{13}\text{C}$ sedimentario. Lo anterior se debe a las reacciones de intercambio isotópico entre el CO_2 gaseoso y las especies carbonatadas acuosas que causan un enriquecimiento en ^{13}C en los carbonatos, y en consecuencia en la fracción orgánica del sedimento (Faure, 1977). Dado que dicha fracción orgánica del sedimento constituye una fuente importante de alimento para el grupo funcional de los detritívoros, su composición isotópica caracteriza la de los consumidores al mantener la señal isotópica más positiva en la facie carbonatada y más negativa en la facie terrígena, lo cual se refleja en los registros isotópicos de la fauna (Tabla 7).

Los datos de Soto et al. (1981) coincidieron con lo anterior al registrar valores de -23.3 a -18.2 %, característicos de especies que consumen carbono orgánico de origen biogénico, y dos valores de -27.2 % y -26.6 %, en la zona de plataformas petroleras que reflejan la depositación de hidrocarburos en el sedimento. Los registros isotópicos de la materia orgánica sedimentaria y fauna permiten identificar las fuentes de la materia orgánica que

sostienen las comunidades bentónicas, y constituyen una herramienta valiosa para definir el impacto de alteraciones ecológicas como aquellas que resultan de la exposición crónica al petróleo.

Con respecto a la variación espacial por profundidad, el gradiente definido por un contenido mayor de ^{13}C en aguas someras (-15.3 %) que en aguas más profundas (-16.6 %), así como la diferencia de 1.3 % entre estos dos promedios, coinciden con el gradiente y la diferencia de 1.2 % registrados por Fry (1988) en Georges Bank. Fry et al. (1984) también registraron valores menos negativos en la zona infralitoral somera de Texas, EUA y más negativos a mayor profundidad.

Comparación de las cuatro localidades estuarinas y las dos marinas.

Los intervalos de $\delta^{13}\text{C}$ de las cuatro localidades estuarinas (de -28.8 a -7.9 %) fueron mayores que los de las dos zonas marinas (de -20.6 a -13.9 %), lo cual se relaciona con los productores primarios característicos de cada sistema, ya que los estuarinos se ubican en los extremos mínimo (*R. mangle* con -28.8 %) y máximo (*I. testudinum* con -9.5 %), mientras que el fitoplancton en la base de las redes tróficas marinas tiene un valor promedio de -21 %. Asimismo, la diferencia en los intervalos isotópicos se relaciona con la complejidad de las redes tróficas, ya que las localidades estuarinas presentan un número mayor de especies de productores primarios de diferente composición isotópica, lo cual resulta en una mayor dispersión de valores de $\delta^{13}\text{C}$ en los consumidores en cada uno de los niveles tróficos siguientes.

En concordancia con lo anterior, Rodelli et al. (1984) registraron un intervalo de valores isotópicos más amplio para la fauna del manglar, planicies lodosas y esteros y uno más estrecho para la fauna marina de la zona infralitoral de Malasia, y atribuyeron el primero a la asimilación de carbono de una variedad de fuentes, incluyendo al manglar para los valores más negativos que -21 %, y el segundo a la utilización de fuentes de carbono de composición isotópica más homogénea.

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la fauna en particular definieron un gradiente isotópico de suroeste a noreste, tanto dentro del sistema estuarino de Laguna de Términos como en la Sonda de Campeche, ya que fueron más negativos en Atasta y Balchacah y menos negativos en El Cayo, Sabancuy y la Sonda de Campeche. Los primeros son el resultado de las aguas meso-polihalinas y la materia orgánica enriquecida en ^{13}C de origen continental que es aportada a esta región de la laguna por el sistema fluvial Grijalva-Usumacinta, mientras que los segundos responden a las aguas poli-euhalinas y euhalinas respectivamente, la materia orgánica enriquecida en ^{13}C de la vegetación acuática alóctona y los carbonatos del sedimento, como ya se mencionó anteriormente.

FALLA DE ORIGEN

Cabe resaltar que se presenta la misma relación entre los carbonatos y el $\delta^{13}\text{C}$ sedimentario en la Sonda de Campeche y en Laguna de Términos, con los promedios isotópicos más bajos hacia el oeste en la facie terrígena y los más altos hacia el este en la facie carbonatada.

El número de grupos funcionales en cada categoría trófica por lo general es mayor en los sistemas estuarinos que en la zona infralitoral como resultado del mayor número de elementos alimentarios que se encuentran disponibles para los consumidores, lo cual es característico de los sistemas que se localizan en zonas de transición. La distribución de los grupos funcionales en las categorías tróficas de las comunidades estuarinas excluye a los detritívoros, planctófagos y herbívoros de la C3, estos últimos también de la C2 y los piscívoros de la C1, mientras que para las comunidades marinas no se establece una distribución de grupos dado el número limitado de componentes comunitarios analizados.

El gradiente de valores isotópicos más negativos de la materia orgánica sedimentaria y productores primarios, a menos negativos de la fauna que se registró para todos los componentes comunitarios analizados, responde al enriquecimiento acumulativo en ^{13}C que se da como resultado de la discriminación isotópica en el metabolismo de la alimentación a lo largo de la red trófica, como encontraron DeNiro y Epstein (1978). En consecuencia, los consumidores enriquecidos en ^{13}C , en particular los macroinvertebrados bentónicos y peces, se encuentran en los niveles tróficos superiores, como encontraron Fry et al. (1984) en el noroeste del Golfo de México, Rodelli et al. (1984) en la zona infralitoral de Malasia y Fry (1988) en Georges Bank que representa una zona de importancia pesquera similar a la Sonda de Campeche.

Los registros isotópicos en general presentan una dispersión mayor en los niveles tróficos inferiores que en los superiores, lo cual resulta en una relación exponencial entre el $\delta^{13}\text{C}$ y el nivel trófico, siendo al mismo tiempo mayor la dispersión en las comunidades estuarinas que en las marinas. En Laguna de Términos se registraron intervalos de 17 % en promedio en el NT1, de 7 % en el NT2, de 4 % en el NT3 y de 3 % en el NT4 (Figs. 5-8), mientras que en la Sonda de Campeche los intervalos fueron de 1.5 %, 4 %, 1.5 % y 1 % respectivamente (Figs. 9,10). Los registros de Fry et al. (1984) para el noroeste del Golfo de México son similares con 3.7 % en el NT1 (materia orgánica particulada), 2.3 % en el NT2 (zooplácton) y 1.9 % en el NT3 (crustáceos bentónicos).

Hipótesis #2.

La hipótesis de trabajo #2 establece que el sistema estuarino de Laguna de Términos exporta materia orgánica a la Sonda de Campeche. Esta hipótesis no se acentó con base en las siguientes consideraciones.

La composición isotópica de las especies marinas se relaciona más cercanamente con el $\delta^{13}C$ del plancton que con el de los aportes de la laguna que caen por la Boca del Carmen. En concordancia con lo anterior, Flint y Kebabalis (1981) encontraron que un 80 % de la materia orgánica que fluye al mar en la zona nerítica es de origen fitoplanctónico.

La laguna de Términos puede exportar energía a la zona nerítica e infralitoral a manera de nutrientes transportados por las corrientes de marca, los cuales posteriormente constituyen una fuente de energía para los productores primarios marinos. Lo anterior ha sido registrado en el sistema lagunar de Huizache-Caimanero, Sinaloa, en donde se determinó una exportación neta de los nutrientes inorgánicos de amoníaco y nitratos, y una importación neta de los nutrientes orgánicos de nitrógeno total y fósforo total (de la Lanza y Rodríguez, 1993). Asimismo, Bordovskiy (1945) encontró que la mayor influencia de los aportes terrígenos sobre la materia orgánica sedimentaria de la zona infralitoral esta dada por los nutrientes acarreados por los ríos que favorecen altas tasas de productividad en la zona nerítica. Tan y Strain (1979) registraron una distribución uniforme de valores de $\delta^{13}C$ sedimentario en el Golfo de St. Lawrence, Canadá, como resultado de una fuente de materia orgánica isotópicamente constante, probablemente derivada del plancton marino, junto con contribuciones terrígenas restringidas a ciertas áreas costeras. Por otra parte, Nissenbaum y Kaplan (1972) determinaron la composición isotópica de la fracción húmica del sedimento infralitoral y establecieron que la mayor parte se produce *in situ* a partir de materia orgánica marina local con una cantidad relativamente pequeña de materia orgánica terrígena. Fry et al. (1984) también registraron que la influencia isotópica de ríos y estuarios se encontraba confinada a regiones costeras someras. Por último, Gearing et al. (1977) concluyeron que la materia orgánica terrígena participa poco en el establecimiento del $\delta^{13}C$ del carbono orgánico total de los sedimentos de las plataformas continentales, siendo que en áreas de aportes fluviales considerables, como la del Río Mississippi, la materia orgánica marina producida localmente diluye la contribución de las plantas terrestres en forma logarítmica con la distancia entre el litoral y la zona oceánica, y el $\delta^{13}C$ refleja un aporte terrestre definitivo solo muy cercanamente al litoral donde la mayor parte del carbono orgánico total consiste en los restos de plantas leñosas.

El agua rica en nutrientes y materia orgánica que sale de Laguna de Términos por la Boca del Carmen, por lo general es impulsada hacia el oeste a lo largo de la costa de Tabasco por la corriente litoral procedente de Yucatán y Campeche. El movimiento de las corrientes litorales hacia el occidente se puede ver claramente en las imágenes de satélite a través de los cambios de tonalidad del agua causados por las cantidades considerables de material arcilloso en suspensión que fluyen a través de la Boca del Carmen y son descargadas en las aguas marinas, y su deflexión hacia el

oeste (Yáñez-Correa, 1971). Por lo anterior, los aportes de la laguna a la plataforma podrían tener un efecto solamente sobre la composición isotópica de las tres localidades más occidentales y someras de este estudio (1, 3 y 4), al SW de la Sonda de Campeche. Sin embargo, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de dichas localidades tendrían que ser más negativos para establecer que la laguna influye en la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria de dicha zona. Asimismo, la masa de agua de la corriente litoral pasa por la Sonda de Campeche acarreado materia orgánica resuspendida del sedimento carbonatado de la plataforma de Campeche con una marca isotópica menos negativa que la de Laguna de Términos. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ registrados en la Sonda de Campeche concuerdan con lo anterior.

Varios estudios efectuados anteriormente, entre los que se encuentran los de Soto *et al.* (1981) y Lizárraga-Partida *et al.* (1982), han propuesto que la fuente principal del carbono orgánico utilizado por las comunidades bentónicas de la Sonda de Campeche es el detrito vegetal acarreado por el sistema fluvial Grijalva-Usumacinta y exportado por la laguna, que constituye una red alimentaria detritívora. Los argumentos presentados aquí no permiten aceptar la hipótesis #2. Sin embargo, ésta permanece por comprobarse, de manera que para definir si las fuentes de la materia orgánica que es utilizada para la producción primaria y secundaria en la Sonda de Campeche proceden de Laguna de Términos, se plantea la necesidad de efectuar un análisis detallado del origen, transporte, mezcla y distribución de los nutrientes inorgánicos y orgánicos, disueltos y particulados que son exportados de la laguna hacia la plataforma continental.

CONCLUSIONES

Se reconoció un gradiente ambiental e isotópico de suroeste a noreste en la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche, el cual responde a la ubicación de estos sistemas en la zona de transición entre la facie terrígena al oeste y la carbonatada al este. En particular, la concentración de carbonatos y la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria fueron los parámetros que se relacionaron más estrechamente para establecer dicho gradiente.

Las localidades ubicadas al oeste y suroeste de Laguna de Términos (Atasta y Balchacah) son meso-polihalinas, con sedimentos limo-arcillosos ricos en materia orgánica y pobres en carbonatos, alta turbidez, y detrito y macroalgas rodofitas, respectivamente. La composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria, detrito, flora y fauna (-28.5 a -11.6 ‰) es más ligera como resultado de la salinidad baja (7 a 25 ‰), su efecto sobre el HCO_3^- (-5 a -10 ‰) y los aportes de materia orgánica enriquecida en ^{13}C transportados por los ríos Palizada y Chumpán.

Las localidades al norte y noreste de Laguna de Términos (El Cayo y Sabancuy) son poli-euhalinas, menos turbias y se caracterizan

FALLA DE ORIGEN

por sedimentos arenosos ricos en materia orgánica y carbonatos, praderas extensas de vegetación acuática y una diversidad faunística alta. La composición isotópica de los componentes comunitarios (-28.8 a -7.9 ‰) es más pesada como resultado de la salinidad alta (22 a 42 ‰), su efecto sobre el HCO_3^- (0 ‰), los aportes de materia orgánica enriquecida en ^{13}C característicos de la vegetación acuática estuarina y las concentraciones elevadas de carbonatos en el sedimento (28 a 76 %).

La facie terrígena de la Sonda de Campeche al oeste (Zona A) se caracterizó por valores bajos de carbonatos ($x=30.6$ %) y delta sedimentario ($x=-20$ ‰), a diferencia de la facie carbonatada al este (Zona B) en donde se registraron valores altos de carbonatos ($x=56.9$ %) y de delta sedimentario ($x=-18.8$ ‰).

