

00361  
7  
29



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

## ASPECTOS ECOLOGICOS DE LA ICTIOFAUNA DE LA LAGUNA DE PUEBLO VIEJO, VERACRUZ

### T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
MAESTRIA EN CIENCIAS  
(BIOLOGIA)

P R E S E N T A :  
MANUEL ARNOLDO CASTILLO RIVERA

DIRECTOR DE TESIS:  
DR. RICARDO LOPEZ-WILCHIS

MEXICO D. F.

1995

FALLA DE ORIGEN



## **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.

La presente tesis se desarrolló en el Laboratorio de Peces del Departamento de Biología, de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, dentro del Proyecto de Investigación "Estudio de los Peces de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz". Las diferentes fases de este proyecto fueron financiadas por la Universidad Autónoma Metropolitana, por la Dirección General de Investigación Científica y Superación Académica -DGICSA-, Secretaría de Educación Pública -SEP- (Registro DGICSA No.: 890325, Convenio No.: C89-01-0216; Registro DGICSA No.: 900835; Registro DGICSA No.: 911581, Anexo de Ejecución: 91-01-09-002-778) y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología -CONACYT- (Convenio No.: D0254-N9201).

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	1
<b>INTRODUCCIÓN</b>	3
<b>ANTECEDENTES</b>	14
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b>	5
A) Ubicación, geología y clima	7
B) Manglar	8
C) Plancton lagunar	8
D) Flora bentónica	8
E) Fauna asociada al fondo de la laguna	9
<b>OBJETIVOS</b>	10
<b>METODOLOGÍA</b>	10
A) De campo y laboratorio	10
B) Análisis de la Información	12
1. Análisis del comportamiento ambiental	12
2. Elaboración del elenco sistemático	12
3. Jerarquización de la importancia de especies	12
4. Análisis de la abundancia	14
5. Análisis de los parámetros de la comunidad	16
C) Análisis estadístico	16
1. Análisis de correlación	16
2. Comparación univariada entre muestras	16
3. Ordenación y clasificación	16
<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	16
<b>COMPORTAMIENTO AMBIENTAL DE LA LAGUNA DE PUEBLO VIEJO</b>	17
A) Variabilidad de las condiciones ambientales	17
1. Variabilidad general	18
2. Variabilidad espacial	18
3. Variabilidad temporal	21
B) Patrones de comportamiento ambiental	21
1. Patrón general	22
2. Patrón espacial	22
3. Patrón temporal	23
C) Estabilidad e inestabilidad ambiental de la laguna	24
<b>ELENCO SISTEMÁTICO</b>	24
A) Especies registradas durante el período de estudio	24
1. Lista de especies	26
2. Diferencias con los artes de pesca utilizados	26
B) Problemas taxonómicos y selectividad de artes de pesca	26
1. <i>Anchovia sp.</i>	26
2. <i>Mycteroperca sp.</i>	26
3. <i>Bardiella sp.</i>	27
4. <i>Micropogonias sp.</i>	27
5. <i>Oreochromis sp.</i>	27
6. Sinónimias	28
7. Selectividad de los artes de pesca	28
C) Análisis comparativo y zoogeográfico	28
1. Nivel local	30
2. Comparaciones regionales	30
3. Comparaciones globales	30
<b>IMPORTANCIA RELATIVA DE LAS ESPECIES ÍCTICAS</b>	32
A) Importancia relativa de las especies	32
1. Importancia relativa total de cada especie	32
2. Importancia relativa espacial de cada especie	35
3. Importancia relativa temporal de cada especie	35
B) Comportamiento del índice de importancia propuesto	35
1. Importancia relativa total	37
2. Importancia relativa espacial y temporal	37

<b>C) Diferentes métodos para evaluar la importancia de especies</b>	37
1. Criterios empleados en la determinación de las especies importantes	37
2. Análisis comparativo del índice de importancia relativa total (IRT)	38
<b>D) Crítica a los métodos utilizados</b>	40
1. Importancia relativa en número	40
2. Importancia relativa en peso	40
3. Frecuencia de ocurrencia	41
4. Evaluación en conjunto de mas de un criterio	41
<b>LA ABUNDANCIA Y SU RELACIÓN DIRECTA CON LAS VARIABLES AMBIENTALES</b>	42
<b>A) La abundancia y las variables ambientales</b>	42
1. Intervalos de tolerancia de cada especie	42
2. Correlaciones simples	45
3. Correlaciones múltiples	45
<b>B) La importancia de los factores ambientales</b>	48
1. Los factores ambientales comúnmente considerados	48
2. Límites de tolerancia y adaptación de las especies	48
3. Frecuencia y grado de asociación entre la abundancia y las variables ambientales	49
4. Variables con mayor grado de asociación	50
<b>C) La inconsistencia en el uso de correlación estadística</b>	50
1. Adaptabilidad de las especies	50
2. Características de las variables	51
3. Características del modelo empleado	52
<b>D) Procesos biológicos o factores ambientales abióticos</b>	52
<b>LA VARIABILIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA</b>	
<b>A) Comportamiento de la abundancia en la laguna</b>	53
1. Análisis espacial de la abundancia total	53
2. Análisis espacial de la abundancia de cada especie	54
3. Análisis temporal de la abundancia total	57
4. Análisis temporal de la abundancia de cada especie	59
<b>B) Factores que determinan los patrones espaciales</b>	63
1. Relevancia de la vegetación sumergida ( <i>Ruppia maritima</i> )	64
2. Alejamiento de la boca de la laguna	64
3. Influencia de la estabilidad y/o variabilidad ambiental	64
<b>C) Factores que determinan los patrones temporales</b>	65
1. Patrón general del comportamiento de la abundancia	65
2. Sucesión de especies	66
3. Influencia de los patrones de reclutamiento	66
4. Influencia de las lluvias y factores asociados	67
5. Patrones de producción primaria no asociados a la precipitación	68
6. Influencia de la estabilidad y variabilidad ambiental	69
<b>PARÁMETROS Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD</b>	
<b>A) Comportamiento de la estructura de la comunidad</b>	69
1. Comportamiento general	69
2. Variabilidad espacial de los parámetros de la comunidad	70
3. Variabilidad espacial de la composición de especies	72
4. Variabilidad temporal de los parámetros de la comunidad	73
5. Variabilidad temporal de la composición de especies	74
<b>B) Comportamiento global de los parámetros de la comunidad</b>	75
1. Comportamiento general	75
2. Influencia directa de las variables ambientales sobre los parámetros de la comunidad	75
3. Relaciones entre los parámetros de la comunidad	76
4. Análisis de la composición de especies	76
<b>C) Factores que determinan la variación espacial</b>	77
1. Presencia de <i>Ruppia maritima</i>	77
2. Grado de alejamiento de la boca	77
3. Estabilidad ambiental	77
<b>D) Factores que determinan la variación temporal</b>	78
1. Comportamiento estacional	78
2. Influencia de algunos factores ambientales	78
<b>E) Factores bióticos o factores abióticos</b>	80
<b>CONCLUSIONES</b>	81
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	83
<b>LITERATURA CITADA</b>	85

## RESUMEN

Se determinaron las especies de plantas e invertebrados más abundantes de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, tanto en la laguna como en el manglar. En la laguna también fueron evaluadas variables ambientales abióticas (temperatura, salinidad, profundidad, transparencia y oxígeno disuelto).

De acuerdo con estas variables ambientales, la laguna presenta el patrón de un sistema tropical, somero y mesohalino, con valores medios de transparencia y oxígeno disuelto.

En general, espacialmente estas variables no mostraron regionalización vertical ni horizontal, alcanzándose la mayor estabilidad ambiental en las localidades que presentan vegetación sumergida.

Estacionalmente, las variables mostraron una fuerte oscilación, influyendo de manera importante en este patrón el régimen de precipitación local. En el ciclo de estudio, existieron dos pulsos de estabilidad ambiental, uno durante mayo y el otro durante octubre-noviembre. Los períodos de mayor variabilidad ambiental se dan durante abril, agosto y septiembre.

En la laguna se registraron 67 especies, 53 géneros, 31 familias y 12 ordenes de peces y del elenco sistemático reportado, 17 géneros y/o especies representan nuevos registros para la Laguna de Pueblo Viejo. A pesar de que esta laguna presenta un carácter tropical, su ictiofauna guarda más relación con la región carolineana, propia de ambientes templados cálidos. Esta aparente contradicción podría deberse al criterio de ubicar artificialmente la porción norte del Golfo de México, dentro de esta provincia.

Para jerarquizar la importancia de las especies dentro de la comunidad, se formuló el índice de Importancia Relativa Total de cada especie (IRT), el cual se calcula a partir de la importancia relativa en peso y la amplitud de nicho espacial. Un análisis comparativo demostró que este índice es más adecuado que otros, permitiendo: 1) darle importancia a las especies cuyas poblaciones presentan mayor biomasa (debida al peso o número de individuos), 2) darle importancia a las especies con mayor frecuencia de captura, y 3) restarle importancia a las especies grandes pero raras.

De acuerdo con este índice, las especies más importantes fueron *Bairdiella chrysoura*, *Anchoa mitchilli*, *Cathorops melanopus*, *Mugil curema*, *Opsanus beta*, *Oreochromis sp.*, *Diapterus auratus*, *Lagodon rhomboides*, *Strongylura marina* y *Membras martinica*.

Tomando en cuenta los valores alcanzados por las variables abióticas evaluadas, se puede considerar que éstas difícilmente pueden actuar como factores limitantes para las poblaciones de peces. En este sentido, también se observó que en el análisis de correlación (simple y múltiple) entre la abundancia y estas variables, sólo alrededor del 20% de las relaciones fueron significativas ( $P < 0.1$ ). Además, dentro de este bajo porcentaje, las variables ambientales (en lo individual o en conjunto) sólo explicaron entre el 14 y el 25%, de la variabilidad de la abundancia de peces.

Debido a lo anterior, se puede considerar que en el sistema, los factores abióticos (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto), sólo en raras ocasiones determinan directamente la abundancia de peces, siendo en estos casos la precipitación, la variable ambiental más importante.

Con base en el análisis espacio-temporal de la abundancia, se observó que espacialmente, tres factores permitieron un incremento en la abundancia de peces, los cuales fueron la presencia de vegetación sumergida, la cercanía de las localidades a la boca de la laguna y la estabilidad ambiental.

Estacionalmente, se observó una sucesiva progresión de pulsos de abundancia de las especies dominantes, lo cual está relacionado con la optimización de los recursos que se encuentran en la laguna. Los principales factores que determinan los patrones estacionales de la abundancia fueron la precipitación, los procesos de producción y la estabilidad ambiental.

A nivel de la comunidad, las variables ambientales evaluadas también presentaron poca influencia directa sobre los parámetros de la comunidad de peces. Espacialmente, la riqueza y diversidad de especies, fueron mayores en las zonas con *R. maritima* y cercanas a la boca de la laguna, y bajo condiciones de estabilidad ambiental. Estos parámetros permanecieron relativamente estables durante el año de estudio, influenciándolos ligeramente la temperatura, precipitación, procesos productivos y estabilidad ambiental. La composición de especies, tendió a ser más estable estacionalmente y a mostrar mayores variaciones espacialmente, lo que indica que los factores que principalmente influyen a la comunidad espacialmente (como la vegetación sumergida), juegan un papel más importante en la determinación de la estructura de la comunidad, que aquellos que tienen una incidencia estacional.

## INTRODUCCIÓN

México posee una considerable extensión superficial de ambientes acuáticos y una gran biodiversidad dentro de éstos. Así, el país cuenta con 10,000 km de litoral, 2,946,825 km<sup>2</sup> de zona económica exclusiva, entre 375,000 y 500,000 km<sup>2</sup> de plataforma continental (de los cuales el 65% corresponden al Golfo de México), 16,000 km<sup>2</sup> de superficie estuarina y aproximadamente 123 lagunas costeras que comprenden 12,500 km<sup>2</sup> (Lankford, 1977; Contreras, 1985a; Yáñez-Arancibia, 1986; Espinosa-Pérez *et al.*, 1993).

En cuanto a la biodiversidad ictiológica, existen cerca de 500 especies de peces continentales (incluyendo las estuarinas) y alrededor de 375 especies marinas (Miller, 1986).

En de los ecosistemas costeros destacan los sistemas lagunar-estuarinos, por el papel que juegan en el mantenimiento, conservación, desarrollo y explotación de diferentes recursos. Estos ambientes estuarinos se caracterizan por presentar tasas altas de producción primaria y secundaria.

De acuerdo a Schelske y Odum (1961), las razones fundamentales de la alta productividad de estos sistemas, se debe a: 1) el abundante abastecimiento y mezcla de nutrimentos (vía mareas, escurrimiento y descarga de ríos); 2) la rápida regeneración y conservación de los mismos (generada por la actividad de los microorganismos y organismos filtradores); 3) los tres tipos de productores primarios (pastos, algas bénticas y fitoplancton), los cuales optimizan la radiación solar en todas las épocas climáticas; y 4) una producción con sucesivos máximos de biomasa (sucesión estacional).

En este sentido Odum (1980) considera que las "propiedades emergentes" de estos ambientes, pueden ser: 1) el subsidio de energía, producto de las mareas, que posibilita la alta productividad; 2) el aporte de materia orgánica, desde los estuarios productivos hacia las aguas costeras; y 3) las cadenas tróficas están dominadas más por la ruta detritívora que por la herbivoría.

Los estuarios y lagunas costeras, por su alta productividad son utilizados por muchas especies de interés comercial, tanto de invertebrados como de vertebrados (Stoner, 1991). De esta manera, una gran variedad de peces utilizan estos ambientes como áreas de protección, crianza, alimentación y/o reproducción (Warburton, 1979; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1980; Stoner 1986, Flores-Verdugo *et al.*, 1990). Cerca del 75% de los peces de importancia comercial del Golfo de México, desovan en el mar y a lo largo de la zona costera, por lo que utilizan estas zonas cíclicamente para el desarrollo de sus estados postlarvales y juveniles (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1982).

Así, desde el punto de vista económico-social, la zona costera es extremadamente valiosa y la incompreensión ecológica de esta zona y de su importancia, ha propiciado la explotación irracional de sus recursos alimenticios y energéticos (Yáñez-Arancibia, 1986).

Lamentablemente este mal manejo ha tenido como una de sus causas el poco conocimiento que se tiene sobre estos complejos sistemas, estando en este problema la laguna de Pueblo Viejo, la cual es objeto de estudio en el presente trabajo.

Sin embargo en forma colateral en México, afortunadamente se ha avanzado en lo que corresponde a los estudios ictiofaunísticos, ya que desde el trabajo de Jordan y Snyder (1851) a la fecha, una serie de autores tanto nacionales como extranjeros han contribuido al conocimiento de la ictiofauna mexicana. De este tipo de estudios, Mercader y Waller (1980) ofrecen una detallada revisión cronológica

En este sentido, cualquier aporte al conocimiento del comportamiento ambiental y de la dinámica de la biota de los ecosistemas costeros, contribuirá a un manejo adecuado de sus recursos. Así, las aportaciones que se hagan, tendrán que abarcar varios niveles de estudio.