Las cuatro localidades estuarinas y las dos zonas marinas se diferenciaron principalmente por la amplitud de los intervalos de valores isotópicos, ya que fueron mayores (-28.8 a -7.9 ‰) en las primeras y menores (-20.6 a -13.9 ‰) en las segundas. La amplitud de los primeros responde al número mayor de especies de productores primarios con composición isotópica diferente, lo cual es característico de los sistemas estuarinos del Golfo de México, en contraste con las fuentes de materia orgánica en la zona infralitoral, generalmente representadas por el fitoplancton cuya composición isotópica es homogénea (-21 ‰).

Los diagramas de $\delta^{13}\text{C}$ vs nivel trófico constituyen una representación adecuada de la estructura de los componentes dominantes de las comunidades estuarinas estudiadas, ya que proporcionan información de la composición isotópica, el nivel trófico y las categorías tróficas de cada componente, así como los grupos funcionales presentes y su ubicación en la comunidad.

La hipótesis #1 plantea que el número de especies en cada nivel trófico y el número de niveles tróficos varían en función de la complejidad ambiental de cada localidad estuarina. La hipótesis se aceptó parcialmente ya que las comunidades más sencillas presentaron una menor riqueza específica y vice-versa, manteniéndose en ambos tipos de comunidades el mismo número de niveles tróficos. Las cuatro comunidades estuarinas presentaron de tres a cuatro niveles tróficos, siendo la localidad más sencilla Atasta con 66 especies y la más compleja El Cayo con 107 especies. La riqueza específica de esta última responde a la marcada heterogeneidad y complejidad estructural del habitat de lo cual dependen a su vez la diversidad y la abundancia.

La hipótesis #2 plantea que el sistema estuarino de Laguna de Términos exporta materia orgánica a la Sonda de Campeche. Dicha hipótesis se rechazó y se concluye que la laguna no exporta materia orgánica a la Sonda por varias razones: la corriente litoral que pasa por la Sonda de Campeche acarrea el agua que sale de la laguna por la Roca del Carmen hacia el oeste a lo largo de la costa de Tabasco, encontrándose la Sonda bañada por la corriente que ha viajado sobre la plataforma carbonatada de

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

Yucatán y Campeche en donde la materia orgánica sedimentaria es isotópicamente pesada como resultado del efecto de los carbonatos. Asimismo, la composición isotópica de la fauna es más cercana a la del plancton que a la de los componentes comunitarios que se exportan de la laguna por la Boca del Carmen.

El análisis de la composición isotópica de los componentes bióticos de los sistemas estuarinos y marinos constituye una herramienta útil para la caracterización de los componentes y procesos a nivel subindividual, individual, poblacional, comunitario y de sistema. La caracterización de las estructuras comunitarias de dichos sistemas contribuye al acervo de información necesaria para efectuar evaluaciones de alteraciones naturales y artificiales. Asimismo, proporciona información que debe ser considerada en el planteamiento de estrategias y planes de manejo de recursos y sistemas, así como en el diseño de modelos que comprendan el concepto de desarrollo sostenible para áreas costeras de importancia tan particular.

LITERATURA CITADA

- Ankar, S. and R. Elmgren, 1976. The benthic macro- and meio-fauna of the Askö-Landsort area (Northern Baltic proper). A stratified random sampling survey. Contributions from the Askö Laboratory, University of Stockholm 11: 1-115.
- Antoine, J.W., 1972. Structure of the Gulf of Mexico. In: Rezak, R. (ed.). Contributions on the Geological and Geophysical Oceanography of the Gulf of Mexico. Gulf Publishing Co. Texas, USA. 34 p.
- Barba-Macias, E., 1992. Comunidad de crustáceos y peces de Laguna Madre, Tamaulipas. I. Crustáceos epibénticos y peces juveniles de la región sur-central. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 55 p.
- Beer, S. and Y. Waisel, 1979. Some photosynthetic carbon fixation properties of seagrasses. Aquat. Bot. 7: 129-138.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend, 1987. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 876 p.
- Benítez, J.A., R.I. Márquez, D.Z. Lomelí y C. Bárcenas, 1993. Evaluación ambiental de la planicie costera asociada a la Laguna de Términos, Campeche. Jaina 4(2): 4-5.
- Bordovskiy, O.K., 1965. Sources of organic matter in marine basins. Marine Geology 3(1/2): 5-31.
- Botello, A.V. and S. Macko, 1982. Oil pollution and the carbon isotope ratio in organisms and recent sediments of coastal lagoons in the Gulf of Mexico. Oceanol. Acta No. SP: 55-62.
- Botello, A.V., G. Ponce, A. Toledo, G. Díaz y S. Villanueva, 1992. Ecología, recursos costeros y contaminación en el Golfo de México. Ciencia y Desarrollo XVII(102): 28-48.
- Bousfield, E.L., 1973. Shallow-water gammaridean Amphipoda of New England. Cornell Univ. Press. Ithaca, NY. 312 p.
- Boutton, T.W., W.W. Wong, D.L. Hachey, L.S. Lee, M.P. Cabrera and P.D. Klein, 1983. Comparison of quartz and pyrex tubes for combustion of organic samples for stable carbon isotope analysis. Anal. Chem. 55: 1832-1833.
- Briseño, L.A., 1992. Distribución de la Familia Raninidae (Decapoda: Brachyura) en la Plataforma Continental Surroeste del Golfo de México. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM. 46 p.
- Campos-Castán, J., 1981. Contribución a la sedimentología y morfología de la plataforma continental frente a las costas de Campeche, México. Inv. Ocean/G-81-01. Dir. Gral. de Oc. Secr. de Marina. México, DF. 41 p.
- Caso, M.E., 1979. Los equinodermos (Asteroidea, Ophiuroidea y Echinoidea) de la Laguna de Términos,

Campeche. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. Publ. Esp. 3. 186 p.

Chace, F.A., Jr., 1972. The Shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a Summary of the West Indian Shallow-water Species (Crustacea: Decapoda: Natantia). Smithsonian Contributions to Zoology 98. Smithsonian Institution Press. EUA. 179 p.

Cruz, E., 1991. Distribución de la Familia Majidae (Crustacea: Brachyura) en la Plataforma Continental del Suroeste del Golfo de México. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM. 33 p.

Cruz-Drozco, R., 1980. Estudio 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 Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. México. 61 p.

Darnell, R.M., 1967a. The organic detritus problem: 374-375. In: Lauff, G.H. (ed). Ann. Assoc. Advan. Sci. Publ. Spec. Estuaries 83.

Darnell, R.M., 1967b. Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem: 376-382. In: Lauff, G.H. (ed). Ann. Assoc. Advan. Sci. Publ. Spec. Estuaries 83.

Day, J.W., R.H. Day, M.T. Barreiro, F. Ley-Lou and 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.

de la Lanza, G. (comp.), 1991. Oceanografía de Mares Mexicanos. A.G.I. Editor, S.A. México. 569 p.

de la Lanza, G. and M.A. Rodríguez, 1993. Nutrient exchange between subtropical lagoons and the marine environment. Estuaries 16(2): 273-279.

Dean, N.D. Jr., 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition; Comparison with other methods. Jour. of Sedim. Petrol. 44(1): 242-248.

Dean, R.L. and J.H. Connell, 1987. Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 109: 249-273.

den Hartog, C., 1977. Structure, function, and classification in seagrass communities: 89-121. In: McRoy, C.P. and C. Helfferich (eds). Seagrass Ecosystems, a Scientific Perspective. Marcel Dekker, Inc. NY.

DeNiro, M.J. and S. Epstein, 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim. et Cosmochim. Acta 42: 495-506.

Dressler, R., 1981. Investigación sobre mareas y efectos del viento en la Laguna de Términos, México, mediante un modelo hidrodinámico numérico. Informe Técnico CICESE OC-82:01. 19 p.

Elton, C., 1927. Animal Ecology. Sidgwick and Jackson. London.

Emilsson, I., 1976. La oceanografía regional con respecto a los problemas actuales y futuros de la contaminación y los recursos vivos, Golfo de México. Reunión Internacional de Trabajo CCI/PNUMA sobre contaminación marina en el Caribe y regiones adyacentes. 13-18 diciembre, 1976: 1-24.

Escobar, E. y L.A. Soto, 1989. Los misidáceos (Crustacea: Peracarida) epibénticos de Laguna de Términos, Campeche: distribución, notas ecológicas y clave taxonómica ilustrada para su identificación. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Zool. 59(1): 29-43.

Faure, G., 1977. Principles of Isotope Geology. John Wiley & Sons, Inc. New York. 464 p.

Fenchel, T., 1970. Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass *Thalassia testudinum*. Limnol. Oceanog. 15: 14-20.

Fernández-Equiarte, A., A. Gallegos-García y J. Zavala-Hidalgo, 1990a. Atlas Nacional de México. Volumen II. Sección Naturaleza. Tema Oceanografía. Carta IV.9.1. Oceanografía Física 1 (Masas de agua y mareas de los mares mexicanos). Inst. Geogr. Univ. Nal. Autón. México.

Fernández-Equiarte, A., A. Gallegos-García y J. Zavala-Hidalgo, 1990b. Atlas Nacional de México. Volumen II. Sección Naturaleza. Tema Oceanografía. Carta IV.9.2. Oceanografía Física 2 (Aspectos regionales de los mares mexicanos). Inst. Geogr. Univ. Nal. Autón. México.

- Flint, R.W. and N.N. Rabalais, 1981. Gulf of Mexico shrimp production: A food web hypothesis. *Fish. Bull.* 79(4): 737-748.
- Florida, R. y P. Peralta, 1991. Distribución de la Superfamilia Paguroidea en la Plataforma Continental del Oeste del Golfo de México. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM. 54 p.
- Fry, B., 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnol. Oceanogr.* 33(5): 1182-1190.
- Fry, B., 1991. Stable isotope diagrams of freshwater food webs. *Ecology* 72(6): 2293-2297.
- Fry, B. and P.L. Parker, 1979. Animal diet in Texas seagrass meadows: $\delta^{13}C$ evidence for the importance of benthic plants. *Est. Coast. Mar. Sci.* 8: 499-509.
- Fry, B. and E.B. Sherr, 1984. $\delta^{13}C$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.* 27: 13-47.
- Fry, B., S.A. Macko and J.C. Zieman, 1987. Review of stable isotopic investigations of food webs in seagrass meadows: 189-209. In: Durako, M.J., R.C. Phillips and R.R. Lewis (eds). *Proceedings of the Symposium on Subtropical-tropical Seagrasses of the Southeastern United States*. Fla. Mar. Res. Publ. No. 42. Fla. Dept. Nat. Resour. Bur. Mar. Res. St. Petersburg, Florida. 209 p.
- Fry, B., R.S. Scalan and P.L. Parker, 1977. Stable carbon isotope evidence for two sources of organic matter in coastal sediments: seagrasses and plankton. *Geochim. Cosmochim. Acta* 41: 1875-1877.
- Fry, B., R.S. Scalan and P.L. Parker, 1983. $^{13}C/^{12}C$ ratios in marine food webs of the Torres Strait, Queensland, Australia. *J. Mar. Freshw. Res.* 34: 707-715.
- Fry, B., R. Lutes, M. Northam and P.L. Parker, 1982. A $^{13}C/^{12}C$ comparison of food webs in Caribbean seagrass meadows and coral reefs. *Aquatic Biol.* 14: 389-398.
- Fry, B., R.K. Anderson, L. Entzeroth, J.L. Bird and P.L. Parker, 1984. ^{13}C enrichment and oceanic food web structure in the northwestern Gulf of Mexico. *Contrib. Mar. Sci.* 27: 49-63.
- García, E., 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset Larios, SA. México, DF. 187 p.
- García-Cubas, A., 1981. Moluscos de un Sistema Lagunar Tropical en el Sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). *Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México. Publ. Esp.* 5: 1-182.
- García-Cubas, A., Z.G. Castillo-Rodríguez, A. Alvarez-Herrera y R. Muñoz-Chagín, 1987. Moluscos comestibles en las costas de México. Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología. (3. Monterrey, NL, 1987). *Memoria. México*: 429-456.
- García-Montes, J.F., L.A. Soto y A. Gracia, 1988. Cangrejos portunidos del suroeste del Golfo de México: aspectos pesqueros y ecológicos. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México* 15(1): 135-150.
- Garda, A.L., 1990. Composición y Distribución de la Fauna Planctónica de Crustáceos Decapodos de la Zona Costera de Veracruz, Tabasco y Campeche. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM. 67 p.
- Gearing, P., F.E. Plucker and P.L. Parker, 1977. Organic carbon stable isotope ratios of continental margin sediments. *Marine Chemistry* 5: 251-266.
- Granados, A., 1994. Estudio Sistemático de los Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Región de Plataformas Petroleras del Sur del Golfo de México. Tesis de grado. Fac. Ciencias, UNAM. 284 p.
- Haines, E.B., 1976. Relation between the stable carbon isotope composition of fiddler crabs, plants, and soils in a salt marsh. *Limnol. Oceanogr.* 21(6): 880-883.
- Head, P.C., 1976. Organic processes in estuaries: 54-91. In: Burton, J.D. and P.S. Liss (eds.). *Estuarine Chemistry*. Academic Press, London.
- Heck, K.L., Jr. and 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, Inc. N.Y.

- Heck, K.L., Jr. and G.S. Wetstone, 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *J. Biogeogr.* 4: 135-142.
- Hernández-Aguilera, J.L. y P. Sosa-Hernández, 1982. Crustáceos decápodos y estomatopodos en las costas de Yabasco y Campeche. *Inv. Ocean.* 8-1(8): 1-117.
- Hoæziak, J., M.S. Fonseca and W.J. Kenworthy, 1982. Macrobenthic community structure in a transplanted eelgrass (*Zostera marina*) meadow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9: 211-221.
- Jiwing, Y., 1982. A tentative analysis of the trophic levels of North Sea fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 247-252.
- Kennish, M.J., 1986. *Ecology of Estuaries, Vol. I, Physical and Chemical Aspects.* CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida. 254 p.
- Krebs, C.J., 1978. *Ecology. The Experimental analysis of Distribution and Abundance.* 2nd edition. Harper & Row Publishers, Inc. NY. 678 p.
- Lara-Dominguez, A.L., A. Yáñez-Arancibia y F. Amezcua-Linares, 1981. Biología y ecología del bagre *Arius melanocephalus* Günther en la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Ariidae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 8(1): 267-304.
- Lecuanda, R. y F. Ramos, 1985. Distribución de sedimentos en el sur del Golfo de México. Informe Técnico No. 2. Laboratorio de Sedimentología. *Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 11 p.
- Lemaitre, R., P.A. McLaughlin and J. Garcia-Gómez, 1982. The Provenzano group of hermit crabs (Crustacea, Decapoda, Paguridae) in the western Atlantic. Part IV. A review of the group, with notes on variations and abnormalities. *Bull. Mar. Sci.* 32(3): 670-701.
- Levine, S.A. and R.T. Paine, 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 2744-2747.
- Lewis, F.G. and A.W. Stoner, 1983. Distribution of macrofauna within seagrass beds: An explanation for patterns of abundance. *Bull. Mar. Sci.* 33: 296-304.
- Licona, G. y C. Moreno, 1995. Hábitos alimenticios de peces asociados a fanerógamas acuáticas, Laguna de Términos, Campeche. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. xx p.
- Lindemann, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.
- Livingston, R.J., 1984. The relationships of physical factors and biological response in coastal seagrass meadows. *Estuaries* 7(4A): 377-390.
- Lizárraga-Partida, M.L., H. Rodríguez-Santiago and J.M. Romero-Jarero, 1982. Effects of the Ixtoc I blowout on heterotrophic bacteria. *Mar. Poll. Bull.* 13(2): 67-70.
- Mancilla-Peraza, M. y M. Vargas-Flores, 1980. Los primeros estudios sobre la circulación y el flujo neto de agua a través de la Laguna de Términos, Campeche. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 7(2): 1-12.
- Manning, R.B., 1969. Stomatopod Crustacea of the Western Atlantic. *Stud. Trop. Oceanogr. Coral Gables, Fla. USA.* Miami 8: 380 p.
- Martin, J.W. and 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.
- McConnaughey, T. and C.P. McRoy, 1979. ¹³C label identifies eelgrass (*Zostera marina*) carbon in an Alaskan estuarine food web. *Mar. Biol.* 53: 263-269.
- McLaughlin, P.A. and A.J. Provenzano, Jr., 1974. Hermit crabs of the genus *Paguristes* (Crustacea: Decapoda: Diogenidae) from the western Atlantic. Part I. The *Paguristes tortugae* complex, with notes on variation. *Bull. Mar. Sci.* 24(1): 165-234.
- McLusky, D.S., 1989. *The Estuarine Ecosystem.* Blackie and Son Ltd. 2nd edition. Glasgow. 215 p.
- Méndez, I., 1976. Comparación de medias de población. IIMAS-UNAM. Comunicaciones Técnicas, Serie Azul: monografías 3(17): 39 p.
- Milne, H. and G. Dunnet, 1972. Standing crop productivity and trophic relations of the fauna of the Ythan estuary: 86-106. In: Barnes, R. and J. Green (eds.). *The Estuarine Environment.* Applied Sci. Publ. London.

- Miranda, L.A., 1993. Estudio de las Comunidades de Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Plataforma Continental Externa del Sur del Golfo de México. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM. 148 p.
- Nissenbaum, A. and I.R. Kaplan, 1972. Chemical and isotopic evidence for the in situ origin of marine humic substances. *Limnol. Oceanogr.* 17: 570-582.
- Odum, E.P. and A.A. de la Cruz, 1967. Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh-estuarine ecosystem: 338-388. In: Lauff, G.H. (ed.). *Ann. Assoc. Advan. Sci. Publ. Spec. Estuaries* 83.
- Odum, W.E. and E.J. Heald, 1972. Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bull. Mar. Sci.* 22(2): 671-738.
- Odum, E.O., J.C. Zieman and E.J. Heald, 1973. The importance of vascular plant detritus to estuaries. *Proc. Second Coastal Marsh and Estuary Management Symposium. Baton Rouge, LA. July 17-18, 1972. L.S.U. Press: 91-114.*
- Orth, R.J., K.L. Heck, Jr. and J. van Montfrans, 1984. Faunal communities in seagrass beds: A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries* 7(4A): 339-350.
- Páez-Osuna, F., M. de L. Fong-Lee y H. Fernández-Pérez, 1984. Comparación de tres técnicas para analizar materia orgánica en sedimentos. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 11(1): 257-263.
- Parker, P.L., 1964. The biogeochemistry of the stable isotopes of carbon in a marine bay. *Geochim. Cosmochim. Acta* 28: 1155-1164.
- Pérez-Farfante, I., 1969. Western Atlantic shrimps of the genus Penaeus. *Fish. Bull.* 67(3): 461-591.
- Pérez-Farfante, I., 1970. Diagnostic Characters of Juveniles of the Shrimps Penaeus aztecus aztecus, P. duorarum duorarum, and P. brasiliensis (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). U.S. Fish and Wildlife Service Special Scientific Report - Fisheries No. 599. Washington. 26 p.
- Pérez-Rodríguez, R., 1980. Moluscos de la Plataforma Continental del Golfo de México y Caribe Mexicano. Tesis doctoral. Fac. Ciencias, UNAM. 339p.
- Peterson, B.J. and B. Fry, 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293-320.
- Phillips, R.C., 1980. Role of seagrasses in estuarine systems. *Proc. Gulf of Mexico Coastal Ecosystems Workshop: 67-96.* In: Fore, P.L. and R.D. Peterson (eds). U.S. Fish and Wildlife Service. Albuquerque, New Mexico. FWS/OBS-80/30. 214 p.
- Phleger, F.F. and A. Ayala-Castañares, 1971. Processes and history of Terminos Lagoon, Mexico. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Bull.* (12): 2130-2140.
- Pimm, S.L., 1991. *The Balance of Nature ? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities.* The University of Chicago Press. Chicago, USA. 434 p.
- Pimm, S.L. and J.H. Lawton, 1977. The number of trophic levels in ecological communities. *Nature (London)* 268: 329-331.
- Price, W.W., 1982. Key to the shallow water Mysidacea of the Texas coast with notes on their ecology. *Hydrobiologia* 93: 9-21.
- Raz-Guzman, A., 1987. Proporción isotópica del carbono orgánico en camarones, sedimento y vegetación de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Maestría. UACPYF-CCH, UNAM. 45 p.
- Raz-Guzman, A. and G. de la Lanza, 1991. Evaluation of photosynthetic pathways of vegetation, and of sources of sedimentary organic matter through $\delta^{13}C$ in Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Bot.* 62(1): 39-63.
- Raz-Guzman, A. and G. de la Lanza, 1993. $\delta^{13}C$ of zooplankton, decapod crustaceans and amphipods from Terminos Lagoon, Campeche, Mexico, with reference to food sources and trophic position. *Ciencias Marinas* 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. Nal. Autón. México. Ser. Zool.* 63(1): 29-45.
- Raz-Guzman, A. y A.J. Sánchez, 1992b. Registros adicionales de cangrejos braquiuros (Crustacea:

FALLA DE ORIGEN

- Brachyura) del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Zool. 63(2): 273-277.
- Raz-Guzman, A., A.J. Sánchez, L.A. Soto y F. Alvarez, 1986. Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros de Laguna de Términos, Campeche (Crustacea: Brachyura, Anomura). An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Zool. 57(2): 343-383.
- Renfro, W.C., 1962. Small beam net for sampling postlarval shrimp. In: Galveston Biological Lab., June 30, 1962. U.S. Fish. Wildl. Serv. Circ. 161: 86-87.
- Reséndez, A., 1981a. Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. I. Biotica 6(3): 239-291.
- Reséndez, A., 1981b. Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. II. Biotica 6(4): 345-430.
- Ringo, R.D. and G. Zamora, Jr., 1968. A penaeid postlarval character of taxonomic value. Bull. Mar. Sci. 18(2): 471-476.
- Rodelli, M.R., J.N. Gearing, P.J. Gearing, N. Marshall and A. Sasekumar, 1984. Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. *Decologia (Berl)* 61: 326-333.
- Rodríguez, G., 1980. Los crustáceos decápodos de Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela. 494 p.
- Rodríguez, B.E., 1991. Taxonomía y Distribución de Tres Familias de Cangrejos Oxystomatos (Dorippidae, Calappidae, Leucosiidae) de la Plataforma Continental del Suroeste del Golfo de México. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM. 57 p.
- Rodríguez, L.V., 1993. Los Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Plataforma Continental Interna del Sur del Golfo de México. Abundancia, Distribución y Diversidad. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM. 128 p.
- Sackett, W.M., 1964. The depositional history and isotopic organic carbon composition of marine sediments. *Mar. Geol.* 2: 173-185.
- Sánchez, A.J. and A. Raz-Guzman, 1993. Distributional patterns of brachyuran crabs in the four greatest lagoon systems in the southwestern Gulf of Mexico. Estuarine Research Federation 12th Biennial International Conference. Hilton Head Island, SC, USA. Nov. 14-18, 1993. Abstracts: 110.
- Sánchez, A.J. y L.A. Soto, 1987. Camarones de la Superfamilia Penaeoidea (Rafinesque, 1815) distribuidos en la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 14(2): 157-179.
- Sánchez-Gil, P., A. Yáñez-Arancibia y F. Amezcua-Linares, 1981. Diversidad, distribución y abundancia de las especies y poblaciones de peces demersales de la Sonda de Campeche (Verano 1978). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 8(1): 209-240.
- Schultz, G.A., 1969. The Marine Isopod Crustaceans. Wm. C. Brown Co. Publ. Iowa. 359 p.
- Secretaría de Pesca, 1992. Anuario Estadístico de Pesca. Dirección General de Informática y Registros Pesqueros. Secr. Pesca. México. 119 p.
- Shackley, M.L., 1975. Archaeological Sediments. Butterworths, London. 159 p.
- Smith, B.N. and S. Epstein, 1971. Two categories of $^{13}C/^{12}C$ ratios for higher plants. *Plant Physiol.* 47: 380-384.
- Soto, L.A., A. Gracia and A.V. Botello, 1981. Study of the penaeid shrimp population in relation to petroleum hydrocarbons in Campeche Bank. *Gulf Carib. Fish. Inst. Proc.* 33rd Ann. Sess. Nov. 1980: 81-100.
- Stoner, A.W., 1980. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bull. Mar. Sci.* 30: 537-551.
- Stoner, A.W., 1983. Distributional ecology of amphipods and tanaidaceans associated with three sea grass species. *J. Crust. Biol.* 3: 505-518.
- Stoner, A.W. and F.B. Lewis, III, 1985. The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical seagrass meadows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 94: 19-40.