Indudablemente el aprovechamiento de los recursos biológicos, depende inicialmente, de la identidad de los mismos, por lo que estudios sobre taxonomía y elenco sistemático de especies, representan un primer nivel. Aunque este nivel con respecto a los peces, se ha abordado ampliamente en la mayoría de las lagunas costeras del Golfo de México, para la laguna de Pueblo Viejo, se tienen sólo los trabajos comparativos de Reséndez-Medina y Kobelkowsky (1991) y Kobelkowsky (1991).

Un segundo nivel, representa conocer la abundancia de las poblaciones de las diferentes especies y su comportamiento espacio-temporal. En este punto resulta importante conocer a las especies dominantes, puesto que éstas participan en la regulación de la mayor parte del flujo de materia y energía dentro del sistema. Este nivel ha sido pobremente tratado para la mayoría de las lagunas costeras de México.

Por último, también es necesario conocer el comportamiento de la comunidad, ya que en este nivel existen propiedades emergentes que pueden contribuir a explicar la dinámica de la biota. Aunque se ha analizado el comportamiento de los parámetros de las comunidades de peces en las regiones norte y sur del Golfo de México, la porción este ha sido poco estudiada (Stoner, 1986; Hook, 1991).

Por lo anterior, el presente estudio no sólo obedece al interés y formación profesional del autor, sino también a la necesidad de contribuir al conocimiento de algunos aspectos ecológicos de la ictiofauna de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, lo cual permitirá entender la estructura y funcionamiento de los elementos que interactúan en el espacio y tiempo, a fin de tener las bases suficientes para optimizar en el futuro su aprovechamiento, manejo y protección.

## **ANTECEDENTES**

En los sistemas lagunar-estuarinos mexicanos, correspondientes al Golfo de México, se han realizado numerosos estudios sobre peces. Así, de acuerdo con un gradiente latitudinal descendente se ha estudiado la ictiofauna de laguna Madre (Hildebrand, 1958; 1969), lagunas costeras relacionadas al río Tamesí (Darnell, 1962), laguna de Tamiahua (Reséndez-Medina, 1970), laguna de Tampamachoco (Chávez, 1972; Kobelkowsky, 1985; Castro-Aguirre *et al.*, 1986), laguna de Alvarado (Reséndez-Medina, 1973), laguna de Zontecomapan (Reséndez-Medina, 1983, Fuentes *et al.*, 1989), laguna del Ostión (Bozada y Chávez, 1986), lagunas Carmen-Machona-Redonda (Reséndez-Medina, 1981a; Salvadores-Baledón y Reséndez-Medina, 1990), laguna de Términos (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1980; Reséndez-Medina, 1981b; 1981c; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985a; 1985d).

Además existen trabajos comparativos de la ictiofauna de diversos sistemas lagunar-estuarinos del Golfo de México (Reséndez-Medina, 1979; Fuentes, 1991; Kobelkowsky, 1991; Reséndez-Medina y Kobelkowsky, 1991).

Lamentablemente la mayoría de estos, sólo reportan aspectos taxonómicos, zoogeográficos y elencos sistemáticos de especies icticas.

Alrededor de década de los setenta, se inician los estudios de ecología acuática en México, producto del impulso otorgado por el estado y organismos internacionales y del interés por las especies con valor comercial (Sarukhán, 1981). En este inicio destacan algunos trabajos, en los cuales, Ayala-Castañares y Phleger (1969) compilan numerosos estudios sobre lagunas costeras, Sevilla (1977) aborda aspectos de ecología marina, Yáñez-Arancibia y Nugent (1977) destacan el papel ecológico de los peces en estuarios y lagunas costeras, Edwards (1978) estudia la ecología de la laguna de Huizache-Caimanero, en el Pacífico y Warburton (1978; 1979) en esta misma laguna aborda aspectos de las poblaciones de peces. Posteriormente Day y Yáñez-Arancibia (1982) desarrollan una aproximación al estudio de los sistemas lagunar-estuarinos, Yáñez-Arancibia *et al.* (1982; 1988; 1993) abordan el estudio del comportamiento de las poblaciones de peces de la laguna de Términos, Contreras (1985a; 1993) aporta información sobre hidrología y componentes bióticos de muchas lagunas costeras y Flores-Verdugo *et al.* (1990) desarrollan un detallado estudio sobre la dinámica de comunidades de peces y su relación con la producción primaria, en la laguna de Teacapán-Agua Brava.

Para el caso particular de la laguna de Pueblo Viejo, se han realizado algunos trabajos, los cuales comprenden el análisis de la dinámica de los bancos ostrícolas (García-Sandoval, 1972), el estudio del plancton (Cruz-Romero, 1973; Sánchez-Hidalgo, 1974), el comportamiento de los patrones de producción primaria (Contreras, 1985b), el análisis de pigmentos clorofílicos (De la Lanza y Cantú, 1986), el estudio de diversos aspectos de la contaminación y su efecto sobre poblaciones de peces (Cárdenas *et al.*, 1990), el análisis del comportamiento de los parámetros ambientales (Castillo-Rivera y Kobelkowsky, 1993), el estudio sobre biología y ecología de *Anchoa mitchilli* (Iniestra y Moreno, 1991; Castillo-Rivera *et al.*, 1994), la dinámica poblacional de *Brevoortia gunteri* y *B. patronus* (Castillo-Rivera y Zamayoa, 1994) y el estudio de la biología y ecología de los gerreidos (Montiel, 1994).

## ÁREA DE ESTUDIO

### A) UBICACIÓN, GEOLOGÍA Y CLIMA:

La laguna de Pueblo Viejo se encuentra en la parte norte de la cuenca Tampico-Misantla, la cual está drenada por los ríos Tamesí y Pánuco (López, 1979). Se ubica en el municipio de Villa Cuauhtémoc, al norte del estado de Veracruz, entre los paralelos 22° 05' y 22° 13' latitud norte; y los meridianos 97° 50' y 97° 57' de longitud oeste (INEGI, 1989). Limita al este con Ciudad Cuauhtémoc, Tampico Alto y Mata de Chávez; por el norte con el río Pánuco; por el noroeste se comunica con las lagunetas de Las Piedras y de La Mina; en el este con los poblados Pedernales y Mata de Pedernales; y por la parte sureste recibe al río Tamacuil (Figura 1 y Figura 2).

La laguna presenta en su porción noreste, un canal que la comunica con el río Pánuco, aproximadamente a 10 km de su desembocadura en el Golfo de México, por lo que se lo podría considerar como una laguna de comunicación restringida.

La laguna es relativamente pequeña, con una superficie aproximada de 88.7 km<sup>2</sup>, con una longitud máxima en sentido norte-sur de 13.5 km y una anchura mayor en sentido este-oeste de 11 km (INEGI, 1989).

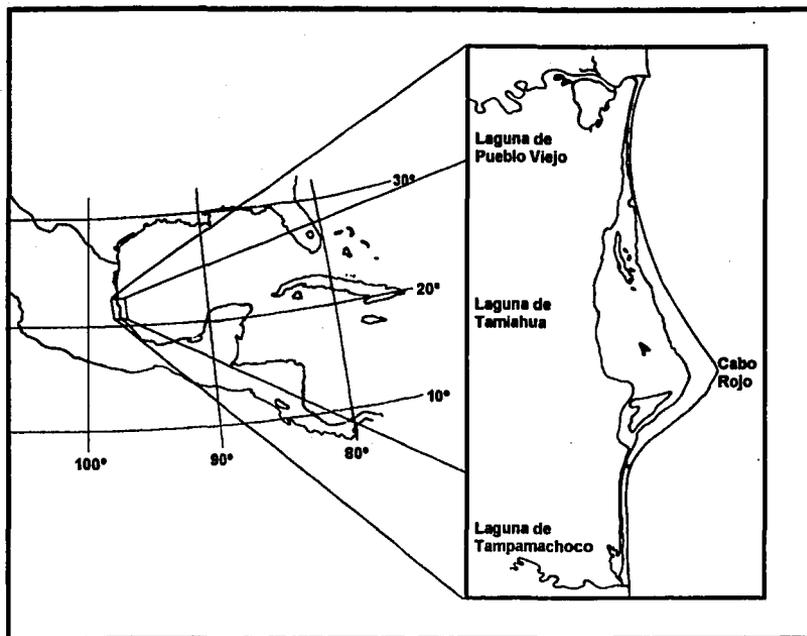


Figura 1.- Ubicación geográfica de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz.

La laguna de Pueblo Viejo junto con la del Chairel y los ríos Tamesí y Pánuco, forman un sistema estuarino-lagunar, cuyo origen es debido a una sedimentación terrígena diferencial (Lankford, 1977) y cuya costa es clasificada por Carranza-Edwards *et al.* (1975) en la Unidad I, tectónicamente considerada como propia de costas de mares marginales.

El área donde se encuentra la laguna de Pueblo Viejo, de acuerdo con la modificación climática de Köppen efectuada por García (1988), presenta un clima cálido subhúmedo, con lluvias en verano, las cuales presentan dos máximos separados por dos estaciones secas, siendo una larga en la mitad fría del año y una corta en la mitad de la temporada lluviosa [ $Aw_0 (i) w''$ ].

Como complemento al conocimiento del área de estudio, se consideró conveniente describir algunos aspectos ecológicos de la flora y fauna de invertebrados de la laguna de Pueblo Viejo, dada la poca información que existe al respecto. Para el efecto se desarrollaron una serie de muestreos durante y posterior al período que abarca el estudio de la ictiofauna.

## B) MANGLAR:

En la laguna de Pueblo Viejo, se presentan las cuatro especies características que constituyen los manglares de México que en orden de abundancia fueron mangle negro (*Avicennia germinans*), mangle blanco (*Laguncularia racemosa*), mangle rojo (*Rizophora mangle*) y botoncillo (*Conocarpus erectus*). Esta última especie se encuentra restringida a una pequeña área al este del sistema.

En las zonas norte y este de la laguna, se realizaron transectos para evaluar aspectos de abundancia y sucesión espacial de estas especies. En la zona norte la anchura del manglar osciló entre los 40 y los 600 m, con una abundancia proporcional de 1% de *R. mangle*, 5% de *L. racemosa* y 94% de *A. germinans* aproximadamente. En la zona oeste la anchura del manglar osciló entre los 40 y los 120 m, con una abundancia proporcional de 16% de *R. mangle*, 29% de *L. racemosa* y 55% de *A. germinans* aproximadamente. La mayor parte del manglar se encuentra reducido por la actividad ganadera -potreros- y agrícola -campos de cultivo-, y en muchos puntos de la laguna no hay mangle, encontrándose en la orilla zacates y leñosas terrestres. Por el contrario, otros manglares como el de la península de Yucatán, puede alcanzar varios kilómetros de ancho (Miranda, 1958).

En cuanto a la abundancia individual de las especies, hay que señalar dos resultados importantes. El primero, es que a diferencia de muchos manglares del Golfo de México, en la laguna de Pueblo Viejo *R. mangle* fue una especie poco abundante, lo cual probablemente se deba a que a la latitud en que se encuentra el sistema es próxima a los límites septentrionales de distribución de la especie, que de acuerdo a Rzedowski (1983) son los 23° N. La segunda, es que previo al presente estudio, Contreras (1985a; 1993) cita a *C. erectus*, como la especie dominante del sistema, siendo de hecho la especie menos abundante.

En la laguna de Pueblo Viejo, la sucesión espacial típica del manglar (de la orilla hacia tierra adentro), mostró que los primeros 10 m fueron dominados en orden de abundancia por *L. racemosa* y *R. mangle*, encontrándose eventualmente algunos individuos de *A. germinans*. De los 10 m hasta donde termina el manglar, dominó *A. germinans*, llegándose a encontrar ocasionalmente en el límite terminal del manglar, individuos de *L. racemosa* y muy rara vez de *C. erectus*. Esta sucesión de especies, es similar a la reportada por Miranda (1958) para la península de Yucatán, pero no concuerda exactamente con la típica -*R. mangle*, *A. germinans*, *L. racemosa* y *C. erectus*-, señalada por Novello (1978) y Britton y Morton (1989) para otros sistemas lagunar-estuarinos del Golfo de México.

En general los manglares presentan una enorme importancia por que aportan niveles significativos de materia orgánica alóctona, fortaleciendo la ruta trófica detritívora de los estuarios (Odum y Heald, 1985; Flores-Verdugo *et al.*, 1990).

Adicionalmente en ambas zonas evaluadas, donde *A. germinans* no crece densamente, se encuentran en el piso las herbáceas halófitas *Batis maritima*, *Borrhichia frutescens* y *Lycium sp.* Asociaciones típicas de estas especies, han sido citadas por González-Medrano (1972) y Novello (1978), para lagunas de Tamaulipas y Veracruz.

La vegetación circundante por detrás del manglar, la constituye un matorral espinoso ampliamente distribuido tierra adentro, donde dominan principalmente mezquites y huizaches (*Acacia farnesiana*, *Mimosa sp.*, *Prosopis laevigata*, *Prosopis sp.*), cornizuelo (*Acacia cornigera*), tenaza (*Pithecellobium pallens*) y retama (*Parkinsonia aculeata*). Esta última se encuentra inclusive mezclada con el manglar, llegando a estar presente hasta en las isletas de la

laguna. Además, dentro de esta vegetación existen varias especies del tipo zacate (*Eleocharis sp.*, *Muhlenbergia sp.*, *Sporobolus sp.* y *Uniola paniculata*).

Esta vegetación también puede contribuir con materia orgánica alóctona a la ruta detritívora del estuario, como lo señala Darnell (1961), para el caso de *Eleocharis sp.*

### C) PLANCTON LAGUNAR:

Para evaluar las poblaciones de fito y zooplancton se realizaron una serie de muestreos en la laguna de Pueblo Viejo. Las especies de fitoplancton registradas en orden de abundancia fueron, diatomeas (*Navicula spp.*, *Cylindrotheca (Nitzschia) closterium*, *Nitzschia sigma*, *Nitzschia sp.*, *Melosira sp.*, *Diploneis sp.*, *Amphora sp.*, *Amphiprora sp.*, *Coscinodiscus sp.*, *Cocconeis sp.*, *Synedra sp.* y *Flagilaria sp.*) y cianofitas (*Oscillatoria sp.* y *Merismopedia glauca*). Esta composición de especies fitoplanctónicas es similar a la reportada en otros estudios realizados en la laguna de Pueblo Viejo, por Cruz-Romero (1973) y De la Lanza y Cantú (1986), de donde cabría agregar otras especies abundantes no registradas en el presente estudio, tales como *Asterionella sp.*, *Biddulphia sp.*, *Chaetoceros sp.*, *Gyrosigma sp.*, *Lignophora sp.*, *Rhizosolenia sp.*, *Skeletonema sp.*, *Thalassiosira sp.* y *Thalassiothrix sp.* Tanto el fitoplancton como las clorofilas, muestran dos pulsos máximos, uno durante marzo-abril y el otro durante septiembre-octubre (Cruz-Romero, 1973; De la Lanza y Cantú, 1986), pulsos que coinciden con los de producción primaria del sistema (Contreras, 1985b).