- Stuck, K.C., H.M. Perry and R.W. Heard, 1979. An annotated key to the mysidacea of the north central Gulf of Mexico. *Gulf Research Reports* 6(3): 225-238.
- Summerson, H.C. and C.H. Peterson, 1984. Role of predation in organizing benthic communities of a temperate-zone seagrass bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15: 63-77.
- Tan, F.C. and P.M. Strain, 1979. Organic carbon isotope ratios in recent sediments in the St. Lawrence Estuary and the Gulf of St. Lawrence. *Est. Coast. Mar. Sci.* 8: 213-225.
- Teal, J.M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43(4): 614-624.
- Thayer, G.W., J.J. Govoni and D.W. Connally, 1983. Stable carbon isotope ratios of the planktonic food web in the northern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 33(2): 247-256.
- Tieszen, L.L., T.W. Boutton, K.G. Tesdahl and N.A. Slade, 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}C$ analysis of diet. *Oecologia (Berl)* 57: 32-37.
- Vázquez, A.R., 1988. Macroinvertebrados bentónicos de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México: abundancia, distribución y asociaciones. Tesis de Maestría, UACPY-CCH, UNAM. 180 p.
- Vázquez-Botello, A., 1978. Variación de los parámetros hidrológicos en las épocas de sequía y lluvias (mayo y noviembre de 1974) en la Laguna de Términos, Campeche, México. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México* 5: 159-178.
- Virnstein, R.W., 1987. Seagrass-associated invertebrate communities of the southeastern USA: a review: 89-116. In: Durako, M.J., R.C. Phillips and R.R. Lewis (eds). *Proceedings of the Symposium on Subtropical-tropical Seagrasses of the Southeastern United States*. Fla. Mar. Res. Publ. No. 42. Fla. Dept. Nat. Resour. Bur. Mar. Res. St. Petersburg, Florida. 209 p.
- Warwick, R.M., I.R. Joint and P.J. Radford, 1979. Secondary production of the benthos in an estuarine environment: 429-450. In: Jefferies, R.L. and A.J. Davy (eds.). *Ecological Processes in Coastal Environments*. Blackwell. Oxford.
- Williams, A.B., 1959. Spotted and brown shrimp postlarvae (*Penaeus*) in North Carolina. *Bull. Mar. Sci. of the Gulf and Caribbean* 9(3): 281-290.
- 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.
- Windell, J.T. and S.H. Bowen, 1978. Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. In: Bagenal, T. (ed). *IBP Handbook No. 3. Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. 3rd edition. Blackwell Scientific Pub. Ltd.
- Yáñez, A., 1963. Batimetría, salinidad, temperatura y distribución de los sedimentos recientes de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Inst. Geol. Univ. Nat. Autón. México* 67(1): 1-47.
- Yáñez-Correa, A., 1971. Procesos costeros y sedimentos recientes de la plataforma continental al sur de la Bahía de Campeche. *Soc. Geol. Mexicana* 32(2): 75-115.
- Yáñez-Arancibia, A. y F. Amezcua-Linares, 1979. Ecología de *Urolophus jamaicensis* (Cuvier) en Laguna de Términos. Un sistema estuarino del sur del Golfo de México (Pisces: Urolophidae). *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México* 6(2): 123-136.
- Yáñez-Arancibia, A. and J.W. Day, 1982. Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the southern Gulf of Mexico. *Oceanol. Acta, Proc. Intl. Symp. on coastal lagoons*. SCOR/IABO/UNESCO, France, 8-14 Sept. 1981: 431-440.
- Yáñez-Arancibia, A. y R.S. Nugent, 1977. El papel ecológico de los peces en estuarios y lagunas costeras. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México* 4(1): 107-114.
- Yáñez-Arancibia, A. and P. Sánchez-Gil, 1983. Environmental behavior of Campeche Sound ecological system, off Terminos Lagoon Mexico: preliminary results. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México* 10(1): 117-136.

Yáñez-Arancibia, A. y P. Sánchez-Gil, 1986. Los peces demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México. I. Caracterización ambiental, ecología y evaluación de las especies, poblaciones y comunidades. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México. Publ.Esp.9. 230p.

Young, D.K., M.A. Kuzas and M.W. Young, 1976. Species densities of macrobenthos associated with seagrass: a field experimental study of predation. J. Mar. Res. 34: 577-592.

Zar, J.H., 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc. USA. 620 p.

Zieman, J.C., 1982. The ecology of the seagrasses of south Florida: a community profile. Project FWS/OBS-xx/xx. National Coastal Ecosystems Team. Office of Biological Services. U.S. Department of the Interior, Washington, DC 20240. 123 p.

TABLA 1. Parámetros ambientales de Laguna de Términos. ToC: temperatura, S %.: salinidad, %GR: grava, %AR: arena, %LA: limo-arcilla, %MOT: materia orgánica total, %CO=3: carbonato, $\delta^{13}C$ %.: delta de carbono trece.

localidad	ToC	S %.	%GR	%AR	%LA	%MOT	%CO=3	$\delta^{13}C$ %.
MARZO 1984								
Atasta	29	18	8.9	16.1	75	18.9	32.9	-24.3
Balchacah	29	25	63.1	15.9	21	14	35.9	-22
El Cayo	30	30	11.9	82.5	5.6	7.3	49.8	-17
Sabancuy	--	--	--	--	--	--	--	--
AGOSTO 1984								
Atasta	30	20	5	5.8	89.2	14.3	37.4	-22.3
Balchacah	30	7	4	56.7	39.3	5.8	8.4	-21.1
El Cayo	32	35	8.5	75.2	16.3	15.6	27.9	-13.3
Sabancuy	--	--	--	--	--	--	--	--
NOVIEMBRE 1984								
Atasta	27	8	0	17	83	20.1	28.3	-26
Balchacah	26	20	0	0.9	99.1	17.4	22.6	-23.5
El Cayo	24	26	3.6	41.3	55.1	17	56.7	-13.6
Sabancuy	25	33	54.4	42.4	3.2	4.9	32.1	-21.7
MARZO 1988								
Atasta	24	20	11	80.8	8.2	1.8	45.4	-24.2
Balchacah	24	22	0	60.7	39.3	8.2	12.7	-22.2
El Cayo	24	33	12.4	59.9	27.7	16.7	57.6	-14.6
Sabancuy	24	42	54.8	41.2	4	6.9	75.9	-21.9
SEPTIEMBRE 1990								
Atasta	32	14	0	24.8	75.2	10.7	5	--
Balchacah	29	20	2.9	74.5	22.6	2.1	2	--
El Cayo	32	30	0.2	95.1	4.7	2.8	7	--
Sabancuy	34	22	43.6	37.3	19.1	14.2	54	--

FALLA DE ORIGEN

TABLA 2. Composición isotópica del sedimento, detrito, flora y fauna de Atasta.

a) época seca	d13C ‰	b) época de lluvias	d13C ‰	c) época de nortes	d13C ‰
<i>Thalassia testudinum</i>	-12.9	<i>Thalassia testudinum</i>	-12.9	<i>Thalassia testudinum</i>	-12.9
<i>Callinectes similis</i> juv.	-18	<i>Trichiurus lepturus</i>	-18	<i>Penaeus setiferus</i>	-21
<i>Citharichthys spilopterus</i>	-18.7	<i>Chloroscocebrus chrysurus</i>	-18.5	fitoplancton	-21.5
<i>Sairdiella ronchus</i>	-19.1	<i>Polydactylus octonemus</i>	-19.4	<i>Halodule wrightii</i>	-22.2
<i>Arius melanopus</i>	-19.9	<i>Eucinostomus gula</i>	-19.4	zooplancton	-23.7
fitoplancton	-21.5	<i>Lolliguncula brevis</i>	-19.5	detrito	-24.3
<i>Penaeus aztecus</i> juv.	-22.1	<i>Anchoa mitchilli</i>	-20	sedimento	-24.6
<i>Halodule wrightii</i>	-22.2	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	-20.4	<i>Rhizophora mangle</i>	-28.5
sedimento	-22.9	<i>Sphoeroides greeleyi</i>	-20.4		
zooplancton	-23.7	<i>Penaeus setiferus</i>	-20.7		
detrito	-24.6	sedimento	-20.9		
<i>Penaeus setiferus</i>	-24.9	<i>Callinectes sapidus</i>	-21.2		
<i>Rhizophora mangle</i>	-28.5	<i>Acetes americanus</i>	-21.2		
		fitoplancton	-21.5		
		<i>Halodule wrightii</i>	-22.2		
		zooplancton	-23.7		
		detrito	-24.1		
		<i>Eugerres plumieri</i>	-25.6		
		<i>Rhizophora mangle</i>	-28.5		

TABLA 3. Composición isotópica del sedimento, detrito, flora y fauna de Boca de Balchacah.

a) época seca	d13C ‰	b) época de lluvias	d13C ‰	c) época de nortes	d13C ‰
<i>Thalassia testudinum</i>	-11.6	<i>Thalassia testudinum</i>	-11.6	<i>Thalassia testudinum</i>	-11.6
<i>Penaeus aztecus</i> juv.	-16.1	<i>Eucinostomus gula</i>	-15.3	<i>Dyspanopeus texanus</i>	-22
<i>Penaeus setiferus</i> juv.	-16.7	<i>Archosargus rhomboidalis</i> juv.	-18.8	sedimento	-22.1
FL <i>Penaeus setiferus</i>	-17.6	<i>Sphoeroides greeleyi</i>	-17.3	zooplancton	-23.7
<i>Callinectes similis</i> juv.	-17.8	sedimento	-19.7	<i>Gracilaria cilindrica</i>	-24.5
<i>Palaeomonetes octavae</i>	-18	<i>Fagurus macLaughlinae</i>	-19.8	detrito	-24.7
<i>Sairdiella chrysurus</i>	-18.4	<i>Petroliastes armatus</i>	-20.2	fitoplancton	-24.8
<i>Hippolyte zostericola</i>	-18.9	<i>Syngnathus scovelli</i>	-20.6	<i>Rhizophora mangle</i>	-28.3
<i>Callinectes sapidus</i>	-20.2	<i>Dyspanopeus texanus</i>	-20.7		
sedimento	-20.6	<i>Lolliguncula brevis</i>	-21.3		
<i>Capitoe longimana</i>	-20.9	<i>Gracilaria cilindrica</i>	-21.7		
<i>Citharichthys spilopterus</i>	-22.1	<i>Trinectes maculatus</i>	-23.2		
<i>Gracilaria cilindrica</i>	-22.1	zooplancton	-23.7		
zooplancton	-23.7	<i>Callinectes rathbunae</i>	-23.8		
detrito	-24.7	detrito	-24.7		
fitoplancton	-24.8	fitoplancton	-24.8		
<i>Rhizophora mangle</i>	-28.3	pezes chicos	-24.9		
		<i>Rhizophora mangle</i>	-28.3		

TABLA 4. Composición isotópica del sedimento, flora y fauna de El Cayo.

a) época seca	d13C ‰	b) época de lluvias	d13C ‰	c) época de nortes	d13C ‰
<i>Penaeus setiferus</i> juv.	-8.2	<i>Callinectes sapidus</i>	-7.9	<i>Callinectes sapidus</i> juv.	-8.4
<i>Drepanocephalus texanus</i>	-8.4	<i>Hippolyte zostericola</i>	-9.1	<i>Penaeus duorarum</i> juv.	-9.2
<i>Eucinostomus gula</i>	-9.8	MO/ T. <i>testudinum</i>	-10.1	MO/ T. <i>testudinum</i>	-10.1
MO/ T. <i>testudinum</i>	-10.1	<i>Syngnathus scovelli</i>	-10.5	<i>Hippolyte zostericola</i>	-11
<i>Taphromysis bowmani</i>	-10.2	<i>Paguristes tortugae</i>	-10.9	<i>Thalassia testudinum</i>	-11.3
<i>Archosargus rhomboidalis</i> juv.	-10.5	peces chicos	-11.1	<i>Ampitoe longimana</i>	-11.7
<i>Thalassia testudinum</i>	-11.5	<i>Lutjanus griseus</i>	-11.2	<i>Palaemonetes octaviae</i>	-11.8
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	-11.7	<i>Sphaeroides testudineus</i>	-11.9	zooplancton	-12.2
zooplancton	-12.2	sedimento	-11.9	sedimento	-12.2
<i>Reinhardtia chrysur</i>	-13	zooplancton	-12.2	<i>Halodule wrightii</i>	-13.4
<i>Vareuxa carolinense</i>	-13.4	<i>Prionotus scitulus</i>	-12.8	fitoplancton	-13.9
<i>Halodule wrightii</i>	-13.4	<i>Arius felis</i>	-12.9	<i>Gracilaria cilindrica</i>	-22.3
P. <i>Penaeus duorarum</i>	-13.6	<i>Urolophus jamaicensis</i>	-13	<i>Rhizophora mangle</i>	-24.2
fitoplancton	-13.9	<i>Scorpaena plumieri</i>	-13.1		
<i>Orthopristis chrysoptera</i>	-15.1	<i>Thalassia testudinum</i>	-13.4		
sedimento	-15.6	<i>Halodule wrightii</i>	-13.4		
<i>Gracilaria cilindrica</i>	-22.3	fitoplancton	-13.9		
<i>Rhizophora mangle</i>	-23.3	esponjas	-17.3		
		<i>Synodus foetens</i>	-13.1		
		<i>Petrolisthes armatus</i>	-18.8		
		<i>Anchoa mitchilli</i>	-20.2		
		<i>Gracilaria cilindrica</i>	-22.3		
		<i>Rhizophora mangle</i>	-26.5		

TABLA 5. Composición isotópica del sedimento, detrito, flora y fauna de Sabancuy.