El megazooplancton estuvo principalmente representado por medusas (*Aurelia aurita*) y ctenóforos (*Beroe ovata*); y el mesozooplancton por los copépodos *Acartia tonsa* y *Pseudodiaptomus coronatus* y por larvas megalopa y zoea de *Macrobrachium sp.* A estos elementos del zooplancton hay que agregar las registradas por Cruz-Romero (1973), que fueron foraminíferos, rotíferos, larvas de *Balanus sp.*, ostrácodos, cladóceros y larvas de *Crassostrea virginica*.

### D) FLORA BENTÓNICA:

La flora bentónica de la laguna está dominada por la angiosperma *Ruppia maritima*, la cual aunque no es considerada como pasto marino (den Hartog, 1970; 1977; Dawes, 1986; Phillips y Meñez, 1988), es una especie eurihalina, común en ambientes con una fuerte oscilación en la salinidad (González, 1977; Brock, 1982; De la Lanza y Tovilla, 1986).

Esta vegetación se distribuye ampliamente en la partes oeste, este y sur de la laguna, siendo de muy poco abundante a ausente en la parte norte. Para apreciar los cambios de abundancia de esta especie, se realizaron evaluaciones bimensuales de su densidad en la localidad de Barranco Amarillo -al este de la laguna- (Figura 2).

Espacialmente, las praderas de esta vegetación se empiezan a desarrollar aproximadamente a 5 m de la orilla alcanzando una anchura aproximada de 35 m. Estacionalmente la densidad de *R. maritima* presentó una fuerte oscilación, con dos pulsos grandes, el primero durante mayo -el mayor- y el segundo durante octubre-noviembre, siendo poco abundante de julio a septiembre. Un patrón similar al presentado en Pueblo Viejo ha sido reportado por González (1977) y Dunton (1990) para esta misma especie, en estuarios de Veracruz y Texas.

Se ha considerado que los factores ambientales que afectan a esta especie son el aporte de agua dulce, la turbidez y las corrientes, y aunque soporta grandes cambios en la salinidad, presenta una baja capacidad competitiva frente a otras especies estenohalinas -v. gr. *Thalassia testudinum*- (den Hartog, 1970; González, 1977; Dunton, 1990).

Esta especie puede contribuir directamente a los procesos de producción primaria de los sistemas estuarinos (Edwards, 1978) e indirectamente actuando como sustrato de algas epífitas (Dunton, 1990). Además, las comunidades de estas praderas pueden presentar una producción secundaria alta (Stevenson, 1988), mostrando grandes biomásas de poblaciones animales (Kemp *et al.*, 1984) y aportando materia orgánica a la ruta detritívora, como sucede con otros pastos (Darnell, 1961; Mann, 1988).

Adicionalmente a *R. maritima*, en la laguna de Pueblo Viejo fueron encontradas macroalgas de las familias Chlorophyceae (*Ulothrix flacca*, *Cladophora sericea*, *Enteromorpha flexuosa*) y Rhodophyceae (*Stylonema alsidii*, *Gracilaria verrucosa*, *Polysiphonia atlantica*, *P. subtilissima*). Algunas de estas especies se desarrollan asociadas entre sí y/o epífitas sobre *R. maritima*.

#### **E) FAUNA ASOCIADA AL FONDO DE LA LAGUNA:**

La meso y macrofauna asociada al fondo, estuvo principalmente constituida por crustáceos, anélidos y moluscos.

Con respecto a los moluscos, en las zonas con *R. maritima*, dominaron los gasterópodos *Neritina reclinata* y *N. virginea*, las cuales se alimentan de las algas epífitas que crecen sobre los pastos, como lo señala García-Cubas (1981). Los moluscos que dominaron las zonas sin vegetación sumergida fueron *Crassostrea virginica* e *Ischadium recurvum*, las cuales pueden competir por espacio y alimento, como también lo ha sugerido García-Cubas (1981).

Los grupos de crustáceos mejor representados dentro de la laguna de Pueblo Viejo, fueron los cirripedios, peracáridos y decápodos. El cirripedio *Balanus eburneus* se presentó asociado a los arrecifes de *C. virginica* e *I. recurvum*.

Los peracáridos estuvieron representados en orden de abundancia por anfípodos, tanaidáceos e isópodos. La mayoría de los anfípodos fueron de la familia Gammaridae, siendo particularmente abundante *Gammarus mucronatus*. Los anfípodos representan un eslabón importante en la ruta detritívora, como lo señala Fenchel (1970). Las especies de tanaidáceos más comunes fueron *Leptocheilia rapax* y *Tanais cavolinii* y los isópodos estuvieron principalmente representados por el suborden Flabellifera.

En cuanto a los decápodos, se presentaron en orden de abundancia braquiuros, peneidos, carideos y anumuros. Los braquiuros dominantes en el manglar fueron los cangrejos "violinistas" *Uca pugilator* y *U. rapax* -que se entierran en los sedimentos- y los cangrejos *Goniopsis cruentata* y *Sesarma cinereum* -que se presentan entre las raíces del manglar-, los cuales juegan un papel importante en la tasa de degradación de detritus, como lo sugiere Felder (1973) y Flores-Verdugo *et al.* (1990). Dentro de la laguna propiamente dicha se encuentran también cangrejos (*Panopeus herbstii*) y jaibas (*Callinectes sapidus* y *C. similis*). Los peneidos más comunes, fueron los camarones *Peneus aztecus* y *P. setiferus*, que junto con el ostión y las jaibas son especies que presentan importancia comercial para la laguna de Pueblo Viejo (Contreras, 1985a; 1993). Los carideos más abundantes fueron los palemonidos, principalmente *Macrobrachium sp.*, aunque también existen representantes de la familia Alpheidae.

La mayoría de las especies de crustáceos registradas en la laguna de Pueblo Viejo, son comunes en la provincia carolineana (Simmons, 1957; Gosner, 1971; 1978; Felder, 1973; Britton y Morton, 1989).

## **OBJETIVOS**

1. Determinar el comportamiento espacio-temporal de las principales variables ambientales (temperatura, salinidad, profundidad, transparencia y oxígeno disuelto), de la laguna de Pueblo Viejo e interpretar su influencia sobre la ictiofauna.
2. Elaborar el elenco sistemático de especies de la comunidad de peces de esta laguna, y discutir aspectos de su taxonomía y zoogeografía.
3. Jerarquizar el orden de importancia ecológica de las especies de la comunidad ictica, a través de la formulación y discusión de una medida idónea.
4. Conocer y analizar los patrones espacio-temporales de la abundancia de las poblaciones de peces y la influencia que sobre estas ejercen las condiciones ambientales.
5. Conocer y analizar el comportamiento espacial y temporal de los parámetros y composición de especies de la comunidad de peces, y la influencia que sobre estos ejercen las condiciones ambientales.

## **METODOLOGÍA**

### **A) DE CAMPO Y LABORATORIO:**

De mayo de 1988 a abril de 1989, se realizaron colectas mensuales de peces, seleccionándose para el efecto seis localidades (Figura 2), las cuales fueron escogidas para evaluar los diferentes tipos de hábitats de la laguna, como zonas con o sin vegetación sumergida, y áreas de influencia marina o dulceacuícola. Para optimar la captura de peces y tener una mayor representatividad de especies de la ictiofauna de la laguna, se utilizaron dos artes de pesca en la colecta de los organismos, un chinchorro playero de 30 m de longitud por 1 m de profundidad, con una luz de malla de 1 cm, y una red agallera con una longitud que varió entre 40 y 60 m, por 1 m de profundidad, con una luz de malla de 3 cm.

Inmediatamente después de capturar los organismos, estos fueron fijados en formaldehído al 10% y en el laboratorio fueron lavados con agua y conservados en alcohol etílico al 70%. Posteriormente, cada organismo fue pesado utilizando una balanza semianalítica OHAUS GT 480, con precisión de milésimas de gramo.

Todos los peces fueron depositados en la Colección del Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, DCBS, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

Durante cada muestreo se evaluaron las siguientes variables ambientales: temperatura, salinidad y oxígeno disuelto tanto de superficie como de fondo, transparencia y profundidad. Las muestras de agua de fondo se obtuvieron por medio de una botella Van Dorn.

La temperatura se midió con un termómetro de cubeta; la salinidad con un refractómetro de campo AO-10419; el oxígeno disuelto se midió por el método Winkler, de acuerdo con APHA *et al.* (1971) y Contreras (1984); la transparencia se midió en cm con un disco de Secchi; y la

profundidad con un profundímetro convencional. En función de estas últimas variables, fue calculada la transparencia porcentual (%), de acuerdo a la ecuación:

$$T = \frac{s}{p} * 100$$

donde:  $\hat{T}$  = Transparencia porcentual (%).  
 s = transparencia en cm.  
 p = profundidad en cm.

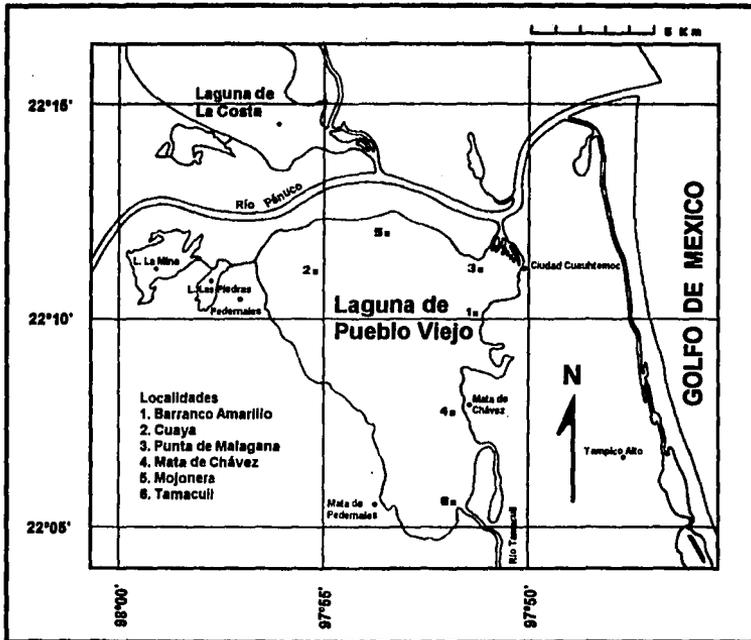


Figura 2.- Toponimia del área de estudio y localidades de colecta en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz.

Adicionalmente fue recabada la información de precipitación pluvial, considerando los promedios mensuales de 38 años de la estación del Servicio Meteorológico Nacional en Ciudad Cuauhtémoc (García, 1988). Se prefirió utilizar estos promedios en lugar de los correspondientes al período del presente estudio (mayo de 1988 a abril de 1989), dado que ambos muestran el mismo patrón, pero los últimos se encuentran incompletos.

## **B) ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN:**

### **1. Análisis del comportamiento ambiental:**

Para el análisis de los datos ambientales fue generada una matriz que contenía la información de las variables ambientales (temperatura, salinidad, etc.), en las columnas y las observaciones por localidad y mes, en las filas.

Para una descripción general de las variables ambientales, se calcularon los estadísticos básicos de cada una (media, desviación patrón, valor mínimo, valor máximo y coeficiente de variación). Particularmente el coeficiente de variación, es utilizado en el presente estudio para evaluar y comparar la estabilidad y/o variabilidad física del medio.

El grado de asociación entre los parámetros ambientales, fue evaluado a través de correlaciones simples. Para determinar si las lecturas de cada una éstos parámetros variaban significativamente en el espacio (vertical y horizontalmente) y el tiempo (meses y épocas climáticas), fueron utilizados análisis estadísticos univariados que comparan datos entre dos o más grupos.

A las variables ambientales también se les aplicó técnicas multivariadas de ordenación y clasificación. La ordenación se utilizó para lograr detectar patrones de agrupación intrínsecos a los datos multivariados, los cuales puedan corresponder con relaciones ecológicas importantes.

La clasificación se utilizó para evaluar si la clasificación climática utilizada (secas de marzo a junio, lluvias de julio a octubre y "nortes" de noviembre a febrero) presenta o no una significancia estadística, en función de la variabilidad de los parámetros considerados.

### **2.- Elaboración del elenco sistemático:**

Para elaborar el elenco sistemático, se utilizaron en la determinación de los peces las siguientes claves de carácter general, Jordan y Evermann (1896-1900), Meek (1904), Meek y Hildebrand (1923-1928), Alvarez del Villar (1970), Hoese y Moore (1977), Eddy y Underhill (1978) y Fischer (1978).

Considerando que existen especies que presentan algunos problemas para su identificación, también fueron utilizadas las claves para taxa específicos, como las de Miller (1960) para *Dorosoma*, Chávez (1963) y Fraser (1968) para *Centropomus*, Dawson (1969) para Gobiidae, Topp y Hoff (1972) para Pleuronectiformes, Chao (1978) para Sciaenidae, Miller (1983) para Poeciliidae, Arredondo-Figueroa y Guzmán-Arroyo (1985) para Tilapiini, Whitehead (1985) para Engraulidae, Deckert y Greenfield (1987) para Gerreidae y Whitehead *et al.* (1988) para Clupeidae.

Cuando existieron problemas de sinonimias, estos fueron aclarados con base en Castro-Aguirre (1978). Los ordenes y familias se reportan de acuerdo con la clasificación de Nelson (1984) y los géneros y especies dentro de cada familia fueron ordenados alfabéticamente.

### **3. Jerarquización de la importancia de especies:**

Indudablemente, una medida que indique la importancia relativa de cada especie dentro de una comunidad, depende de dos factores, como lo señala Whittaker (1975): 1) la fracción del nicho espacial que ocupa una especie, y 2) la fracción de recursos que utiliza dentro de la comunidad.

En este sentido y con el único fin de jerarquizar la importancia de las especies de peces en la laguna de Pueblo Viejo, en el presente estudio se propone y discute una nueva forma de evaluar la importancia relativa de las especies, la cual considera y pondera equitativamente estos dos aspectos fundamentales.

La evaluación de la importancia de una especie, debida a la fracción de nicho espacial ocupado, queda considerada dentro de un índice de amplitud de nicho. Así, la amplitud de nicho espacial, se determinó con el índice de Shannon-Wiener, de acuerdo a los criterios de Levins (Colwell y Futuyma, 1971):

$$ANE = - \sum_{i=1}^r p_i \cdot \text{Log}_e p_i$$

donde: ANE = amplitud de nicho espacial de cada especie.  
 $p_i$  = proporción en que la especie utiliza el  $i$ ésimo recurso.  
 $r$  = número total de recursos.

La proporción de cada especie se estimó con base en el peso y dado que las unidades de muestreo pueden ser consideradas como recursos (Colwell y Futuyma, 1971; Krebs, 1989), para este fin se consideran como recursos las localidades muestreadas cada mes. En el presente análisis y en los restantes cuando fue necesario utilizar expresiones logarítmicas, se utilizó logaritmo base natural ( $\text{Log}_e$ ), considerando que no hay restricciones a este nivel (Pielou, 1974; 1975; Sokal y Rohlf, 1981).