a) época seca	d13C ‰	b) época de lluvias	d13C ‰	c) época de nortes	d13C ‰
<i>Thalassia testudinum</i>	-9.5	<i>Thalassia testudinum</i>	-9.5	<i>Thalassia testudinum</i>	-9.5
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	-12.1	peces chicos	-11.6	<i>Acanthophora</i> sp	-13.4
<i>Callinectes sapidus</i>	-12.6	<i>Acanthophora</i> sp	-13.4	<i>Hippolyte zostericola</i>	-14.8
<i>Callinectes similis</i>	-13.4	<i>Syngnathus scovelli</i>	-13.5	zooplancton	-14.8
<i>Acanthophora</i> sp	-13.4	<i>Achirus lineatus</i>	-14	<i>Taphromysis bowmani</i>	-15.1
<i>Synodus foetens</i>	-14.1	<i>Melongena (M.) melongera</i>	-14.1	<i>Penaeus duorarum</i> juv.	-15.3
<i>Eucinostomus argenteus</i>	-14.3	zooplancton	-14.6	MO/ T. <i>testudinum</i>	-15.3
zooplancton	-14.8	paguroideos	-15.2	<i>Palaemonetes octaviae</i>	-15.9
<i>Halodule wrightii</i>	-15.2	MO/ T. <i>testudinum</i>	-15.3	detrito	-16
<i>Herpichthys rapax</i>	-15.2	<i>Haerulon plumieri</i>	-15.9	<i>Gammarus mucronatus</i>	-17.1
MO/ T. <i>testudinum</i>	-15.3	detrito	-16	<i>Halodule wrightii</i>	-17.8
<i>Sphaeroides testudineus</i>	-15.8	<i>Porichthys porosissimus</i>	-16.1	fitoplancton	-17.8
detrito	-16	<i>Thor floridanus</i>	-16.2	sedimento	-20.5
<i>Halodule wrightii</i>	-17.8	<i>Exocarallana tricornis</i>	-17.2	<i>Rhizophora mangle</i>	-26.3
fitoplancton	-17.8	<i>Halodule wrightii</i>	-17.8		
sedimento	-20.5	fitoplancton	-19.6		
<i>Acanthophora mangle</i>	-26.3	sedimento	-20.5		
		<i>Rhizophora mangle</i>	-26.3		

FALLA DE ORIGEN

TABLA 6. Localización de las estaciones oceanográficas y parámetros ambientales de la Sonda de Campeche. prof(m): profundidad, T₀C: temperatura, S ‰: salinidad, %GR: grava, %AR: arena, %LA: limo-arcilla, %MOT: materia orgánica total, %CO₃: carbonato, δ¹³C ‰: delta de carbono trece, PGII: PROGMEX II (ab-mayo 1984), PGIII: PROGMEX III (ago 1984), OGIII: OGMEX III (dic 1987), OGV: OGMEX V (ago 1988).

campeña oceanográfica	localidad	zona	latitud	longitud	prof (m)	T ₀ C	S ‰	%GR	%AR	%LA	%MOT	%CO ₃	δ ¹³ C ‰
OGIII	11	A	18 53.0' N	92 16.0' W	18	25.2	36.8	0.4	3.5	96.1	16.7	43.5	-20.2
OGV	39	A	19 01.0' N	91 59.1' W	20	23	36.4	---	---	---	---	---	---
OGV	26	A	18 52.2' N	92 20.1' W	21	27.5	36.3	---	---	---	17.4	47.1	---
PGII	258	A	18 55.0' N	92 30.0' W	23	22	36.9	0.2	2.2	97.6	17.3	30.4	-20.6
PGIII	258	A	18 55.0' N	92 30.0' W	28	22.6	36.3	0.2	2.2	97.6	9.4	23.2	---
OGIII	10	A	19 04.0' N	92 24.5' W	30	25.5	36.6	0	0.9	99.1	20	38.4	-19.3
PGIII	258+	A	19 16.5' N	92 24.0' W	56	22.4	35.3	0.02	0.41	99.6	15.7	26.9	---
PGII	31A	B	19 47.6' N	91 09.2' W	20	20	36.7	---	---	---	---	---	---
PGIII	25E	B	18 59.0' N	91 47.0' W	20	25.5	36.4	1.9	7.7	83.2	5.7	60.6	---
OGIII	4	B	19 15.5' N	91 27.0' W	20	25.1	36.9	0	3.2	96.8	9.4	64.5	-17.6
OGV	36	B	19 06.0' N	91 47.0' W	20	23	36.4	---	---	---	---	---	---
PGII	31	B	19 24.7' N	91 17.5' W	21	20	36.7	---	---	---	---	---	---
OGIII	5	B	19 29.0' N	91 40.0' W	34	25.4	36.7	0.5	2.2	97.3	18.8	59.4	-19.3
PGII	30A'	B	19 42.9' N	91 41.0' W	42	20.4	36.5	1.6	14	94.4	20.4	58.9	-19
PGII	26A	B	19 28.8' N	91 56.0' W	47	21.6	36.5	0.03	0.65	99.3	22.4	47.2	-19.3
PGIII	26A	B	19 28.8' N	91 56.0' W	47	21.9	36.3	0.03	0.65	99.3	15.4	30.9	---

* colecta en columna de agua para zooplancton.

TABLA 7. Composición isotópica del sedimento y fauna de la Sonda de Campeche.

a) Zona A		b) Zona B			
localidad	δ ¹³ C ‰	localidad	δ ¹³ C ‰		
26	Arius felis	-14.4	4	Penaeus duorarum	-13.9
26	Cynoscion nothus	-14.9	4	Portunus spinimanus	-14.1
26	Stenotomus caprinus	-15	25E	Penaeus duorarum	-14.4
10	Penaeus duorarum	-15.1	4	Penaeus duorarum	-14.4
11	Callinectes similis	-15.4	4	Callinectes similis	-14.5
11	Squilla empusa	-15.5	4	Trachypenaeus similis	-14.7
10	Penaeus duorarum	-15.5	5	Penaeus duorarum	-15
10	Penaeus setiferus	-15.6	31	Penaeus duorarum	-15
10	Penaeus aztecus	-15.7	4	Squilla empusa	-15.1
258+	Penaeus aztecus	-15.7	26A	Penaeus duorarum	-15.1
25E	Penaeus duorarum	-15.9	5	Penaeus duorarum	-15.1
10	Penaeus setiferus	-16	31A	Penaeus duorarum	-15.1
10	Sicyonia dorsalis	-16	5	Penaeus setiferus	-15.2
35	zooplancton	-19.2	30A'	Penaeus setiferus	-15.3
10	sedimento	-19.3	5	Penaeus setiferus	-15.6
11	sedimento	-20.2	26A	Penaeus setiferus	-15.6
258	sedimento	-20.6	4	Petrochirus diogenes	-15.6
			30A'	Penaeus duorarum	-15.9
			4	sedimento	-17.8
			36	zooplancton	-18.5
			30A'	sedimento	-19
			26A	sedimento	-19.3
			5	sedimento	-19.3

ANEXO 1. Componentes comunitarios de Atasta. Las citas se presentan en el Anexo 6.

a) época seca

b) época de lluvias

	d13C ‰	CITA		d13C ‰	CITA
Eugerres plumieri	13,15		Eugerres plumieri	-25.6	13
Trichiurus lepturus	13,18		Callinectes sapidus	-21.2	13
Lolliguncula brevis	1,13		Trichiurus lepturus	-18	13
Arius felis	13,18		Synonathus scovelli		13
Synodus foetens	13,18		Lolliguncula brevis	-19.5	1,13
Bairdiella chrysur	13,18,21		Bairdiella chrysur		13,18,21
Sphaeroides nephelus	18		Eucinostomus melanopterus		18
Bairdiella ronchus	-19.1	13,18	Isognomon alatus		1
Sphaeroides testudineus	13,16,19		Polydactylus octonemus	-19.4	13
Penaeus setiferus	-24.9	13	Xiphopenaeus kroyeri	-20.4	13
Polydactylus octonemus	13,18		Penaeus setiferus	-20.7	13
Isognomon alatus	1		Eucinostomus argenteus		13,15
Diapterus rhombus	13,15,19		Sphaeroides greeleyi	-20.4	13,16,18
Arius melanopus	-19.9	13,18	Eucinostomus gula	-19.4	13,15,18
Eucinostomus gula	13,15,19		Ischadium recurvus		1
Anchoa m. mitchilli	13,18		Chloroscombrus chrysurus	-18.5	13
Sphaeroides greeleyi	13,16,18		Brachidontes (Hormonya) exustus		1
Citharichthys spilopterus	-18.7	13,18	Callinectes similis		13
Penaeus aztecus	-22.1	13	Anchoa mitchilli	-20	13
Chloroscombrus chrysurus	13,18		Acetes americanus	-21.2	13
Ischadium recurvus	1		Epitonium (Epitonium) albidum		1
Brachidontes (Hormonya) exustus	1		Squilla empusa		13
Callinectes similis juv.	-18	11,13	Tegula (Agathistoma) fasciata		1
Callinectes rathbunae	11,13		Panopeus lacustris		11
Acetes americanus	13		Epitonium (Asperiscala) multistriatum		1
Achirus lineatus	13,18		Pilumnus lacteus		11
Epitonium (Epitonium) albidum	1		Dyspanopeus texanus		11
Panopeus lacustris	11		Odostomia (Manestho) impressa		1
Epitonium (Asperiscala) multistriatum	1		Petrolisthes armatus		11
Tegula (Agathistoma) fasciata	1		Littoridina (Texadina) sphinctrostoma		1
Odostomia (Manestho) impressa	1		Pagurus macLaughlinae		12
Littoridina (Texadina) sphinctrostoma	1		Thalassia testudinum	-12.9	13
Thalassia testudinum	-12.9	13	MO sedimentaria	-20.9	13
fitoplancton	-21.5	13	fitoplancton	-21.5	13
Halodule wrightii	-22.2	13	Halodule wrightii	-22.2	13
MO sedimentaria	-22.9	13	zooplancton	-23.7	13
zooplancton	-23.7	13	detrito	-24.1	13
detrito	-24.6	13	Rhizophora mangle	-28.5	13
Rhizophora mangle	-23.5	13	Cynoscion nebulosus		18
Anchoa lamprotaenia	18		Micropogonias undulatus		18
Cynoscion nebulosus	18		briozooario		13
Centroponus undecimalis	18		Stellifer colonensis		18
Gobionellus hastatus	18		Cynoscion arenarius		18
Frionotus tribulus	18		Bagre marinus		18
Micropogonias undulatus	13		Symphurus civitatus		18
Cynoscion arenarius	18		Cynoscion nothus		13
Odontoscion dentex	13		Caranx hippos		13
Cetengraulis edentulus	18		Cetengraulis edentulus		18
Harengula jaguana	13				
Cynoscion nothus	18				
briozooario	13				
Stellifer colonensis	18				
Symphurus civitatus	18				

FALLA DE ORIGEN

c) época de nortes

δ13C ‰ CITA

<i>Loliguncula brevis</i>		1,13
<i>Bairdiella chrysur</i>		13,18,21
<i>Penaeus setiferus</i>	-21	13
<i>Isognomon alatus</i>		1
<i>Eucinostomus gula</i>		13,15,18
<i>Ischadium recurvum</i>		1
<i>Brachydontes (Hormonya) exustus</i>		1
<i>Epitonium (Epitonium) albidum</i>		1
<i>Tegula (Agathistoma) fasciata</i>		1
<i>Epitonium (Asperiscala) multistriatum</i>		1
<i>Panopeus lacustris</i>		11
<i>Ocystonia (Menestho) impressa</i>		1
<i>Littoridina (Texadina) sphinctostoma</i>		1
<i>Thalassia testudinum</i>	-12.9	13
fitoplancton	-21.5	13
<i>Halodule wrightii</i>	-22.2	13
zooplancton	-23.7	13
detrito	-24.3	13
MO sedimentaria	-24.6	13
<i>Rhizophora mangle</i>	-28.5	13
<i>Microgogonias undulatus</i>		18
<i>Chaetodipterus faber</i>		18
<i>Cynoscion nebulosus</i>		18
<i>Centropomus undecimalis</i>		18
<i>Prionotus tribulus</i>		18
<i>Bagre marinus</i>		18
<i>Etropus crossotus</i>		18
<i>Stellifer colonensis</i>		18
triozario		13
<i>Cetengraulis edentulus</i>		18
<i>Cynoscion arenarius</i>		18

FALLA DE ORIGEN

a) época seca

b) época de lluvias

	e13C ‰	CITA		d13C ‰	CITA
Callinectes sapidus	-20.2	11,13	Archosargus rhomboidalis	-18.8	13
Bairdiella chrysa	-18.4	13,20	Eugerres plumieri		15,20
Crassostrea virginica		1	Lolliguncula brevis	-21.3	13
Murex (Phyllonotus) pomum		1	Crassostrea virginica		1
Diaptherus rhombus		13,15,20	Eucinostonus gula	-15.3	13,13,20
Archosargus rhomboidalis		13	Murex (Phyllonotus) pomum		1
Anadara (Lunarca) ovalis		1	Callinectes rathbunae	-25.8	13
Citharichthys spilopterus	-22.1	13,20	Syngnathus scovelli	-20.6	13
Sphaeroides testucineus		13,16,20	Anadara (Lunarca) ovalis		1
Ischadium recurvum		1	Ischadium recurvum		1
Trinectes maculatus		13	Trinectes maculatus	-23.2	13
Panopeus setiferus	-16.7	13	Brachidontes (Hormonya) exustus		1
Brachidontes (Hormonya) exustus		1	Sphaeroides greeleyi	-19.3	13
Sphaeroides greeleyi		13	Anchoa m. mitchilli		13
Panopeus aztecus	-15.1	13	peces chicos	-24.9	13
Bairdiella chrysa juv.		13	Epitonium (Epitonium) albidum		1
Syngnathus scovelli		13	Cerithium eburneum algicola		1
Lolliguncula brevis		13	Epitonium (Asperiscala) multistriatum		1
Palaemonetes intermedius		13	Neritina reclinata		1
Callinectes similis juv.	-17.8	13	Seila adamsi		1
Epitonium (Epitonium) albidum		1	Nassarius (Nassarius) acutus		1
Cerithium eburneum algicola		1	Petrolisthes armatus	-20.2	13
Epitonium (Asperiscala) multistriatum		1	Dyspanopeus texanus	-20.7	11,13
Palaemonetes octaviae	-18	13	Odotomia (Menestho) impressa		1
Neritina reclinata		1	Anachis (Parvanachis) obesa		1
Seila adamsi		1	Diatoma varium		1
Panopeus setiferus	-17.5	13	Triphora melanura		1
Nassarius (Nassarius) acutus		1	Mitrella (Astyris) lunata		1
Hippolyte zostericola	-13.7	13	Vitrinella multistriata		1
Odotomia (Menestho) impressa		1	Rissoina catesbyana		1
Ampithoe longimana	-20.7	13	Turbonilla (Chemnitzia) aequalis		1
Anachis (Parvanachis) obesa		1	Acteocina canaliculata		1
Mitrella (Astyris) lunata		1	Cerithiopsis greeni		1
Triphora melanura		1	Caecum (Caecum) pulchellum		1
Diatoma varium		1	Pagurus maccloughlinae	-19.8	13
Rissoina catesbyana		1	Thalassia testudinum	-11.6	13
Acteocina canaliculata		1	MO sedimentaria	-19.7	13
Turbonilla (Chemnitzia) aequalis		1	Gracilaria cilindrica	-21.7	13
Vitrinella multistriata		1	zooplankton	-23.7	13
Cerithiopsis greeni		1	detrito	-24.7	13
Caecum (Caecum) pulchellum		1	fitoplancton	-24.8	13
Pagurus maccloughlinae		13	Rhizophora mangle	-28.3	13
Thalassia testudinum	-11.6	13	Sphaeroides testudineus		16,20
MO sedimentaria	-20.6	13	Panopeus berudensis		11
Gracilaria cilindrica	-22.1	13	Hippolyte pleuracantus		13
zooplankton	-23.7	13	Libinia dubia		11
detrito	-24.7	13	tanaidaceos		13
fitoplancton	-24.8	13	Bairdiella ronchus		20
Rhizophora mangle	-28.3	13	Gyrides limicola		13

<i>Metippe mercenaria</i>	11	alpheidae	13
<i>Arius felis</i>	13	<i>Arius melanopus</i>	20
<i>Opsanus beta</i>	13	<i>Aspithoe longinana</i>	13
<i>Panopeus berlandensis</i>	11	isopods	13
<i>Arius melanopus</i>	13,20	<i>Opsanus beta</i>	20
<i>Eugerres plumieri</i>	13	<i>Libinia erinacea</i>	11
<i>Anchoa m. mitchilli</i>	20	<i>Hippolyte zostericola</i>	13
<i>Hexapanopeus angustifrons</i>	11	<i>Hexapanopeus angustifrons</i>	11
<i>Libinia dubia</i>	11	<i>Latreutes parvulus</i>	13

c) época de nortes

SISC % CITA

<i>Eugerres plumieri</i>	15,20	
<i>Crassostrea virginica</i>	1	
<i>Eucinostomus gula</i>	15,20	
<i>Murex (Phyllonotus) pomum</i>	1	
<i>Anadara (Lunarca) ovalis</i>	1	
<i>Iscomedium recurvum</i>	1	
<i>Brachydontes (Hormomya) exustus</i>	1	
<i>Epitonium (Epitonium) albidum</i>	1	
<i>Cerithium eburneum algicola</i>	1	
<i>Epitonium (Asperiscala) multistriatum</i>	1	
<i>Meritina reclinata</i>	1	
<i>Spila adamsi</i>	1	
<i>Nassarius (Nassarius) acutus</i>	1	
<i>Hexapanopeus texanus</i>	-22	11
<i>Copstonia (Menestho) impressa</i>	1	
<i>Uvula (Astyris) lunata</i>	1	
<i>Diastoma varium</i>	1	
<i>Triphora melanura</i>	1	
<i>Anachis (Parvanachis) obesa</i>	1	
<i>Turbonilla (Chemnitzia) aequalis</i>	1	
<i>Rissoina catesbyana</i>	1	
<i>Uvulinella multistriata</i>	1	
<i>Cateopina canaliculata</i>	1	
<i>Cerithiopsis greeni</i>	1	
<i>Caecum (Caecum) pulchellum</i>	1	
<i>Thalassia testudinum</i>	-11.6	13
MB sedimentaria	-22.1	13
zooplankton	-23.7	13
<i>Bacillaria cylindrica</i>	-24.5	13
detrito	-24.7	13
fitoplankton	-24.8	13
<i>Phoronophora mangle</i>	-28.3	13
<i>Bairdiella ronchus</i>		20
<i>Arius melanopus</i>		20
<i>Ephoroides testudineus</i>	16,20	
<i>Libinia dubia</i>		11
<i>Metippe mercenaria</i>		11
<i>Arius felis</i>		20
<i>Panopeus berlandensis</i>		11
<i>Hexapanopeus angustifrons</i>		11
<i>Anchoa m. mitchilli</i>		20
<i>Bairdiella chrysur</i>		20
<i>Opsanus beta</i>		20

ANEXO 3. Componentes comunitarios de El Cayo. Las citas se presentan en el Anexo 6.

a) época seca

b) época de lluvias

	dISC %.	CITA		dISC %.	CITA
Scorpaena plumieri		13	Arius felis	-12.7	13
Urolophus jamaicensis		14	Urolophus jamaicensis	-13	13,14
Prionotus scitulus		13,17	Scorpaena plumieri	-13.1	13
Arius felis		13,17	Eugerres plumieri		13
Eugerres plumieri		13	Murex (Hexaplex) fulvescens		1
Murex (Hexaplex) fulvescens		1	Crassostrea rhizophorae		1
Crassostrea rhizophorae		1	Prionotus scitulus	-12.8	13
Archosargus rhomboidalis	-11.7	10,13,17	Archosargus rhomboidalis		13
Busycon (Fulguroopsis) spiratum plagosum		1	Busycon (Fulguroopsis) spiratum plagosum		1
Lutjanus synagris		13	Lutjanus griseus	-11.2	13
Bairdiella chrysur	-13	13,17	Sphaeroides testudineus	-11.9	13
Lutjanus griseus		13,17	Syngnathus scovelli	-10.5	13
Haemulon plumieri		13,17,22	Eucinostomus argenteus		13,15,17
Sphaeroides testudineus		10,13,16,17	Murex (Phyllonotus) pomum		1
Orthopristis chrysoptera	-15.1	13,17,22	Synodus foetens	-13.1	13
Syngnathus scovelli		10,13,17	Eucinostomus gula		13,17
Synodus foetens		13,17	Arca zebra		1
Murex (Phyllonotus) pomum		1	Callinectes sapidus	-7.9	3,11
Eucinostomus gula	-9.3	10,13,15,17	Anadara (Lunarca) ovalis		1
Diapterus rhombus		13,17	Modiolus americanus		1
Arca zebra		1	Arca imbricata		1
Acanthostracion quadricornis		13	Terebra dislocata		1
Modiolus americanus		1	Amygdalum papyria		1
Sphaeroides greeleyi		16	peces chicos	-11.1	13
Anadara (Lunarca) ovalis		1	Anchoa mitchilli	-20.2	13
Terebra dislocata		1	Marginella (Prunum) labiata		1
Arca imbricata		1	Urosalpinx perrugata		1
Amygdalum papyria		1	Antillophos candei		1
Archosargus rhomboidalis juv.	-10.5	13	Callinectes similis juv.		13
Anchoa m. mitchilli		13	Lima (Linaria) pellucida		1
Panopeus setiferus	-8.2	5,10,13	Bulla striata		1
Tozeuma carolinense	-13.4	13	Vermicularia fargoii		1
Marginella (Prunum) labiata		1	Diodora jaumei		1
Urosalpinx perrugata		1	Lucapina sowerbii		1
Antillophos candei		1	Epitonium (Epitonium) albidum		1
Bulla striata		1	Hippocampus zosterae		13
Lima (Linaria) pellucida		1	Cerithium eburneum		1
Vermicularia fargoii		1	Modulus modulus		1
Lucapina sowerbii		1	Batillaria minima		1
Epitonium (Epitonium) albidum		1	Crepidula (Janacus) plana		1
Diodora jaumei		1	Anachis (Costoanachis) semiplicata		1
Batillaria minima		1	Marginella (Prunum) apicina		1
Cerithium eburneum		1	Tegula (Agathistoma) fasciata		1
Modulus modulus		1	Nassarius (Nassarius) vibex		1
Anachis (Costoanachis) semiplicata		1	Epitonium (Asperiscala) multistriatum		1
Crepidula (Janacus) plana		1	Haminoea succinea		1
Melampus coffeus		1	Melampus coffeus		1
Nassarius (Nassarius) vibex		1	Neritina virginea		1
Marginella (Prunum) apicina		1	Neritina reclinata		1
Tegula (Agathistoma) fasciata		1	Dyspanopeus texanus		3,10,11,13
Haminoea succinea		1	Beila adamsi		1
Epitonium (Asperiscala) multistriatum		1	Nassarius (Nassarius) acutus		1
Neritina virginea		1	Hippolyte zostericola	-9.1	13

Neritina reclinata		1	Anachis (Parvanachis) obesa		1
Seila adamsi		1	Diastoma varium		1
PL Penaeus duorarum	-13.6	13	Triphora melanura		1
Chilomycterus schoepfi		10,13,17	Mitrella (Astyris) lunata		1
Nassarius (Nassarius) acutus		1	Fetrolisthes armatus	-13.8	5,10,11
Dyspanopeus texanus	-8.4	5,10,11,13	Rissoina catesbyana		1
Pilumnus pannosus		13	Vitrinella multistriata		1
Hexapanopeus angustifrons		13	Acteocina canaliculata		1
Taphromysis bowmani	-10.2	8,10,13	Turbonilla (Chemnitzia) aequalis		1
Anachis (Parvanachis) obesa		1	Paguristes tortugae	-10.9	12
Triphora melanura		1	Caecum (Bronchina) vestitum		1
Mitrella (Astyris) lunata		1	Caecum (Caecum) pulchellum		1
Diastoma varium		1	Teinostoma biscaynense		1
Vitrinella multistriata		1	Teinostoma lerema		1
Turbonilla (Chemnitzia) aequalis		1	MO/ T. testudinum	-10.1	13
Acteocina canaliculata		1	MO sedimentaria	-11.9	13
Rissoina catesbyana		1	zooplankton	-12.2	13
Caecum (Bronchina) vestitum		1	Halodule wrightii	-13.4	13
ofiuroides		13	Thalassia testudinum	-13.4	13
Paguristes tortugae		12,13	fitoplankton	-13.9	13
Teinostoma biscaynense		1	esponjas	-17.3	13
Caecum (Caecum) pulchellum		1	Gracilaria cylindrica	-22.3	13
Teinostoma lerema		1	Rhizophora mangle	-26.5	13
MO/T. testudinum	-10.1	13	Polydora ligni		8
Thalassia testudinum	-11.5	13	Hippocampus hudsonianus		10
zooplankton	-12.2	13	Penaeus setiferus		5,10
Halodule wrightii	-13.4	13	Pagurus criniticornis		12
fitoplankton	-13.9	13	Panopeus lacustris		11
MO sedimentaria	-13.6	13	Mysidopsis bahia		8,10
Gracilaria cylindrica	-22.3	13	Micrura sp.		8
Rhizophora mangle	-28.8	13	Libinia erinacea		11
Cichlasoma urophthalmus		10,13,17	Paguristes tortugae		12
Alpheus sp.		13	Mysidopsis almyra		8,13
Micrura sp.		8	Callinectes similis		11,13
Polydora ligni		8	Menippe mercenaria		11
Alpheus belli		5	Penaeus duorarum		5,8,10
briozoario		13	Libinia dubia		5,10,11
Tozeuma carolinense		5	Leptonereis glauca		8
oligoquetos		13	anfipodos		8
Citharichthys spilopterus		13,17	Pilumnus lacteus		11
Leptonereis glauca		8	Pitho anisodon		10,11
Pitho anisodon		10,11	Panopeus bermudensis		11
Callinectes similis		11,13			
Achirus lineatus		13,17			
Panopeus lacustris		11			
Haemulon bonariense		17			
Panopeus bermudensis		11			
Pagurus macLaughlinae		12			
Fetrolisthes armatus		5,10,11,13			
Opeanus beta		10,13,17			
Penaeus aztecus		13			
Libinia dubia		5,10,11			
Siriella chierchiae		13			
Hippolyte pleuracanthus		5,8,10			
fan. Anneliscidae		8			
Sphaeroides nephelus		16,17			