Con este índice, la amplitud de nicho máxima posible es  $ANE_{\text{max}} = \text{Log}_e r$ . En el presente caso el número total de unidades de muestreo fue de 72 (6 localidades muestreadas con chinchorro por 12 meses), por lo tanto la amplitud total máxima posible fue de 4.277 ( $\text{Log}_e 72$ ) y la mínima posible de 0 ( $\text{Log}_e 1$ ), quedando los valores expresados en unidades "nats/g" (Pielou, 1974).

Para el análisis de la amplitud de nicho espacial por localidad, se consideraron los 12 meses para cada una y por lo tanto la amplitud máxima es 2.485 ( $\text{Log}_e 12$ ). De igual manera, para el análisis de la amplitud de nicho espacial por mes, se consideraron las seis localidades de cada uno y por lo tanto la amplitud máxima es 1.792 ( $\text{Log}_e 6$ ). Se prefirió utilizar este índice, en contraposición a un simple porcentaje de frecuencia de ocurrencia, por que este último consideraría sólo el aspecto de cantidad -variedad- de recursos utilizados y no el aspecto de la uniformidad con que se utilizan estos recursos, mientras que la expresión de Shannon-Wiener considera ambos aspectos.

Tomando en cuenta que los peces transforman, intercambian, almacenan y regulan energía dentro de los ecosistemas (Yáñez-Arancibia y Nugent, 1977) y que lo que consume y produce una población dentro dicho ecosistema, tiene una relación directa con su biomasa total, se puede considerar que la influencia que ejerce ésta en la comunidad y por consecuencia su importancia, se relaciona directamente con el peso que presenta. Así, el peso proporcional de cada especie sería indicador de la fracción de recursos que consume ésta dentro de su comunidad, lo cual satisface la segunda condición señalada por Whittaker (1975). La importancia en número no se considera explícitamente, pues es inherente a la importancia en peso. De esta manera, la importancia relativa en peso de cada especie, se determinó de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$IRP = \frac{p_i}{P} \cdot 100$$

donde: IRP = importancia relativa en peso de cada especie.  
 $p_i$  = peso total de la  $i$ ésima especie.  
 $P$  = peso total de todas las especies.

Este índice tiene un intervalo de variación de 0 a 100%, siendo los valores más cercanos a 100, indicadores de mayor importancia.

Por lo anterior, la importancia relativa de cada especie, se determina de acuerdo con los valores de importancia en peso y en amplitud de nicho espacial. Debido a que el intervalo de variación entre la importancia en peso y la amplitud de nicho-espacial, es diferente y que a través de una simple suma de las dos, se ponderaría mas un aspecto que otro, la expresión idónea de estos dos valores es por medio de una multiplicación. Así, la importancia relativa total de cada especie, se determinó en función de la ecuación:

$$IRT = IRP * ANE$$

donde: IRT = Importancia relativa total de cada especie.

IRP = Importancia relativa en peso de cada especie.

ANE = Amplitud de nicho espacial.

cuyos valores tienen un intervalo de 0 a 427.7 en el análisis total, de 0 a 248.5 por localidad y de 0 a 179.2 por mes.

Para comparar los resultados de este índice con los de otros que han sido empleados por los ictiólogos, con los datos de la ictiofauna de Pueblo Viejo, se calcularon el Índice de Importancia Relativa (IRE), formulado por Mulligan y Snelson (1983) y el índice de Importancia Biológica (IB), formulado por Sanders (1960). El número y orden jerárquico de las especies más importantes determinado con cada uno de estos índices, fueron comparados por medio del índice de Jaccard (Krebs, 1985) y del coeficiente de correlación de rangos de Kendall (Siegel, 1972).

#### 4. Análisis de la abundancia:

Para el procesamiento de la información biológica fueron creadas matrices de recursos (Colwell y Futuyama, 1971), que contenían en las columnas la información de la abundancia de cada especie (en número y en peso) y en las filas las observaciones por localidad y mes, los cuales pueden ser considerados estados de recursos (Colwell y Futuyama, 1971; Krebs, 1989).

En el tratamiento cuantitativo de la abundancia, es importante aclarar dos puntos. El primero, es que dada la irregularidad en la longitud de la red agallera durante los muestreos, los datos obtenidos con este arte de pesca no fueron incluidos en este tipo de análisis y únicamente fueron considerados para el elenco sistemático. El segundo, es que dada la baja abundancia de algunas especies, sólo fueron consideradas las 33 especies más frecuentes (que representaron el 96.43% del peso total).

Se aplicaron correlaciones lineales simples y múltiples, para evaluar el grado de asociación entre las variables de abundancia y las variables ambientales, y para evaluar cambios significativos en la abundancia, tanto espaciales (entre localidades, y entre zonas con y sin vegetación sumergida), como temporales (entre meses, y entre épocas climáticas), fueron utilizados análisis estadísticos univariados que comparan datos entre dos o más grupos.

#### 5. Análisis de los parámetros de la comunidad:

Los parámetros de la comunidad evaluados fueron, la riqueza de especie, la diversidad, la equitatividad y la dominancia.

La diversidad fue determinada de acuerdo al índice de Shannon-Wiener (Pielou, 1974; 1975):

$$H'_w = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \text{Log}_e p_i$$

donde:  $H'_w$  = es la diversidad (evaluada en peso).  
 $p_i$  = proporción de la *i*ésima especie de la muestra.  
 $s$  = la riqueza de especies.

La Equitatividad, fue determinada de acuerdo al índice J propuesto por Pielou (1977), el cual varía de 0 a 1:

$$J = \frac{H'}{H_{\max}}$$

donde: J = es la equitatividad.  
 $H'$  = diversidad.  
 $H_{\max} = \text{Log}_e S$  (diversidad máxima).

La Dominancia fue determinada de acuerdo a la función originalmente propuesta por Simpson (Pielou, 1975):

$$\lambda = p_i^2$$

donde:  $\lambda$  = Dominancia de especies.  
 $p_i$  = proporción en peso de la *i*ésima especie.

En todos los casos, la proporción de cada especie fue determinada con base en el peso, ya que es más lógico usar esta medida, debido a que la bionergética del ecosistema está basada en la biomasa (Wilhm, 1968; Odum, 1971; Adams, 1976).

Una vez determinados los parámetros de la comunidad, fueron creadas matrices que contenían en las columnas la información de los parámetros y en las filas las observaciones por localidad y mes. Para una descripción general de los parámetros de la comunidad, se calcularon los estadísticos básicos de cada uno (media, desviación patrón, valor mínimo, valor máximo y coeficiente de variación).

Cada parámetro se correlacionó con los otros parámetros y con las variables ambientales, para evaluar grados de asociación. Y de forma similar al análisis de la abundancia, los cambios espaciales y temporales de estos parámetros se evaluaron a través de pruebas estadísticas que comparan entre dos o mas muestras.

Adicionalmente, a las abundancias de las especies, se les aplicó un análisis multivariado de clasificación, para evaluar cambios espaciales (por localidades, y por zonas con y sin vegetación sumergida) y temporales (por meses, y por y épocas climáticas) en la composición de especies de la comunidad. Este tipo de análisis, complementa la información de los parámetros de la comunidad ( $H', J$ , etc.), los cuales por sí solos no son suficientes para sumarizar la información de la composición de especies (Green y Vaschetto, 1978), dado que éstos sólo representan una expresión univariada de la comunidad (la cual por su complejidad es difícil que quede totalmente representada en un tipo de esta expresión) y que de hecho, la comunidad presenta un carácter multivariado.

### C) ANÁLISIS ESTADÍSTICO:

En este análisis, se emplearon diferentes técnicas estadísticas inferenciales, las cuales permiten discernir los eventos aleatorios y contingentes, de aquellos que pueden obedecer a un patrón causal (Siegel, 1972; Méndez-Ramírez, 1989). Regularmente se consideran como pruebas con significancia estadística aquellas que presentan un nivel  $p < 0.05$ , lo cual podría parecer muy estricto, pues se pueden obtener resultados significativos a un nivel de 0.75 o 0.80 (Méndez-Ramírez, 1993). Debido a esto, en el presente estudio se reporta el nivel exacto de significancia de cada prueba y cuando se sintetizan resultados, éstos se reportan a los niveles de  $p < 0.05$  y  $p < 0.1$ , para permitir que el lector juzgue el criterio más conveniente.

#### 1. Análisis de correlación:

Tanto en las correlaciones simples, como en las múltiples, el grado de asociación entre las variables fue evaluado por medio del coeficiente de determinación ( $R^2$  expresado en porcentaje), el cual nos indica la proporción de la variabilidad de las variables dependientes determinada por la variabilidad de las variables independientes (Sokal y Rohlf, 1981; Daniel, 1987). El coeficiente de correlación ( $r$ ), fue calculado para determinar si la relación era de carácter negativo o positivo. En las correlaciones múltiples, para la selección de variables predictoras se aplicó el procedimiento de selección paso a paso ("stepwise procedure") de acuerdo con los criterios de Sokal y Rohlf (1981).

Es importante aclarar que los supuestos de normalidad y homoscedasticidad del análisis de correlación, difícilmente se cumplen con datos biológicos, siendo el análisis de residuos una herramienta poderosa en la detección de violaciones a estos supuestos (Chatterjee y Price, 1977; Berenson *et al.*, 1983). Lamentablemente para la gran cantidad de correlaciones que se plantean en el presente estudio, la utilización de este último análisis resultaría poco práctica. En este sentido y de acuerdo con Sokal y Rohlf (1981), todas las variables biológicas fueron transformadas logarítmicamente ( $\text{Log}_e X+1$ ), pretendiendo con ésto minimizar las violaciones a los supuestos de normalidad y homoscedasticidad, aunque la transformación no garantiza plenamente el cumplimiento de estas condicionantes.

#### 2. Comparación univariada entre muestras:

En la comparación univariada entre muestras, inicialmente se aplicó una prueba de Bartlett (95%), para comprobar si cada variable cumplía con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad. Cuando se cumplió con estos supuestos se aplicó un análisis de varianza de una vía (ANOVA), con un intervalo del 95% de confianza para las medias. Este análisis fue seguido de una prueba de Tukey (90 ó 95%) para determinar entre que medias existían diferencias significativas. De no cumplirse con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad, las variables fueron logarítmicamente transformadas ( $\text{Log}_e X+1$ ) y si aún así no se satisfacían estos supuestos, se optó por utilizar el equivalente análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1981; Steel y Torrie, 1985).

#### 3.- Ordenación y clasificación:

La ordenación de datos se desarrolló a través de un análisis de Componentes Principales (centrado y estandarizado), el cual permite simplificar y condensar la gran cantidad de datos que

se obtuvieron durante los muestreos, posibilitando una proyección visible de una nube de puntos multidimensionales (Pielou, 1977; Pielou, 1984).

La clasificación de datos se desarrolló a través de un análisis multivariado de discriminantes, considerando que la mejor evaluación de la significancia en la formación de grupos e interpretación de su separación, se logra más eficientemente con la utilización de este análisis (Poole, 1974; Green y Vascotto, 1978; Pielou, 1984). El criterio de significancia se basa en el valor de la lambda de Wilks ( $\lambda$ ), la cual adquiere valores tendientes a 0 cuando existen grandes diferencias entre los grupos analizados y valores cercanos a 1 cuando las diferencias son pocas (Norusis/ SPSS Inc., 1988; Tatsuoka, 1988). Se prefirió utilizar el análisis de discriminantes, en contraposición a un análisis de varianza multivariado, por las ventajas claras que ofrece el primero, con una solución gráfica (espacio de discriminantes o mapa de territorios), la cual permite mostrar con un máximo de claridad las diferencias entre varios lotes de datos (Green y Vascotto, 1978; Pielou, 1984).

## **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

### **COMPORTAMIENTO AMBIENTAL DE LA LAGUNA DE PUEBLO VIEJO**

#### **A) VARIABILIDAD DE LAS CONDICIONES AMBIENTALES:**

##### **1. Variabilidad general:**

Una descripción del comportamiento general de las variables ambientales durante todo el estudio, se muestra en la Tabla 1.

Variables ambientales	desviación		valor	valor	coeficiente de variación
	promedio	patrón	mínimo	máximo	
Temperatura de superficie	27.85	3.57	20.50	34.00	12.83
Temperatura de fondo	27.42	3.41	21.00	33.50	12.43
Salinidad de superficie	13.10	7.49	0	32.00	57.18
Salinidad de fondo	14.08	7.85	0	34.00	55.77
Oxígeno de superficie	5.10	1.78	0.85	9.50	34.83
Oxígeno de fondo	4.87	1.88	0.85	8.82	38.73
Transparencia	39.94	20.88	5.00	95.00	52.27
Transparencia †	40.68	22.27	3.85	100.00	54.74
Profundidad	102.82	25.90	40.00	165.00	25.19
Precipitación	72.25	59.79	13.60	222.30	82.75

**Tabla 1.- Estadística básica de las variables ambientales evaluadas. Temperatura en °C, salinidad en ‰, oxígeno disuelto en mg/L., transparencia y profundidad en cm. Los datos de precipitación (mm) se basan en promedios mensuales, tomados de García (1988).**

De las 21 correlaciones entre cada una de las variables ambientales, nueve fueron significativas a  $P < 0.1$  y ocho a  $P < 0.05$ . La variable precipitación fue una de las que mayor asociación presentó con las demás, correlacionándose a una  $P < 0.0001$  con la salinidad ( $r = -0.767$ ,  $R^2 = 58.8\%$ ), temperatura ( $r = 0.564$ ,  $R^2 = 31.8\%$ ) y la profundidad ( $r = 0.466$ ,  $R^2 = 21.7\%$ ). La profundidad también se correlacionó con la temperatura ( $r = 0.363$ ,  $R^2 = 13.2\%$ ,  $P = 0.002$ ), la transparencia % ( $r = -0.332$ ,  $R^2 = 11.0\%$ ,  $P = 0.044$ ) y la salinidad ( $r = -0.270$ ,  $R^2 = 7.3\%$ ,  $P = 0.022$ ). La transparencia se

correlacionó con la transparencia % ( $r=0.846$ ,  $R^2=71.6\%$ ,  $P<0.0001$ ) y con el oxígeno ( $r=0.262$ ,  $R^2=6.8\%$ ,  $P=0.059$ ). Además se correlacionaron la temperatura con la salinidad ( $r=-0.267$ ,  $R^2=7.1\%$ ,  $P=0.025$ ). Las restantes 12 correlaciones, no fueron significativas ( $R^2<3.6\%$ ,  $P's>0.17$ ).

## 2. Variabilidad espacial:

En cuanto al comportamiento vertical de las variables, aunque los valores de superficie fueron diferentes a los valores de fondo (Tabla 1), la temperatura, salinidad y oxígeno no mostraron diferencias estadísticas significativas entre sus valores de superficie y de fondo (ANOVA,  $F's<0.59$ ,  $P's>0.44$ ), por esta razón en los restantes análisis, se promedian estos valores.