c) época de nortes

disc 7. CITA

Urolophus jamaicensis		14
Eugerres plumieri		13
Murex (Hexaplex) fulvoscens		1
Crassostrea rhizophorae		1
Busycon (Fulguropsis) spiratum plagosum		1
Murex (Phyllonotus) pomum		1
Eucinostomus gula	15,17	
Arca zebra		1
Anadara (Lunarca) ovalis		1
Modiolus americanus		1
Panaeus duorarum	-9.2 5,8,10	
Terebra dislocata		1
Arca imbricata		1
Amygdalum papyria		1
Marginella (Prunum) labiata		1
Urosalpinx perrugata		1
Palaeonetes octaviae	-11.8	13
Antillophos candei		1
Vermicularia fargoii		1
Bulla striata		1
Lima (Limaria) pellucida		1
Callinectes sapidus juv.	-8.4	13
Dicodora jaumei		1
Lucapina sowerbii		1
Epitonium (Epitonium) albicum		1
Batillaria minima		1
Modulus modulus		1
Cerithium eburneum		1
Anachis (Costoanachis) seniplicata		1
Crepidula (Janecus) plana		1
Epitonium (Asperiscala) multistriatum		1
Marginella (Prunum) spicina		1
Melampus coffeus		1
Nassarius (Nassarius) vibex		1
Hemincea succinea		1
Tegula (Agathistoma) fasciata		1
Neritina virginea		1
Neritina reclinata		1
Sella adamsi		1
Nassarius (Nassarius) acutus		1
Hippolyte zostericola	-11	13
Anachis (Parvanachis) obesa		1
Diastoma varium		1
Triphora melanura		1
Mitrella (Astyris) lunata		1
Ampithoe longimana	-11.7	13
Rissoina catesbyana		1
Turbonilla (Chennitzia) aequalis		1
Vitrinella multistriata		1
Acteocina canaliculata		1
Caecum (Caecum) pulchellum		1
Caecum (Bronchina) vestitum		1

FALLA DE ORIGEN

<i>Teinostoma lorena</i>		1
MO/ <i>T. testudinum</i>	-10.1	13
<i>Thalassia testudinum</i>	-11.3	13
MO sedimentaria	-12.2	13
zooplankton	-12.2	13
<i>Halodule wrightii</i>	-13.4	13
fitoplancton	-13.9	13
<i>Gracilaria cylindrica</i>	-22.3	13
<i>Rhizophora mangle</i>	-24.2	13
<i>Panopeus lacustris</i>		11
<i>Callinectes similis</i>		11,13
<i>Polydora ligni</i>		8
<i>Panopeus beraudensis</i>		11
<i>Dyspanopeus texanus</i>		5,10,11
fan. <i>Angeliscidae</i>		8
<i>Pitho anisodon</i>		10,11
<i>Leptonereis glauca</i>		8
<i>Panæus setiferus</i>		5,10
<i>Petrolisthes armatus</i>		5,10,11
<i>Libinia dubia</i>		5,10,11
<i>Callinectes sapidus</i>		5,11
<i>Micrura</i> sp.		9
<i>Pagurus macLaughlinae</i>		12

ANEJO 4. Componentes comunitarios de Sabancuy. Las citas se presentan en el Anexo 6.

a) época seca

	d13C ‰	CITA
Sphaeroides testudineus	-15.8	13
Archosargus rhomboidalis	-12.1	13
Synodus foetens	-14.1	13
Melongena (Melongena) melongena		13
Callinectes similis	-13.4	13
Haemulon plumieri		13
Syngnathus scovelli		13
Porichthys porosissimus		13
Callinectes sapidus	-12.6	13
Penaeus duorarum		13
Eucinostomus argenteus	-14.3	13
Callinectes sapidus juv.		13
Callinectes similis juv.		13
Palaemonetes octaviae		13
Microgobius sp.		13
Opsanus beta		13
Achirus lineatus		13
Gobionellus hastatus		13
Hippolyte zostericola		13
Taphromysis bowmani		13
Margeria rapax	-15.2	13
Talleotanaia gerlachi	-15.2	13
Excorallana tricornis tricornis		13
Gammarus mucronatus		13
paguroideos		13
Thor floridanus		13
Thalassia testudinum	-9.5	13
Acanthopora sp	-13.4	13
zooplancton	-14.8	13
MO/T. testudinum	-15.3	13
detrito	-16	13
Halodule wrightii	-17.8	13
fitoplancton	-19.8	13
MO sedimentaria	-20.5	13
Rhizophora mangle	-26.3	13

b) época de lluvias

	d13C ‰	CITA
Archosargus rhomboidalis		13
Melongena (Melongena) melongena	-14.1	13
Callinectes sapidus		13
Haemulon plumieri	-15.9	13
Syngnathus scovelli	-13.5	13
Penaeus duorarum		13
Porichthys porosissimus	-16.1	13
Eucinostomus argenteus		13
peces chicos	-11.6	13
Palaemonetes octaviae		13
Achirus lineatus	-14	13
Callinectes sapidus juv.		13
Excorallana tricornis tricornis	-17.2	13
Gammarus mucronatus		13
Dyspanopeus texanus		13
paguroideos	-15.2	13
Thor floridanus	-16.2	13
Thalassia testudinum	-9.5	13
Acanthopora sp	-13.4	13
zooplancton	-14.8	13
MO/ T. testudinum	-15.3	13
detrito	-16	13
Halodule wrightii	-17.8	13
fitoplancton	-19.8	13
MO sedimentaria	-20.5	13
Rhizophora mangle	-26.3	13

c) época de nortes

	d13C ‰	CITA
Penaeus duorarum	-15.3	13
Palaemonetes octaviae	-15.9	13
Hippolyte zostericola	-14.8	13
Taphromysis bowmani	-15.1	13
Gammarus mucronatus	-17.1	13
Thalassia testudinum	-9.5	13
Acanthopora sp	-13.4	13
zooplancton	-14.8	13
MO/ T. testudinum	-15.3	13
detrito	-16	13
Halodule wrightii	-17.8	13
fitoplancton	-19.8	13
MO sedimentaria	-20.5	13
Rhizophora mangle	-26.3	13

FALLA DE ORIGEN

ANEXO 5. Componentes comunitarios de la Sonda de Campeche. Las citas se presentan en el Anexo 6.

Zona A		Zona B			
	dISC %.	CITA			
			dISC %.		
			CITA		
MO sedimentaria	-20	..	MO sedimentaria	-18.8	..
fitoplancton		..	fitoplancton		..
zooplancton	-19.2	..	zooplancton	-18.5	..
esponjas		29	esponjas		29
Luidia clathrata		33,34	Eucidaris tribuloides tribuloides		33
Astropecten articulatus		33,34	Luidia clathrata		33,34
Astropecten duplicatus		34	Astropecten articulatus		34
Echinaster serpentarius		34	Astropecten duplicatus		34
			Echinaster serpentarius		34
Crepidula (lanacus) plana		32	Crepidula maculosa		27
Strombus alatus		33	Crepidula (lanacus) plana		27
Strombus pugilis		32	Crucibulum (Dispotaea) striatum		27
Tonna galea		32,33	Strombus alatus		27,33
			Strombus pugilis		27
Conus austini		32	Murex (Phyllonotus) pomum		33
Anadara (Lunarca) ovalis		27	Busycon (Sinistrofulgur) perversum		33
Argopecten gibbus		27	Busycon (Fulguroopsis) spiratum spiratum		33
			Anadara (Larkinia) transversa		27
Laevicardium spp		32	Pteria colymbus		27
			Plicatula gibbosa		27
			Chama congregata		27
			Arcinella cornuta		27
			Codakia (Codalia) orbicularis		27
			Lucina (Phacoides) pectinata		27
			Anodontia (Pegophyseca) alta		27
			Mulinia lateralis		27
			Tellina (Eurytellina) angulosa		27
			Chione (Chione) cancellata		27
			Chione latilirata		33
			Chione clenchi		32
			Dosinia elegans		27
			Corbula (Caryocorbula) krebsiana		27
Loligo pealei		3,27,28	Loligo pealei		3,27,28
Loligo (Doryteuthis) plei		27,28	Loligo (Doryteuthis) plei		27,28
Lolliguncula brevis		27,28	Lolliguncula brevis		28
celenterados		24			
ascidias		24	ascidias		24

<i>Sphyræna guachancho</i>	31	<i>Sphyræna guachancho</i>	31
<i>Sphyræna barracuda</i>	3	<i>Sphyræna barracuda</i>	3
<i>Polydactylus octonemus</i>	31	<i>Polydactylus octonemus</i>	31
<i>Lechnolaimus maximus</i>	31	<i>Lechnolaimus maximus</i>	31
		<i>Nicholsina usta</i>	31
<i>Bollmannia boqueronensis</i>	31	<i>Bollmannia boqueronensis</i>	31
<i>Trichiurus lepturus</i>	3,31	<i>Trichiurus lepturus</i>	3,31
<i>Scomberomorus maculatus</i>	31		
<i>Scomber japonicus</i>	31	<i>Scomber japonicus</i>	31
<i>Peprilus paru</i>	31	<i>Peprilus paru</i>	31
<i>Peprilus triacanthus</i>	31	<i>Peprilus triacanthus</i>	31
<i>Syacium gunteri</i>	23,31	<i>Syacium gunteri</i>	23,31
<i>Syacium micrurus</i>	31	<i>Syacium micrurus</i>	31
<i>Syacium papillosum</i>	31	<i>Syacium papillosum</i>	31
<i>Ancylopsetta quadrocellata</i>	31	<i>Ancylopsetta quadrocellata</i>	31
<i>Ancylopsetta dilecta</i>	31		
<i>Cyclopsetta fimbriata</i>	31	<i>Cyclopsetta fimbriata</i>	31
<i>Cyclopsetta chittendeni</i>	31	<i>Cyclopsetta chittendeni</i>	31
<i>Trichopsetta ventralis</i>	31		
<i>Engyophrys senta</i>	31	<i>Engyophrys senta</i>	31
<i>Citharichthys spilopterus</i>	31	<i>Citharichthys spilopterus</i>	31
<i>Citharichthys macrops</i>	31	<i>Citharichthys macrops</i>	31
<i>Etropus crossotus</i>	31	<i>Etropus crossotus</i>	31
<i>Bothus ocellatus</i>	31	<i>Bothus ocellatus</i>	31
<i>Bothus robinsi</i>	31		
<i>Symphurus plagiosa</i>	31	<i>Symphurus plagiosa</i>	31
<i>Gymnachyrus nudus</i>	31	<i>Gymnachyrus nudus</i>	31
<i>Achirus lineatus</i>	31	<i>Achirus lineatus</i>	31
<i>Trinectes maculatus</i>	31		
<i>Stephanolepis hispidus</i>	31		
<i>Aluterus schoepfi</i>	31	<i>Aluterus schoepfi</i>	31
<i>Aluterus monoceros</i>	31	<i>Aluterus monoceros</i>	31
<i>Aluterus heudeloti</i>	31	<i>Aluterus heudeloti</i>	31
<i>Balistes capriscus</i>	31	<i>Balistes capriscus</i>	31
<i>Acanthostracion quadricornis</i>	31		
<i>Sphoeroides greeleyi</i>	31	<i>Sphoeroides greeleyi</i>	31
<i>Sphoeroides nephelus</i>	31	<i>Sphoeroides nephelus</i>	31
<i>Sphoeroides dorsalis</i>	31	<i>Sphoeroides dorsalis</i>	31
<i>Lagocephalus laevigatus</i>	31	<i>Lagocephalus laevigatus</i>	31
<i>Chilomycterus schoepfi</i>	31	<i>Chilomycterus schoepfi</i>	31