En las Tabla 2 se muestran los promedios y los coeficientes de variación de las variables ambientales analizadas en cada localidad, durante el año analizado.

La temperatura promedio no mostró un patrón específico con respecto a la localidad y sus valores fueron muy similares entre éstas. La salinidad tendió a ser más alta en localidades de la parte norte de la laguna y mas baja en localidades de la parte sur (por la influencia de la desembocadura del río Tamacuil, Figura 2). Las localidades ubicadas cerca de la influencia de los ríos Pánuco y Tamacuil, tendieron a presentar valores bajos de oxígeno disuelto y los valores de transparencia, transparencia % y profundidad, no mostraron un patrón específico de variación.

De estas variables analizadas, sólo la profundidad fue significativamente diferente entre localidades (ANOVA,  $F=12.60$ ,  $P<0.0001$ ), las restantes variables no mostraron diferencias significativas (ANOVA,  $F's<1.24$ ,  $P>0.30$ ).

De acuerdo con los valores de los coeficientes de variación (Tabla 2), se puede observar en general que las localidades que mostraron mayor variabilidad fueron las localidades de Mojonera y Cuaya y las que presentaron menor variabilidad fueron Mata de Chávez y Barranco Amarillo.

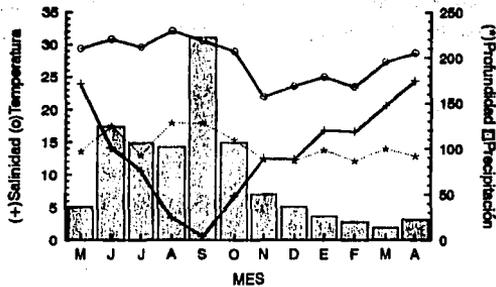
Localidades de estudio	temperatura		salinidad		oxígeno		transparencia		transparencia%		profundidad	
	x	c.v.	x	c.v.	x	c.v.	x	c.v.	x	c.v.	x	c.v.
B. Amarillo	27.5	13.1	13.9	51.6	5.1	40.9	39.6	45.2	30.8	45.0	130.0	11.5
M. de Chávez	27.8	14.1	13.8	53.1	4.7	28.5	41.0	44.4	42.3	38.4	96.3	17.9
Tamacuil	27.7	12.5	11.8	63.2	4.6	30.7	37.8	51.8	51.8	48.3	73.8	25.7
P. Malagana	27.0	11.2	14.1	60.2	4.5	34.5	38.3	52.6	36.4	64.9	111.8	20.5
Mojonera	27.9	12.7	13.4	53.8	5.3	39.4	34.0	68.1	39.4	71.1	91.8	23.0
Cuaya	27.8	13.8	14.6	63.0	5.5	34.4	49.0	54.0	43.5	51.7	113.3	16.9

Tabla 2.- Promedios (x) y coeficientes de variación (c.v.) de cada una de las variables analizadas en cada localidad. Las localidades se ordenan de acuerdo a si presentan *R. maritima* (las tres primeras) o no (las tres restantes), y de acuerdo con el grado de alejamiento que presentan con respecto a la boca de la laguna.

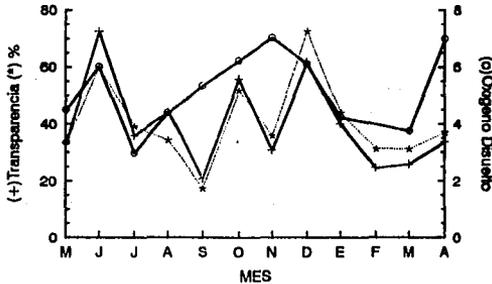
## 3. Variabilidad temporal:

El comportamiento de los valores promedio de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, transparencia y profundidad por mes, se muestran en las Figuras 3 y 4.

Los promedios mensuales de todas las variables ambientales mostraron diferencias significativas entre meses (temperatura, salinidad y oxígeno disuelto: Kruskal-Wallis,  $H's>27.23$ ,  $P<0.003$ ; transparencia, transparencia % y profundidad: ANOVA,  $F>3.0$ ,  $P<0.003$ ). Las pruebas de Tukey (95%), mostraron que los valores de transparencia y transparencia % durante septiembre, fueron significativamente más bajos que en otros meses. También una prueba de Tukey, mostró que la profundidad durante septiembre y agosto, fue significativamente más grande que durante los meses de febrero y diciembre.



**Figura 3.-** Comportamiento anual de los promedios mensuales de temperatura (°C), salinidad (o/oo), profundidad (cm) y precipitación -de acuerdo con García, 1988- (mm).



**Figura 4.-** Comportamiento anual de los promedios mensuales de transparencia (cm), transparencia % y oxígeno disuelto (mg/L).

De acuerdo con los coeficientes de variación de cada variable, la menor variabilidad se presentó de mayo a junio y octubre, considerándose por consecuencia un período de mayor estabilidad. La mayor variabilidad se presentó durante agosto-septiembre (lluvias fuertes) y marzo-abril, considerándose períodos de inestabilidad (Figura 5).

En relación al comportamiento estacional, la ordenación aplicada a las variables ambientales estudiadas a través del análisis de componentes principales, mostró que la primera componente explicó el 40% de la variabilidad y la segunda componente el 31%. Las variables que presentaron mayor peso sobre la primera componente fueron la precipitación (0.591) y la salinidad (-0.481), y sobre la segunda componente fueron la transparencia (0.701) y la transparencia % (0.699). Así, la gráfica entre estas dos componentes muestra dos grupos, uno a la derecha y otro a la izquierda (Figura 6). El grupo de la izquierda, comprende los datos de muestreos realizados en los meses de julio a octubre y el de la derecha a los realizados en los meses de noviembre a junio. De esta manera, la ordenación realizada por este análisis separa los meses de lluvias de los meses de

secas. Además, en ambos grupos las observaciones en la parte superior de la gráfica, corresponden a las de mayor transparencia y las de la parte inferior a las de mayor turbidez.

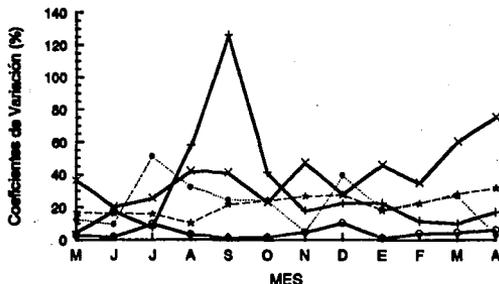


Figura 5.- Comportamiento anual de los coeficientes de variación mensuales de la temperatura (o), salinidad (+), oxígeno disuelto (e), transparencia (x) y profundidad (\*).

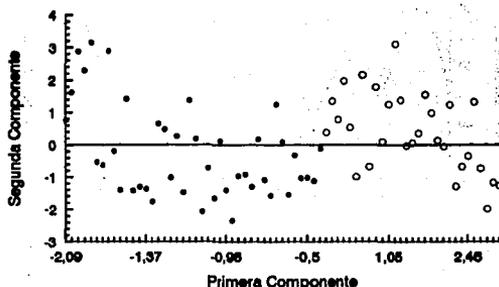


Figura 6.- Dispersión de datos entre la primera y segunda componentes principales. Se señalan las observaciones que corresponden de noviembre a mayo (o) y las de junio a octubre (e).

Un análisis de discriminantes señala, que el conjunto de las mismas variables ambientales muestra diferencias significativas entre las épocas climáticas consideradas (lluvias de julio a octubre, nortes de noviembre a febrero y secas de marzo a junio). Los resultados de este análisis se muestran en la Tabla 3.

Función discriminante	porcentaje acumulado	$\lambda$ de Wilks	$X_1^2$	grados de libertad	P<
Primera	56.98	0.0692	174.95	12	0.0001
Segunda	43.02	0.2917	80.70	5	0.0001

Tabla 3.- Resultados del análisis de discriminantes aplicados a las variables ambientales, de acuerdo a las épocas climáticas de lluvias, nortes y secas.

En la Figura 7 se muestra el espacio discriminante entre la primera y segunda función, observándose una clara separación en el comportamiento de las variables ambientales entre las tres épocas climáticas. En la Tabla 4 se muestra cuántas observaciones fueron clasificadas correctamente por el análisis de discriminantes, con respecto a las épocas climáticas consideradas.

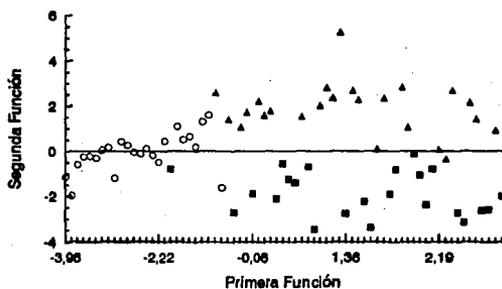


Figura 7.- Dispersión de datos entre la primera y segunda funciones discriminantes. Se señalan las observaciones que corresponden de julio a octubre ("lluvias"), noviembre a febrero ("nortes") y de marzo a junio ("secas").

Época climática	grupos establecidos por el análisis					
	grupo 1		grupo 2		grupo 3	
	n.	%	n.	%	n.	%
Lluvias	22	95.65	1	4.35	0	0
Nortes	1	4.17	23	95.83	0	0
Secas	1	4.17	0	0	23	95.83

Tabla 4.- Casos correctamente clasificados (n) por el análisis de discriminantes, con respecto a las épocas consideradas.

## B) PATRONES DE COMPORTAMIENTO AMBIENTAL:

### 1. Patrón general:

El comportamiento de las variables analizadas es similar al descrito por Castillo-Rivera y Kobelkowsky (1993), aunque el período y número de localidades analizados por estos autores fue mayor.

De acuerdo con la temperatura promedio total, el sistema se puede considerar como típicamente tropical (Briggs, 1974). La salinidad promedio total corresponde a una condición mesohalina de acuerdo con la clasificación de Venecia (Perkins, 1974). Esta salinidad media es debida principalmente a la comunicación restringida de la laguna con el mar (a través de una porción del río Pánuco), existiendo una influencia muy importante del componente dulceacuícola, por los ríos que descargan en el sistema.

La concentración promedio total de oxígeno disuelto (Tabla 1), fue similar a la reportada por otros autores para la laguna de Pueblo Viejo, presentando un valor intermedio con respecto a

otras lagunas costeras del Golfo de México (Contreras, 1985b; De la Lanza y Cantú, 1986; Felley, 1989).

La transparencia promedio total también fue relativamente alta, sobre todo si se considera que existen sistemas altamente turbios donde la transparencia puede presentar 15 cm o menos (Stoner, 1991). Con respecto a la profundidad, la laguna se puede considerar bastante somera y debido a esto, es difícil que las poblaciones de peces utilicen diferencialmente la columna de agua.

De acuerdo con los valores de correlación, la precipitación juega un papel importante en la dinámica ambiental, influenciando el comportamiento de las demás variables ambientales. La influencia de las lluvias sobre sistemas estuarinos (con su consecuente incremento en la descarga de los ríos y del escurrimiento), también ha sido señalada por Livingston (1976) y Stoner (1986).

## 2. Patrón espacial:

Dado que la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto no mostraron diferencias significativas entre las lecturas de superficie y fondo, se puede considerar que en el sistema no existe una estratificación vertical. Esto se podría deber a lo somero de la laguna y a la acción homogenizadora de los vientos y las corrientes, hecho ya señalado por Cruz-Romero (1973).

Entre localidades sólo la profundidad mostró diferencias significativas, por lo que también se puede considerar que no existe una diferenciación horizontal. Este hecho es contrario a lo que sucede en lagunas con una comunicación directa con el mar, donde se presenta una fuerte diferenciación horizontal, como en la laguna de Términos (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1983). A pesar de esto la salinidad mostró una tendencia a alcanzar valores altos en la zona cercana a la boca -área de mayor influencia marina- y valores bajos en la porción sureste -área de influencia dulceacuícola- (Tabla 2, Figura 2).

## 3. Patrón temporal:

En relación al comportamiento mensual, la temperatura del agua siguió el patrón de variación de la temperatura atmosférica de la región (García, 1988). El comportamiento de la salinidad y la profundidad están fuertemente influenciados por la época de lluvias. Así, en los meses de agosto y septiembre, la salinidad desciende casi a 0 en varias localidades y la profundidad tiende a aumentar, llegando a inundar áreas normalmente emergidas en otros períodos (Figura 3).

El oxígeno presentó dos ascensos, uno en abril y otro alrededor de octubre-noviembre (Figura 4). El ascenso de abril corresponde al 127% de saturación de oxígeno y los valores alrededor de octubre-noviembre también superan el 100% de saturación, por lo que puede suponerse que durante estos períodos predominan en el sistema los procesos autotróficos. Una variación estacional similar a la anterior con valores de saturación mayores al 100%, ha sido reportada para la laguna de Tamiahua por Contreras (1981).

Los pulsos de oxígeno detectados en el presente estudio, concuerdan con los pulsos de oxígeno y con las altas concentraciones de células fitoplanctónicas y pigmentos clorofílicos, que se han reportado en otros estudios de esta laguna (Cruz-Romero, 1973; De la Lanza y Cantú, 1986). También ambos ascensos concuerdan con los dos pulsos de productividad primaria encontrados por Contreras (1985b) y con los valores de máxima cobertura de vegetación sumergida que se determinó para el presente estudio. Por lo tanto se puede considerar que en la laguna de Pueblo Viejo, los productores primarios influyen de manera importante en la concentración de oxígeno.

Las transparencias no parecen tener un patrón estacional específico en su fluctuación, aunque los valores más bajos se alcanzaron durante septiembre y febrero, que corresponden con la época de

lluvias y nortes, por lo que también parecen estar influenciados por la precipitación (Figuras 3 y 4).

En cuanto al patrón estacional, la ordenación realizada por el análisis de componentes principales separa los meses de lluvias de los meses de secas. De esta manera, una vez más se indica la importancia que tiene la precipitación sobre el comportamiento de las variables ambientales de la laguna de Pueblo Viejo. También es de esperar que esta influencia se extienda a las poblaciones de peces que visitan o habitan permanentemente este sistema.

Con relación a la clasificación ecológica-temporal del comportamiento de las variables ambientales, se han planteado diferentes criterios. Así Yáñez-Arancibia (1978) precisa los períodos ecológicos 1, 2 y 3, en un ciclo anual, en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico; Felley (1989) define, para un estuario del norte del Golfo de México, las épocas de verano, otoño, invierno y primavera; Contreras (1983) determina las épocas de lluvias y de nortes, en la Laguna de Tampamachoco, Veracruz; Yáñez-Arancibia y Day (1982) y Yáñez-Arancibia *et al.* (1982; 1983), sugieren los períodos climáticos de lluvias, nortes y secas, en la Laguna de Términos, Campeche. Con relación a la Laguna de Pueblo Viejo, Cruz-Romero (1973) considera los períodos de primavera, verano, otoño e invierno, y de La Lanza y Cantú (1986) reconocen la marcada influencia que ejercen los "nortes" en el sistema. En ninguno de estos estudios, se ha aplicado una prueba de significancia estadística en la distinción de estos períodos.

En el presente estudio, el análisis de discriminantes aplicado a las variables ambientales, muestra que el comportamiento en conjunto de estas variables, presenta diferencias significativas entre las épocas climáticas establecidas. Siendo significativas las funciones discriminantes generadas y sus correspondientes valores de  $l$  de Wilks menores a 0.3 (Tabla 3), se puede considerar que la variabilidad entre épocas presentada por las condiciones ambientales, es más del 70% de la variabilidad total. Los grupos formados por el análisis de discriminantes siempre coincidieron en más de un 95% con los grupos previamente establecidos, existiendo tan sólo una pequeña sobreposición, la cual nunca fue mayor del 5% (Tabla 4 y Figura 7). El uso de este análisis para validar clasificaciones en función de variables ambientales, también ha sido empleado por Yoshiyama *et al.* (1982) y Ross y Epperly (1985).

Es indudable que la definición de estos períodos climáticos, es importante en términos de la incidencia que tienen los factores climáticos en el comportamiento de las variables ambientales del sistema y en los parámetros poblacionales y comunitarios de la biota del mismo. En este sentido Yáñez-Arancibia *et al.* (1982) indican que estas épocas presentan una relación importante con las estructuras de poblaciones de peces.

### **C) ESTABILIDAD E INESTABILIDAD AMBIENTAL DE LA LAGUNA :**

En el presente estudio para poder comparar el grado de oscilación de las diferentes variables ambientales (dado que estas se expresan en diferentes unidades), fue utilizado el coeficiente de variación, tomando en cuenta que a mayor valor del coeficiente mayor variabilidad ambiental (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Yáñez-Arancibia, 1986). Por el contrario, a menor valor del coeficiente menor variabilidad y consecuentemente mayor estabilidad ambiental. En este mismo sentido ha sido utilizado el coeficiente de variación en varios estudios (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Subrahmanyam, 1985; Felley, 1989). Asimismo, la importancia de la estabilidad ambiental sobre las poblaciones y comunidades acuáticas, ha sido señalada por Sanders (1968).

Los coeficientes de variación totales de cada variable (Tabla 1), indican que la menor fluctuación la presentó la temperatura. De hecho se puede considerar que la temperatura y su variabilidad no

parecen ejercer un control fuerte en el comportamiento del sistema y por lo mismo, su posible influencia en las poblaciones de peces, se puede considerar como relativamente secundaria, contrariamente a lo que sucede en latitudes templadas (Kinne, 1973).

Otras variables que presentaron poca fluctuación, fueron la profundidad y el oxígeno disuelto. Con respecto al oxígeno, debido a los valores extremos presentados, se considera que difícilmente actué como un factor limitante para las poblaciones de peces.

Por el contrario, la precipitación presenta una fuerte oscilación en los promedios mensuales a lo largo del año. En este mismo sentido, la salinidad que es influenciada profundamente por la precipitación, también presentó una fuerte oscilación, siendo posible que esta condición imponga restricciones a aquellas especies marinas estenohalinas, como tiburones y peces óseos aglomerulares.

Espacialmente, la mayor estabilidad se alcanzó en las localidades del este de la laguna, que son aquellas que presentan vegetación sumergida. La menor estabilidad ambiental se registró en las localidades del norte, que son aquellas que no presentan este tipo de vegetación (Tabla 2, Figura 2).

Temporalmente, la mayor estabilidad se alcanzó en mayo-junio y octubre y la menor estabilidad durante agosto-septiembre (Figura 5). Adicionalmente, hay que hacer notar que durante agosto-septiembre, la región se vio afectada por el Huracán Gilberto. Así, el inicio de las fuertes lluvias (agosto-septiembre) puede generar fluctuaciones en las variables ambientales, los cuales pueden a su vez provocar una enorme variabilidad ambiental ("estrés ") durante este período. En octubre se alcanza un lapso de estabilidad, sólo después de una fase de acomodo en los cambios de las condiciones. Un comportamiento similar ha sido señalado para la laguna de Huizache-Caimanero en el Pacífico Mexicano -que se encuentra aproximadamente a la misma latitud que la laguna de Pueblo Viejo- por Warburton (1978) y en un estuario del norte del Golfo de México por Felley (1989).

Como consecuencia, la estabilidad ambiental puede generar un incremento en la abundancia de las poblaciones y en la riqueza, diversidad y equitatividad de las comunidades (Krebs, 1985; Pianka, 1988), mientras que la inestabilidad puede afectar negativamente a éstos.

## ELENCO SISTEMÁTICO

### A) ESPECIES REGISTRADAS DURANTE EL PERÍODO DE ESTUDIO:

#### 1. Lista de especies:

Durante el período de estudio, considerando los 2 artes de pesca, se capturaron 67 especies correspondiendo a 53 géneros, 31 familias y 12 ordenes (Tabla 5).

Las familias mejor representadas fueron: Sciaenidae (con 5 géneros y 8 especies), Gobiidae (con 4 géneros y 5 especies), Gerreidae (con 3 géneros y 5 especies), Eleotridae (con 4 géneros y 4 especies) y Clupeidae (con 2 géneros y 4 especies).

En cuanto a los principales componentes ecológicos, en la laguna de Pueblo Viejo se registraron los tres más importantes, el dulceacuícola (Characidae, Cyprinodontidae, Poeciliidae y Cichlidae), el estuarino (Ariidae y Gerreidae) y el marino (Serranidae, Bothidae y Soleidae). Asimismo, en la laguna existen representantes típicos tanto de zonas cálido templadas (Sciaenidae, Sparidae y Haemulidae), como tropicales (Gobiidae).

Ordenes y familias	especies		ordenes y familias	especies	
<b>I. ELOPIFORMES</b>			16) Carangidae	30) <i>Caranx hippos</i>	**
1) Elopidae	1) <i>Elops saurus</i>	**		31) <i>Selene vomer</i>	*
<b>II. ANGUILIFORMES</b>			17) Gerreidae	32) <i>Diapterus auratus</i>	**
2) Ophichthidae	2) <i>Myrophis punctatus</i>	*		33) <i>Diapterus rhombeus</i>	**
	3) <i>Ophichthus gomesii</i>	*		34) <i>Eucinostomus argenteus</i>	*
<b>III. CLUPEIFORMES</b>				35) <i>Eucinostomus melanopterus</i>	*
3) Clupeidae	4) <i>Brevoortia gunteri</i>	**	18) Haemulidae	36) <i>Eugerres plumieri</i>	**
	5) <i>Brevoortia patronus</i>	**		37) <i>Orthopristis chrysoptera</i>	*
	6) <i>Dorosoma cepedianum</i>	**	19) Sparidae	38) <i>Pomadasys croco</i>	*
	7) <i>Dorosoma petenense</i>	**		39) <i>Archosargus probatocephalus</i>	**
4) Engraulidae	8) <i>Anchoa hepsetus</i>	**	20) Sciaenidae	40) <i>Lagodon rhomboides</i>	**
	9) <i>Anchoa mitchilli</i>	*		41) <i>Bairdiella chrysoura</i>	**
	10) <i>Anchoa sp.</i>	*		42) <i>Bairdiella ronchus</i>	**
	11) <i>Cetengraulis edentulus</i>	**		43) <i>Bairdiella sp.</i>	*
<b>IV. CHARACIFORMES</b>				44) <i>Cynoscion arenarius</i>	**
5) Characidae	12) <i>Astyanax mexicanus</i>	*		45) <i>Cynoscion nebulosus</i>	*
<b>V. SILURIFORMES</b>				46) <i>Leiostomus xanthurus</i>	**
6) Ariidae	13) <i>Ariopsis felis</i>	**		47) <i>Micropogonias sp.</i>	**
	14) <i>Bagre marinus</i>	**		48) <i>Pogonias cromis</i>	**
	15) <i>Cathorops melanopus</i>	**	21) Ephippidae	49) <i>Chaetodipterus faber</i>	*
<b>VI. BATRACHOIDIFORMES</b>			22) Cichlidae	50) <i>Oreochromis sp.</i>	*
7) Batrachoididae	16) <i>Opsanus beta</i>	*	23) Mugilidae	51) <i>Mugil cephalus</i>	**
<b>VII. CYPRINODONTIFORMES</b>				52) <i>Mugil curema</i>	**
8) Hemirhamphidae	17) <i>Hyporhamphus unifasciatus</i>	*	24) Eleotridae	53) <i>Dormitator maculatus</i>	*
9) Belonidae	18) <i>Strongylura marina</i>	*		54) <i>Electris pisonis</i>	*
	19) <i>Strongylura notata</i>	*		55) <i>Erotelis smaragdus</i>	*
	20) <i>Strongylura timucu</i>	*		56) <i>Gobiomorus dormitor</i>	*
10) Cyprinodontidae	21) <i>Fundulus grandis</i>	*	25) Gobiidae	57) <i>Bathygobius soporator</i>	*
11) Poeciliidae	22) <i>Poecilia mexicana</i>	*		58) <i>Evorthodus lyricus</i>	*
<b>VIII. ATHERINIFORMES</b>				59) <i>Gobionellus boleosoma</i>	*
12) Atherinidae	23) <i>Membras martinica</i>	*		60) <i>Gobionellus hastatus</i>	*
	24) <i>Menidia beryllina</i>	*		61) <i>Gobiosoma bosci</i>	*
<b>IX. SYNGNATHIFORMES</b>			26) Trichiuridae	62) <i>Trichiurus lepturus</i>	*
13) Syngnathidae	25) <i>Syngnathus louisianae</i>	*	27) Stromateidae	63) <i>Pepriilus paru</i>	*1
	26) <i>Syngnathus scovelli</i>	*	<b>XI. PLEURONECTIFORMES</b>		
<b>X. PERCIFORMES</b>			28) Bothidae	64) <i>Citharichthys spilopterus</i>	*
14) Centropomidae	27) <i>Centropomus parallelus</i>	**	29) Cynoglossidae	65) <i>Symphurus plagiusa</i>	*
	28) <i>Centropomus undecimalis</i>	**	30) Soleidae	66) <i>Achirus lineatus</i>	*
15) Serranidae	29) <i>Mycteroperca sp.</i>	*	<b>XII. TETRAODONTIFORMES</b>		
			31) Tetraodontidae	67) <i>Spheroides nephelus</i>	*

Tabla 5.- Ordenes, familias y especies de peces que se registraron en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. Los asteriscos indican especies capturadas exclusivamente con chinchorro (\*) o red agallera (\*1), y las capturadas con ambos artes (\*\*).

En cuanto a ausencias importantes, hay que hacer notar que no se capturaron especies, de las diez familias de peces cartilaginosos reportadas para las aguas continentales de México (Tabla 5). Estos organismos probablemente no fueron capturados por la condición mesohalina y somera del sistema.

## 2. Diferencias con los artes de pesca utilizados:

Con el chinchorro playero fueron capturados 9,108 individuos con un peso de 30,297.52 g, que corresponden a 66 especies, 52 géneros y 30 familias. Con la red agallera fueron capturados 491 individuos con un peso de 53,808.91 g, que corresponde a 27 especies, 21 géneros y 11 familias (Tabla 5).

Así, 26 especies se capturaron con los dos artes de pesca, 40 fueron exclusivas de chinchorro playero y únicamente *P. paru* fue exclusiva de red agallera (Tabla 5).

## B) PROBLEMAS TAXONÓMICOS Y SELECTIVIDAD DE ARTES DE PESCA:

Durante la identificación se detectaron algunos problemas taxonómicos en la determinación de algunos organismos (Tabla 5), siendo imposible en cinco casos determinar taxonómicamente hasta el nivel de especie, los cuales fueron: *Anchovia sp.*, *Mycteroperca sp.*, *Bairdiella sp.*, *Micropogonias sp.* y *Oreochromis sp.*

### 1. *Anchovia sp.*:

Para el caso de individuos identificados como *Anchovia sp.*, la principal dificultad radicó en que los ejemplares capturados, fueron fundamentalmente juveniles, requiriéndose algunos caracteres del estado adulto para su precisa identificación. Esta misma situación es reportada en la laguna de Términos, Campeche, por Bravo-Núñez y Yáñez-Arancibia (1979).

Las únicas dos especies de este género registradas para aguas litorales del Atlántico Tropical Occidental (Fischer, 1978; Whitehead *et al.*, 1988), son *A. clupeioides* (de Guatemala al norte de Río de Janeiro, Brasil, incluyendo Cuba y Antillas) y *A. surinamensis* (de Venezuela a Brasil). Tomando en cuenta esta distribución geográfica, la especie que más probablemente le podría corresponder al género que aquí se reporta, sería *A. clupeioides*. Este registro representa el segundo del género para todas las lagunas costeras mexicanas del Golfo de México.

### 2. *Mycteroperca sp.*:

Al igual que para el caso anterior, los problemas de determinación taxonómica a nivel de especie de los individuos reconocidos como *Mycteroperca sp.*, radicarón en que los ejemplares capturados fueron juveniles. No obstante lo anterior, en el Atlántico Tropical Occidental se reportan ocho especies para este género (Fischer, 1978), de las cuales cinco no presentan registros en el Golfo de México. Las restantes tres especies *M. bonaci*, *M. rubra* y *M. microlepis* si se distribuyen en el Golfo, por lo que la especie reportada en el presente trabajo probablemente corresponda con cualquiera de estas tres. Particularmente *M. bonaci* ha sido reportada para la laguna de Carmen-Machona (Salvadores-Baledón y Reséndez-Medina, 1990) y laguna de Términos (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985a).

### 3. *Bairdiella sp.*:

Del espécimen identificado como *Bairdiella sp.* se capturó sólo un individuo en el mes de diciembre, en la localidad Barranço Amarillo. La talla de éste fue de 36 mm LP y 0.641 g de

peso, con los siguientes datos merísticos: D. X+I, 25; A. II, 8; longitud de la segunda espina anal, 2.94 veces en la longitud cefálica y Branquiesp., 4-I-9. Estos datos merísticos no corresponden con ninguna de las dos especies del género, ampliamente distribuidas en las lagunas costeras mexicanas (*B. chrysourea* y *B. ronchus*). Existe una mayor concordancia de caracteres con valor taxonómico, con la especie *B. batabana*, la cual ha sido reportada sólo para el Caribe, del sur de Florida a las Antillas (Chao, 1978), no existiendo registros en aguas litorales del Golfo de México. En todo caso, por tratarse de un sólo individuo y por su carácter juvenil, se prefiriere reportarla como *Bairdiella sp.*

Considerando que este ejemplar no corresponde con las únicas dos especies del género reportadas para el área (*B. chrysourea* y *B. ronchus*), se puede considerar el reporte de *Bairdiella sp.* como un nuevo registro a nivel de especie.