Epinephelus guttatus	31		
Epinephelus itajara	31		
Diplectrum radiale	31	Diplectrum radiale	31
Diplectrum fornosus	31	Diplectrum fornosus	31
Serranus atrobranchus	31	Serranus atrobranchus	31
Centropristis ocyurus	31	Centropristis ocyurus	31
Pristigenis alta	31	Pristigenis alta	31
Priacanthus arenatus	3,23,31	Priacanthus arenatus	3,23,31
Caulolatilus intermedius	31		
Caulolatilus puyyi	31		
		Echeneis naucrates	31
Caranx latus	3,31	Caranx latus	3,31
Caranx hippos	31		
Caranx crysos	31	Caranx crysos	31
Chloroscombrus chrysurus	3,23,31	Chloroscombrus chrysurus	3,23,31
Trachurus lathami	23,31	Trachurus lathami	23,31
Selene vomer	3,31	Selene vomer	3,31
Selene setapinnis	3,31	Selene setapinnis	3,31
Decapterus punctatus	31		
Selar crumenophthalmus	3,31	Selar crumenophthalmus	3,31
Rhomboplites aurorubens	31	Rhomboplites aurorubens	31
Pristipomoides macrophthalmus	31	Pristipomoides macrophthalmus	31
Lutjanus cyanopterus	31	Lutjanus cyanopterus	31
Lutjanus synagris	31	Lutjanus synagris	31
Lutjanus campechanus	3,31	Lutjanus campechanus	3,31
Lutjanus griseus	31	Lutjanus griseus	31
Eucinostomus gula	23,31	Eucinostomus gula	23,31
Eucinostomus argenteus	31	Eucinostomus argenteus	31
Eucinostomus melanopterus	31	Eucinostomus melanopterus	31
Diapterus rhombeus	31	Diapterus rhombeus	31
Diapterus auratus	31	Diapterus auratus	31
Orthopristis chrysoptera	31	Orthopristis chrysoptera	31
Haemulon aurolineatum	31	Haemulon aurolineatum	31
Haemulon plumieri	31	Haemulon plumieri	31
Anisotremus virginicus	31	Anisotremus virginicus	31
Conodon nobilis	31		
Stenotomus caprinus	-15 9,31	Stenotomus caprinus	31
Archosargus rhomboidalis	31	Archosargus rhomboidalis	31
Archosargus probatocephalus	31	Archosargus probatocephalus	31
Lagodon rhomboides	31	Lagodon rhomboides	31
Calamus penna	31	Calamus penna	31
Calamus calamus	31	Calamus calamus	31
Cynoscion arenarius	31	Cynoscion arenarius	31
Cynoscion nothus	-14.9 9,23,31	Cynoscion nothus	31
Bairdiella chrysura	31		
Menticirrhus americanus	31	Menticirrhus americanus	31
Menticirrhus saxatilis	31	Menticirrhus saxatilis	31
Stellifer colonensis/lanceolatus	31	Stellifer colonensis/lanceolatus	31
		Equetus lanceolatus	31
Paranqueus acuminatus	31	Paranqueus acuminatus	31
Micropogonias undulatus	31	Micropogonias undulatus	31
Micropogonias furnieri	31		
Umbrina broussonetii	31		
Larimus fasciatus	31		
Upeneus parvus	31	Upeneus parvus	31
Chaetodipterus faber	31	Chaetodipterus faber	31
Chaetodon ocellatus	31	Chaetodon ocellatus	31
Pomacanthus arcuatus	31	Pomacanthus arcuatus	31

FALLA DE ORIGEN

Sphyrna tiburo	31	Carcharhinus remotus	31
Raja texana	31	Sphyrna tiburo	31
Dasyatis sabina	31	Rhinobatus lentiginosus	31
Narcine brasiliensis	31	Raja texana	31
Aetobatus narinari	31	Dasyatis sabina	31
Congrina flava	31	Narcine brasiliensis	31
Rhinoptera bonasus	31		
		Urolophus jamaicensis	31
Hoplunnis diomedianus	31	Hoplunnis diomedianus	31
Ophichthus puncticeps	31		
Harengula pensacolae	3,23	Harengula pensacolae	3,23
Harengula jaguana	31	Harengula jaguana	31
Opisthonema oglinum	31	Opisthonema oglinum	31
Sardinella aurita	31	Sardinella aurita	31
Anchoa hepsetus hepsetus	31	Anchoa hepsetus hepsetus	31
Anchoa lamprotaenia	31	Anchoa lamprotaenia	31
Anchoa pectoralis	31	Anchoa pectoralis	31
Anchoa mitchilli mitchilli	31		
Cetengraulis edentulus	23,31	Cetengraulis edentulus	23,31
Synodus intermedius	31	Synodus intermedius	31
Synodus foetens	3,23,31	Synodus foetens	3,23,31
Saurida brasiliensis	31	Saurida brasiliensis	31
Arius felis	-14.4 7,23,31	Arius felis	23,31
Bagre marinus	3,31	Bagre marinus	3,31
Porichthys porosissimus	31	Porichthys porosissimus	31
Antennarius scaber	31	Antennarius scaber	31
Antennarius ocellatus	31	Antennarius ocellatus	31
Ogcocephalus raditans	31	Ogcocephalus raditans	31
Ogcocephalus vespertilio	31	Ogcocephalus vespertilio	31
Maelieutichthys aculeatus	31		
Bregmaceros atlanticus	31		
Lepophidium brevibarbe	31	Lepophidium brevibarbe	31
Lepophidium marmoratum	31	Lepophidium marmoratum	31
Brotula barbata	31		
Fistularia petimba	31	Fistularia petimba	31
		Hippocampus hudsonius	31
Scorpaena plumieri	31	Scorpaena plumieri	31
Scorpaena calcarata	31	Scorpaena calcarata	31
Scorpaena dispar	31		
Scorpaena brasiliensis	31	Scorpaena brasiliensis	31
Prionotus roseus	31		
Prionotus evolans	31		
Prionotus tribulus	31		
Prionotus punctatus-beani	31	Prionotus punctatus-beani	31
Prionotus carolinus	31		
		Prionotus scitulus	31
Prionotus ophryas	31	Prionotus ophryas	31
Prionotus stearnsi	31		
Bellator militaris	31	Bellator militaris	31
Peristedion gracile	31		
Dactylopterus volitans	31	Dactylopterus volitans	31
Centropomus undecimalis	31		
Epinephelus nigritus	31	Epinephelus nigritus	31
		Epinephelus morio	31
Epinephelus niveatus	31		

FALLA DE ORIGEN

<i>Solenocera vioscai</i>		2,9,33	<i>Solenocera vioscai</i>		9,33
<i>Penaeus aztecus</i>	-15.7	2,3,9,33	<i>Penaeus aztecus</i>		2,3,33
<i>Penaeus duorarum</i>	-15.5	2,3,9,24,33	<i>Penaeus duorarum</i>	-14.9	2,3,9,24,33
<i>Penaeus notialis</i>		30			
<i>Penaeus setiferus</i>	-15.8	2,3,9,33	<i>Penaeus setiferus</i>	-15.5	2,3,9,33
<i>Trachypenaeus similis</i>		2,24,33	<i>Trachypenaeus similis</i>	-14.7	2,9,24,33
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>		2,3,33			
<i>Sicyonia brevirostris</i>		2,33	<i>Sicyonia brevirostris</i>		2,9,33
			<i>Sicyonia burkenroadi</i>		9
<i>Sicyonia dorsalis</i>	-16	2,9,33	<i>Sicyonia dorsalis</i>		2,9,24,33
<i>Dardanus insignis</i>		7	<i>Dardanus insignis</i>		7
<i>Petrochirus diogenes</i>		7,30,33	<i>Petrochirus diogenes</i>	-15.6	7,9,30,33
<i>Paguristes moorei</i>		7	<i>Paguristes moorei</i>		7
<i>Pagurus impressus</i>		7	<i>Pagurus impressus</i>		7
<i>Pagurus bullisi</i>		7	<i>Pagurus bullisi</i>		7
			<i>Porcellana sayana</i>		30,33
<i>Orcymia antillensis</i>		33	<i>Orcymia antillensis</i>		30,33
			<i>Hypoconcha sabulosa</i>		30
<i>Raninoides lamarcki</i>		4,30	<i>Raninoides lamarcki</i>		4
<i>Raninoides louisianensis</i>		4,9,30	<i>Raninoides louisianensis</i>		4
<i>Ethusa microphthalma</i>		25	<i>Ethusa microphthalma</i>		25
<i>Calappa sulcata</i>		33	<i>Calappa flammea</i>		25,30,33
			<i>Calappa sulcata</i>		30,33
<i>Hepatus epheliticus</i>		25,33	<i>Calappa gallus</i>		25
<i>Myropsis quinquespinosa</i>		33	<i>Hepatus epheliticus</i>		9,25,30,33
<i>Persephona mediterranea</i>		30	<i>Myropsis quinquespinosa</i>		33
			<i>Persephona crinita</i>		25
<i>Iliacantha liodactylus</i>		30,33	<i>Iliacantha intermedia</i>		25
			<i>Iliacantha liodactylus</i>		33
<i>Anasimus latus</i>		9,30,33	<i>Anasimus latus</i>		33
<i>Collodes robustus</i>		26	<i>Podochela gracilipes</i>		33
<i>Metoporphaphis calcarata</i>		26	<i>Collodes robustus</i>		26
<i>Pyromaia arachna</i>		26	<i>Metoporphaphis calcarata</i>		26
<i>Stenorhynchus seticornis</i>		30	<i>Pyromaia arachna</i>		26
			<i>Libinia dubia</i>		30
<i>Libinia emarginata</i>		26,33	<i>Libinia emarginata</i>		26,33
<i>Stenocionops furcata coelata</i>		26	<i>Stenocionops furcata coelata</i>		26
			<i>Parthenope (Piatylabrus) serrata</i>		33
			<i>Leiolaemus nitidus</i>		33
<i>Callinectes sapidus</i>		6,33	<i>Callinectes sapidus</i>		6,33
<i>Callinectes similis</i>	-15.4	6,9,24,30,33	<i>Callinectes similis</i>	-14.5	6,9,24,30,33
<i>Portunus spinicarpus</i>		9,30,33	<i>Portunus spinicarpus</i>		9,30,33
<i>Portunus spinimanus</i>		6,30,33	<i>Portunus spinimanus</i>	-14.1	6,9,30,33
<i>Squilla empusa</i>	-15.5	9,24,33	<i>Squilla empusa</i>	-15.1	9,24,33
<i>Squilla chydæa</i>		9,24,33	<i>Squilla chydæa</i>		33
equinodermos		..	equinodermos		..

ANEXO 5. Publicaciones consultadas para obtener los componentes comunitarios de las localidades del área de estudio.

- 1- García-Cubas, 1981. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. Publ. Esp. 5: 1-132.
- 2- Sánchez, 1985. Tesis de Maestría. UACFP-CCH. UNAM. 52 p.
- 3- Soto, et al., 1981. Proceed. 33 Ann. Gulf and Carib. Fish. Inst.; 81-100.
- 4- Briseño, 1972. Tesis prof. Fac. Ciencias. UNAM. 46 p.
- 5- Fernández, 1985. Tesis prof. Fac. Ciencias. UNAM. 95 p.
- 6- García-Montes, et al., 1982. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 15(1): 133-150.
- 7- Florido y Peralta, 1991. Tesis prof. Fac. Ciencias. UNAM. 54 p.
- 8- Escobar, 1984. Tesis de Maestría. UACFP-CCH. UNAM. 191 p.
- 9- Ruz-Guzmán, A. colectas personales.
- 10- Álvarez, et al., 1995. Rev. Invest. Mar. (sometido).
- 11- Ruz-Guzmán, et al., 1936. An. Inst. Biol. UNAM. Ser. Zool. 57(2): 343-383.
- 12- Schmittendorf, 1993. Tesis de Maestría. Fac. Ciencias. UNAM. --- p.
- 13- Ruz-Guzmán, 1987. Tesis de Maestría. UACFP-CCH. UNAM. 43 p., y datos no publicados.
- 14- Yáñez-Arancibia y Amezúa-Linares, 1979. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 6(2): ~~123-134~~.
- 15- Aguirre-León, et al., 1982. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 9(1): 213-230.
- 16- Mallard-Colmenero, et al., 1982. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 7(1): 161-212.
- 17- Vargas-Maldonado, et al., 1981. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 6(1): 241-266.
- 18- Álvarez-Guillén, et al., 1985. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 12(1): 107-144.
- 20- Amezúa-Linares y Yáñez-Arancibia, 1980. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 7(1): ~~69-108~~.
- 21- Chavance, et al., 1964. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 11(1): 123-162.
- 22- Díaz-Ruiz, et al., 1982. An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. UNAM. 9(1): 251-279.
- 23- Sánchez-Gil, et al., 1981. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 8(1): 209-240.
- 24- Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1983. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 10(1): ~~113-156~~.
- 25- Rodríguez, 1991. Tesis prof. Fac. Ciencias. UNAM. 57 p.
- 26- Cruz, 1991. Tesis prof. Fac. Ciencias. UNAM. 33 p.
- 27- Cruz, 1984. Tesis prof. Fac. Ciencias. UNAM. 123 p.
- 28- Barrientos, 1993. Tesis de Maestría. UACFP-CCH. UNAM. 137 p.
- 29- Sánchez y Ruz-Guzmán, 1990. Atlas Nacional de México. Vol. II-IV.9.3. Inst. Geogr. UNAM.
- 30- Soto, 1980. Proceed. 32 Ann. Gulf and Carib. Fish. Inst.: 66-31.
- 31- Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1936. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. Publ. Esp. 9: ~~1-230~~.
- 32- Castillo, Z. comunicación personal.
- 33- Vázquez, 1988. Tesis de Maestría. UACFP-CCH. UNAM. 141 p.
- 34- Downey, 1973. Smithsonian Contributions to Zoology (126): 158 p.

FALLA DE ORIGEN