#### 4. *Micropogonias sp.*:

La especie *Micropogonias sp.* fue considerada así, debido a que presentan caracteres merísticos que se sobreponen con los de las dos especies del género -*M. furnieri* y *M. undulatus*- (Chao, 1978). Si bien, en varios casos los conteos de escamas fallan al tratar de separar las dos especies, las diferencias en la morfología del otolito sagitta pueden contribuir a separarlas. Aún así, aunque la morfología de la sagitta es diferente entre los individuos de *M. furnieri* del norte de Brasil y de *M. undulatus* de la Bahía Chesapeake, E.U.A., la sagitta de especímenes de *M. undulatus* procedentes de Campeche es difícilmente distinguible de la de los especímenes de *M. furnieri* procedentes de Colombia (Chao, 1978). Por lo tanto se requieren de mas estudios para establecer, si se trata de dos especies o dos subespecies, sugiriéndose que la forma mas septentrional (hasta Campeche, México), se le considere *M. undulatus* y a la forma mas meridional (desde las Antillas) se le considere *M. furnieri* (Chao, 1978). Con base en lo anterior, la especie *Micropogonias sp.* puede corresponder a *M. undulatus*, si se atiende a la distribución geográfica.

#### 5. *Oreochromis sp.*:

Los cíclidos colectados fueron registrados como *Oreochromis sp.*, los cuales pertenecen a la tribu Tilapiini. Las especies de esta tribu son de origen africano y fueron introducidos por primera vez en México (procedentes de la Universidad de Auburn, Alabama, E.U.A.), en la actual Estación de Acuicultura Tropical de Temascal, en el estado de Oaxaca (Morales, 1974). Debido a su gran capacidad de adaptación, estas especies se han dispersado profusamente en una gran cantidad de cuerpos de agua naturales de México, incluyendo lagunas costeras (Arredondo-Figueroa y Guzmán-Arroyo, 1985).

Este grupo de tilapias presenta grandes problemas taxonómicos (Trewavas, 1982) y debido a que los individuos capturados en el presente estudio presentan caracteres taxonómicos de dos especies (*O. aureus* y *O. mossambicus*), lo cual se puede deber incluso a un proceso de hibridación entre ambas (Arredondo-Figueroa, com. per.), se prefirió reportarlos como *Oreochromis sp.* El análisis de la morfología del hueso faríngeo (Arredondo-Figueroa y Tejeda-Salinas, 1989) en futuros estudios, podrá contribuir a establecer el status real de estos individuos, junto con otro tipo de análisis a nivel de biología molecular.

#### 6. Sinonimias:

Además de los casos antes mencionados, también existieron problemas de sinonimias en la identificación de especies. De acuerdo con los criterios de Deckert y Greenfield (1987), se

considera que dentro de la especie *Diapterus auratus* (Gerreidae), queda incluida la especie identificada por otros autores como *D. olisthostomus*.

También se consideran como sinonimias *Membras martinica* y *M. vagrans* (Atherinidae), quedando la primera como única especie presente en el área (B. Chernoff, com. per.).

Por último, la especie considerada como *Astyanax fasciatus* en otros estudios de lagunas costeras, corresponde (por lo menos entre las cuencas de los ríos Pánuco y Misantla), a la especie *A. mexicanus* (S. Contreras, com. per.).

#### 7. Selectividad de los Artes de Pesca:

La selectividad de los artes de pesca utilizados, se basa fundamentalmente en el diámetro de luz de malla y en las zonas en que fueron utilizados cada uno de estos.

El chinchorro playero capturó especies de talla pequeña y abundantes en número, de allí que el peso de los individuos capturados con este arte de pesca represente sólo el 36% del peso total, pero represente el 95% en número. De hecho, especies de 20 familias fueron exclusivamente capturadas con chinchorro playero, las cuales están representadas por organismos típicamente pequeños (Gobiidae, Eleotridae, Syngnathidae y Atherinidae) o por individuos juveniles (Serranidae y Haemulidae). Debido a que este arte de pesca fue utilizado en zonas someras que presentan abundante vegetación sumergida (las cuales se caracterizan por su enorme diversidad ictica), el número de especies capturadas con esta red fue de 66, mas del doble de las capturadas con la red agallera que fue sólo de 26.

Con la red agallera se capturaron organismos de talla grande y poco numerosos, por lo que el total de individuos capturados con esta red representan el 64% en peso, pero sólo el 5% en número. Las especies pequeñas por la abertura de la luz de malla de esta red, no son capturadas. Algunas especies de talla grande no fueron capturadas con esta red, debido a que prefieren zonas someras con vegetación sumergida, donde no fue utilizado este arte (Cichlidae, Hemirhamphidae y Belonidae).

Este tipo de diferencias en la captura de organismos, entre el chinchorro y la red agallera, también ha sido señalado por Horn y Allen (1985).

### C) ANÁLISIS COMPARATIVO Y ZOOGEOGRÁFICO:

#### 1. Nivel local:

En la presente investigación no se capturaron 12 especies, que previamente han sido registradas para la laguna de Pueblo Viejo (Tabla 6), en los trabajos de Kobelkowsky (1991) y de Reséndez-Medina y Kobelkowsky (1991), los cuales comparan listas de especies de diferentes lagunas costeras del Golfo de México. El hecho por el cual estas especies no fueran capturadas obedece por un lado, a que en el presente sólo se analizó un año de muestreos, mientras que los otros estudios se abarcan períodos mayores. Por otro lado, estos trabajos incluyen ciclos de muestreos de 24 horas, lo que permite la captura de especies con mayor actividad nocturna.

Además de estas 12 especies, se han reportado dos más *Tilapia sp.* y *Micropogonias furnieri*, pero estas corresponden a especies capturadas en el presente ciclo de muestreos. Así, en el caso de la especie identificada como *Tilapia sp.* (Kobelkowsky, 1991; Reséndez-Medina y Kobelkowsky, 1991), después de una revisión detallada se concluyó que correspondía a *Oreochromis sp.* (Kobelkowsky, com. per.). En cuanto a *Micropogonias furnieri*, como ya se discutió previamente, por distribución geográfica correspondería a *Micropogonias undulatus* (Chao, 1978) y a *Micropogonias sp.* del presente trabajo.

Otros estudios	nuevos registros
1) <i>Dasyatis sabina</i>	1) <i>Ophichthus gomesii</i>
2) <i>Synodus foetens</i>	2) <i>Anchovia</i> sp.
3) <i>Porichthys porossisimus</i>	3) <i>Astyanax mexicanus</i>
4) <i>Lucania parva</i>	4) <i>Poecilia mexicana</i>
5) <i>Prionotus scitulus</i>	5) <i>Syngnathus louisianae</i>
6) <i>Selene setapinnis</i>	6) <i>Centropomus undecimalis</i>
7) <i>Lutjanus griseus</i>	7) <i>Mycteroperca</i> sp.
8) <i>Calamus penna</i>	8) <i>Orthopristis chrysoptera</i>
9) <i>Polydactylus octonemus</i>	9) <i>Pomadasyds croco</i>
10) <i>Chasmodes bosquianus</i>	10) <i>Bairdiella</i> sp.
11) <i>Gobioides broussonneti</i>	11) <i>Cynoscion arenarius</i>
12) <i>Scomberomorus maculatus</i>	12) <i>Chaetodipterus faber</i>
	13) <i>Oreochromis</i> sp.
	14) <i>Dormitator maculatus</i>
	15) <i>Eleotris pisonis</i>
	16) <i>Gobiomorus dormitor</i>
	17) <i>Gobiosoma bosci</i>

Tabla 6.- Especies reportadas para la laguna de Pueblo Viejo por Kobelkowsky (1991) y Reséndez-Medina y Kobelkowsky (1991), que no fueron capturadas en el presente estudio (otros estudios) y taxa no registrados con anterioridad (nuevos registros).

Asimismo, en la Tabla 6 se muestran 14 especies (incluida *Bairdiella* sp.) y 3 géneros que no habían sido registrados a la fecha, representando éstos nuevos registros para la laguna de Pueblo Viejo (Tabla 6).

De las 14 especies, 12 de ellas han sido reportadas en otras lagunas costeras mexicanas del Golfo de México. Las otras dos, *Astyanax mexicanus* y *Bairdiella* sp. representan no sólo nuevos registros para la laguna de Pueblo Viejo, sino también representan nuevos registros para todas las lagunas costeras del Golfo de México. En el caso de *A. mexicanus*, aunque es primer registro para estas lagunas, corresponde taxonómicamente a la especie reportada como *A. fasciatus*, en otros estudios. Con respecto a *Bairdiella* sp., como ya se discutió previamente, las características morfológicas del ejemplar no corresponden con los de las únicas dos especies del género citadas para el área, por lo que se le puede considerar un registro a nivel de especie.

En este sentido, el género *Oreochromis*, también representa un nuevo registro para todas las lagunas costeras del Golfo de México.

Tomando en cuenta la discusión anterior, el número mínimo de especies de peces registrados para la laguna de Pueblo Viejo es de 79, de las cuales 67 se reportan en el presente trabajo y 12 en otros estudios.

Considerando todos los estudios ictiofaunísticos, realizados en la laguna de Pueblo Viejo, los registros de *Cetengraulis edentulus*, *Anchovia* sp. y *Chasmodes bosquianus*, representan una amplitud de distribución de especie y/o género.

En el caso de *C. edentulus*, la especie es reportada de la parte este de la península de Yucatán y mar Caribe, hacia el sur, hasta Santos, Brasil (Fischer, 1978; Whitehead *et al.*, 1988). Esta especie no está reportada para el Atlántico Norte, ni para las aguas litorales del Golfo de México que corresponden a los E.U.A., incluyendo Laguna Madre (Simmons, 1957; Hoese y Moore, 1977; Robins y Ray, 1986; Hook, 1991). Para las lagunas costeras mexicanas del Golfo de México, el registro mas al norte del que se tiene cuenta es el de Kobelkowsky (1985), para la laguna de Tampamachoco. Por lo anterior, la captura de esta especie en la laguna de Pueblo

Viejo, comprende el registro mas septentrional y por lo tanto representa una amplitud en la distribución de la misma.

Para el caso de *Anchovia sp.*, el género se reporta con dos especies, *A. clupeioides* y *A. surinamensis*, cuyas distribuciones son de centro a Sudamérica (Fischer, 1978; Whitehead *et al.*, 1988), no existiendo reportes para el Atlántico norte, ni para las aguas del Golfo de México correspondiente a los E.U.A. (Hoese y Moore, 1977; Robins y Ray, 1986). Para el Golfo de México, Bravo-Núñez y Yáñez-Arancibia (1979), reportan este género para la laguna de Términos. Así este caso representa el registro mas septentrional para este género.

Por último, la captura de *C. bosquianus* representa un primer registro para las lagunas costeras mexicanas y también representa una amplitud de distribución de la especie, pues el registro mas meridional que se tenía era en el sur de Texas (Hoese y Moore, 1977; Robins y Ray, 1986).

## 2. Comparaciones regionales:

Dado que la riqueza de especies de peces se ve influida por la latitud y la extensión superficial que presenta un ecosistema acuático (Horn y Allen, 1976; Moyle y Cech, 1988), en la Tabla 7 se comparan la riqueza de especies, extensión superficial y coordenadas latitudinales de algunas lagunas costeras del este y sur del Golfo de México.

Laguna	riqueza de especies	superficie en hectáreas	coordenadas latitudinales
Madre <sup>1</sup>	105	200,000	23° 48' - 25° 27'
Pueblo Viejo <sup>2</sup>	69	8,870	22° 05' - 22° 13'
Pueblo Viejo <sup>3</sup>	67	8,870	22° 05' - 22° 13'
Tamiahua <sup>4</sup>	56	88,000	21° 06' - 22° 06'
Tampamachoco <sup>5</sup>	68	1,500	20° 18' - 20° 18'
Alvarado <sup>6</sup>	60	6,200	18° 43' - 18° 52'
Sontecomapan <sup>7</sup>	82	891	18° 30' - 18° 34'
Ostión <sup>8</sup>	36	1,270	18° 10' - 18° 15'
Carmen y Machona <sup>9</sup>	80	6,500	18° 14' - 18° 24'
Términos <sup>10</sup>	121	250,000	18° 20' - 19° 00'

Tabla 7.- Número de especies, extensión superficial y coordenadas latitudinales de nueve lagunas costeras del Golfo de México, de acuerdo con los datos de: <sup>1</sup>Hildebrand (1958; 1969); <sup>2</sup>Kobelkowsky (1991); <sup>3</sup>Presente estudio; <sup>4</sup>Reséndez-Medina (1970); <sup>5</sup>Kobelkowsky (1985); <sup>6</sup>Reséndez-Medina (1973); <sup>7</sup>Reséndez-Medina (1983) y Fuentes *et al.* (1989); <sup>8</sup>Bozada y Chávez (1986); <sup>9</sup>Reséndez-Medina (1981a) y Salvadores-Baledón y Reséndez-Medina (1990); <sup>10</sup>Yáñez-Arancibia *et al.* (1980).

En esta comparación se pueden apreciar dos hechos importantes, por un lado, si se compara la riqueza de especies y la extensión superficial que presenta la laguna de Pueblo Viejo, con otras lagunas, se puede considerar que la laguna guarda una posición intermedia en estos valores, ocupando el cuarto lugar en extensión superficial y el quinto lugar de número de especies registradas. Por otro lado, si se considera que la ictiofauna dominante en la laguna de Pueblo Viejo es de origen marino y que la comunicación de esta laguna con el mar es de carácter restringido, se puede considerar que tiene una riqueza de especies relativamente alta.

## 3. Comparaciones Globales:

En la Tabla 8 se muestra el grado de similitud en la composición de especies (de acuerdo con el índice de Jaccard), entre comunidades de peces que corresponden a diferentes regiones y

provincias zoogeográficas del Atlántico Occidental -de acuerdo con Briggs (1974) y Moyle y Cech (1988)-. Para el efecto se consideran sólo los estudios que emplean artes de pesca con rendimientos similares (red de arrastre y chinchorro playero).

Regiones zoogeográficas del Atlántico Occidental	latitud en grados	localidad	similitud % Jaccard
Boreal, Templado Frío	42N	Buzzard Bay, Mass. E.U.A. <sup>1</sup>	8.33
Boreal, Templado Frío	41N	Narrangansett Bay, R.I. E.U.A. <sup>2</sup>	4.65
Carolineana, Templado Cálido	33N	Cape Fear, Carolina N. E.U.A. <sup>3</sup>	39.46
Carolineana, Templado Cálido	30N	Apalachee Bay, Florida. E.U.A. <sup>4</sup>	47.79
Carolineana, Templado Cálido	26N	South Bay, Texas. E.U.A. <sup>5</sup>	56.16
Caribeña, Tropical	20N	Puerto Morelos, Quintana Roo <sup>6</sup>	5.50
Caribeña, Tropical	19N	Arrecife La Blanquilla, Veracruz <sup>7</sup>	5.19
Caribeña, Tropical	18N	*Laguna de Términos, Campeche <sup>8</sup>	36.36
Indias Occidentales, Tropical	18N	*Laguna Joyuda, Puerto. Rico <sup>9</sup>	31.07
Sudamericana, Templado Cálido	32S	Laguna Dos Patos, Brasil <sup>10</sup>	10.17

Tabla 8.- Similitud de ictiofauna del presente estudio, con la de otras áreas zoogeográficas, de acuerdo con: <sup>1</sup>Hoff e Ibarra (1977); <sup>2</sup>Nixon y Oviatt (1973); <sup>3</sup>Weinstein (1985); <sup>4</sup>Subrahmanyam y Coultas (1980); <sup>5</sup>Hook (1991); <sup>6</sup>Alvarez-Guillén *et al.* (1986); <sup>7</sup>Reséndez-Medina (1971); <sup>8</sup>Yáñez-Arancibia *et al.* (1980); <sup>9</sup>Stoner (1986); <sup>10</sup>Chao *et al.* (1985).

Los asteriscos indican los únicos estudios que utilizan red de arrastre, los restantes utilizan chinchorro playero.

Tomando en cuenta que el límite sur de la región carolineana se ubica en Cabo Rojo, Veracruz, México (Briggs, 1974; Moyle y Cech, 1988; Figura 1), se puede considerar que la ictiofauna de la laguna de Pueblo Viejo corresponde a esta región zoogeográfica.

Así, en la ictiofauna de Pueblo Viejo son comunes las familias de peces típicas de la región carolineana, Sciaenidae, Sparidae, Serranidae y Haemulidae. Pero también tiene representantes de las familia típicas tropicales de la provincia caribeña como Gobiidae (Moyle y Cech, 1988). Esto se debe a que es difícil fijar los límites entre las regiones zoogeográficas, dado que las ictiofaunas presentan cambios graduales.

En la tabla 8, se puede apreciar que la ictiofauna de Pueblo Viejo guarda mayor similitud con tres ictiofaunas que corresponden a la región carolineana (South Bay, Apalachee Bay y Cape Fear), a pesar de las distancias que las separan. Se guarda una similitud intermedia con dos ictiofaunas tropicales de las provincias caribeña (laguna de Términos) e indias occidentales (laguna Joyuda). Existe una similitud baja con las ictiofaunas templadas frías del Atlántico boreal (Buzzard Bay y Narrangansett Bay) y con las templadas cálidas de Sur América (Laguna Dos Patos).

Además, existe muy baja similitud con la ictiofauna tropical de la provincia caribeña, que corresponden a ambientes arrecifales (Puerto Morelos y Arrecife Blanquilla -Tabla 8). Las similitudes presentadas con éstas, fueron similares a las presentadas con las ictiofaunas templadas frías del Atlántico boreal, pero con la enorme diferencia de las distancias que separan unas de otras.

De acuerdo a lo anterior, resulta innegable que la ictiofauna de la laguna de Pueblo Viejo, corresponde a lo que se ha delimitado como provincia caroliniana. Sin embargo, esta provincia comprende una gran extensión de ambientes templados-cálidos, mientras que las condiciones ambientales de la laguna son típicamente tropicales. Esta aparente contradicción podría deberse al criterio de ubicar artificialmente la porción norte del Golfo de México, dentro del extremo meridional de la provincia carolineana.

En este sentido, se podría pensar, por lo menos en lo que corresponde a peces, que la parte norte del Golfo de México (de Cape Romano, Florida, E.U.A., a Cabo Rojo, Veracruz, Figura 1), no queda unida en forma natural ni geográfica con la provincia caroliniana (típica de ambientes templados cálidos), pudiendo constituirse esta parte del Golfo en una nueva provincia.

Los datos que se aportan en la Tabla 8, apoyan alguna medida este punto de vista. Así, la ictiofauna de la laguna Pueblo Viejo presenta una mayor afinidad (mas del 47%) con las de South y Apalachee Bay (porción norte del Golfo), una afinidad intermedia (entre 36 y 40%) con las de laguna de Términos (provincia caribeña) y Cape Fear (provincia carolineana, típicamente templada), y una afinidad muy baja (menos del 6%) con las de Puerto Morelos y Arrecife La Blanquilla (provincia caribeña, ambientes arreciales). Además de las afinidades discutidas, hay que considerar las distancias que separan unas localidades de otras, por ejemplo, Pueblo Viejo se encuentra a mayor distancia de Apalachee Bay (parte norte del Golfo), que del arrecife La Blanquilla (provincia caribeña), pero con esta última su afinidad es sólo del 5.19%.

Indudablemente se requerirían mas elementos para desarrollar una propuesta formal, pero es innegable su factibilidad, sobre todo si se considera la ideal ubicación limítrofe de la fauna de la laguna de Pueblo Viejo, entre las regiones zoogeográficas templada y tropical del Atlántico Occidental.

## IMPORTANCIA RELATIVA DE LAS ESPECIES ÍCTICAS

### A) IMPORTANCIA RELATIVA DE LAS ESPECIES:

#### 1. Importancia relativa total de cada especie:

La importancia relativa en peso (IRP), la amplitud de nicho espacial (ANE) y la importancia relativa total (IRT), de cada una de las especies colectadas en la laguna de Pueblo Viejo con red chinchorro, se muestran en la Tabla 9. Las especies se ordenan en forma decreciente de acuerdo con el valor de importancia relativa total obtenido.

Las especies que mostraron mayor importancia relativa en peso (IRP) fueron, *B. chrysooura*, *C. melanopus*, *A. mitchilli*, *Oreochromis sp.*, *O. beta*, *M. curema*, *L. rhomboides*, *A. felis*, *D. auratus* y *S. marina*.

Las especies que mostraron una amplitud de nicho mayor (ANE) fueron *A. mitchilli*, *M. martinica*, *D. auratus*, *B. chrysooura*, *M. curema*, *S. notata*, *L. rhomboides*, *S. marina*, *O. beta* y *M. beryllina*. Un total de 14 especies fueron capturadas una sola vez (un solo mes, una sola localidad) durante el período de estudio y por definición su amplitud de nicho es de cero.

Las especies que mostraron los valores mayores del índice de importancia relativa total (IRT en orden decreciente), obtenido de acuerdo al método propuesto, fueron *B. chrysooura*, *A. mitchilli*, *C. melanopus*, *M. curema*, *O. beta*, *Oreochromis sp.*, *D. auratus*, *L. rhomboides*, *S. marina* y *M. martinica*. Existen 14 especies que presentaron un valor de importancia relativa total de cero, debido a que la amplitud de nicho fue cero.

#### 2. Importancia relativa espacial de cada especie:

El comportamiento del valor del índice de importancia relativa de cada especie por localidad, se muestra en la Tabla 10.

Especie	IRP	ANE	IRT	Especie	IRP	ANE	IRT
<i>Bairdiella chrysoura</i>	12.52	2.962	37.089	<i>Anchoa hepsetus</i>	0.11	1.323	0.145
<i>Anchoa mitchilli</i>	10.55	3.491	36.819	<i>Eucinostomus melanopterus</i>	0.08	1.678	0.135
<i>Cathorops melanopus</i>	11.31	2.274	25.724	<i>Syngnathus scovelli</i>	0.04	2.165	0.087
<i>Mugil curema</i>	7.45	2.886	21.494	<i>Bathygobius soporator</i>	0.09	0.903	0.078
<i>Opsanus beta</i>	8.02	2.457	19.710	<i>Poecillia mexicana</i>	0.06	1.329	0.076
<i>Oreochromis sp.</i>	10.48	1.813	19.003	<i>Cynoscion arenarius</i>	0.04	1.236	0.049
<i>Diapterus auratus</i>	3.88	2.999	11.632	<i>Centropomus paralellus</i>	0.08	0.531	0.041
<i>Lagodon rhomboides</i>	4.54	2.461	11.173	<i>Evorthodus lyricus</i>	0.02	1.701	0.041
<i>Strongylura marina</i>	3.70	2.459	9.098	<i>Trichiurus lepturus</i>	0.13	0.285	0.037
<i>Membras martinica</i>	2.87	3.049	8.755	<i>Achirus lineatus</i>	0.05	0.653	0.034
<i>Ariopsis felis</i>	4.08	1.960	8.002	<i>Dormitator maculatus</i>	0.03	0.807	0.024
<i>Strongylura notata</i>	3.04	2.535	7.715	<i>Selene vomer</i>	0.03	0.653	0.022
<i>Gobionellus hastatus</i>	2.91	1.941	5.654	<i>Gobionellus boleosoma</i>	0.01	1.147	0.015
<i>Micropogonias sp.</i>	1.91	2.118	4.038	<i>Eleotris pisonis</i>	0.04	0.217	0.008
<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>	2.25	1.773	3.996	<i>Pogonias cromis</i>	0.03	0.254	0.008
<i>Centropomus undecimalis</i>	0.89	1.961	1.747	<i>Gobiomorus dormitor</i>	0.02	0.317	0.005
<i>Brevoortia gunteri</i>	1.00	1.551	1.547	<i>Cynoscion nebulosus</i>	0.01	0.271	0.004
<i>Citharichthys spilopterus</i>	0.79	1.779	1.412	<i>Gobiosoma bosci</i>	3.6*10 <sup>-3</sup>	1.067	0.004
<i>Dorosoma cepedianum</i>	0.85	1.330	1.129	<i>Diapterus rhombeus</i>	6.9*10 <sup>-3</sup>	0.420	0.003
<i>Cetengraulis edentulus</i>	0.53	1.521	0.804	<i>Leiostomus xanthurus</i>	0.04	0	0
<i>Dorosoma petenense</i>	0.48	1.600	0.768	<i>Ophictus gomesii</i>	0.04	0	0
<i>Strongylura timucu</i>	0.47	1.592	0.751	<i>Myrophis punctatus</i>	0.04	0	0
<i>Fundulus grandis</i>	0.30	1.802	0.535	<i>Eugerres plumieri</i>	0.03	0	0
<i>Menidia beryllina</i>	0.23	2.279	0.521	<i>Symphurus plagiusa</i>	0.02	0	0
<i>Caranx hippos</i>	0.36	1.162	0.416	<i>Erotelis smaragtus</i>	4.4*10 <sup>-3</sup>	0	0
<i>Brevoortia patronus</i>	0.43	0.751	0.326	<i>Chaetodipterus faber</i>	3.2*10 <sup>-3</sup>	0	0
<i>Elops saurus</i>	1.00	0.316	0.314	<i>Eucinostomus argenteus</i>	2.5*10 <sup>-3</sup>	0	0
<i>Mugil cephalus</i>	0.78	0.404	0.314	<i>Bairdiella sp.</i>	2.1*10 <sup>-3</sup>	0	0
<i>Archosargus probatocephalus</i>	0.17	1.182	0.200	<i>Astyanax mexicanus</i>	1.8*10 <sup>-3</sup>	0	0
<i>Bairdiella ronchus</i>	0.56	0.334	0.186	<i>Syngnathus louisianae</i>	8.9*10 <sup>-4</sup>	0	0
<i>Bagre marinus</i>	0.25	0.633	0.157	<i>Mycteroperca sp.</i>	7.9*10 <sup>-4</sup>	0	0
<i>Sphoeroides nephelus</i>	0.15	1.028	0.154	<i>Anchovia sp.</i>	7.0*10 <sup>-4</sup>	0	0
<i>Orthopristis chrysoptera</i>	0.19	0.777	0.145	<i>Pomadasy croco</i>	2.2*10 <sup>-5</sup>	0	0

Tabla 9.- Importancia relativa en peso (IRP), amplitud de nicho espacial (ANE) e importancia relativa total (IRT) de acuerdo al método propuesto, de cada una de las especies capturadas con chinchorro.

Especie	Malagana	Mojonera	Cuaya	Barranco Amarillo	Mata Chávez	Tamacuil
<i>B. chrysoura</i>	5.64	31.44	30.72	25.48	16.01	0.20
<i>A. mitchilli</i>	15.38	31.77	31.00	23.15	12.28	13.15
<i>C. melanopus</i>	22.16	12.97	16.03	1.12	8.12	3.61
<i>M. curema</i>	4.51	0	2.25	18.86	9.18	14.83
<i>O. beta</i>	5.70	0	3.65	5.97	19.53	4.48
<i>Oreochromis sp.</i>	0	0	0	15.50	3.86	8.86
<i>D. auratus</i>	1.49	6.62	8.55	1.96	2.74	31.73
<i>L. rhomboides</i>	0	0.07	0.18	18.83	1.83	4.36
<i>S. marina</i>	1.29	0	0.79	8.11	2.97	3.97
<i>M. martinica</i>	0.84	7.00	5.00	5.60	2.74	7.04
<i>A. felis</i>	3.53	4.36	11.60	0	0	0
<i>S. notata</i>	1.81	0	0.67	6.44	0.71	9.35
<i>G. hastatus</i>	4.36	0	0.62	5.20	1.45	0
<i>Micropogonias sp.</i>	5.75	0	1.34	0.44	1.18	0
<i>H. unifasciatus</i>	0	0	0.46	0	10.03	0
<i>C. undecimalis</i>	0	0	0	0.42	2.09	1.97
<i>B. gunteri</i>	1.66	0	0	1.79	0	0.15
<i>C. spilopterus</i>	1.36	0	0	0.78	0.13	0
<i>D. cepedianum</i>	1.10	0	0	0.34	0	0
<i>C. edentulus</i>	0	0	0	0.26	0	0.77
<i>D. peteriense</i>	1.02	0	0	0.03	0	0.22
<i>S. timucu</i>	0	0	0	0.02	0	2.38
<i>F. grandis</i>	0	0	0	1.35	0.08	0
<i>M. beryllina</i>	0	0	0	1.34	0.03	0.04
<i>C. hippos</i>	0	0	1.29	0	0.12	0
<i>B. patronus</i>	0.40	0	0	0	0	0
<i>E. saurus</i>	0	0	0	0	0.50	0
<i>A. probatocephalus</i>	0	0	0	0.15	0.03	0
<i>B. marinus</i>	0.84	0	0	0	0	0
<i>S. nephelus</i>	0	0	0	0.16	0	0
<i>O. chrysoptera</i>	0	0	0	0.02	0.08	0
<i>A. hepsetus</i>	0	0	0.32	0.01	0.01	0.02
<i>E. melanopterus</i>	0	0	0	0.21	0.01	0
<i>S. scovelli</i>	0	0.05	0	0.15	0.03	0
<i>B. soporator</i>	0	0	0	0.02	0	0
<i>P. mexicana</i>	0	0	0	0.05	0.09	0
<i>E. lyricus</i>	0	0	0	0.14	0	0
<i>A. lineatus</i>	0.01	0	0	0	0	0
<i>D. maculatus</i>	0	0	0	0.05	0	0
<i>G. boleosoma</i>	0	0	0	0.04	0	0
<i>E. pisonis</i>	0	0	0	0.01	0	0

Tabla 10.- Valor de importancia relativa de cada especie por localidad. Las localidades se ordenan de acuerdo con la ausencia (primeras tres) o presencia de vegetación sumergida (tres últimas); y de acuerdo con la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca.

Las localidades de Malagana, Mojonera y Cuaya, se ubican en zonas con poca o sin vegetación sumergida y están ordenadas de la mas cercana a la mas lejana de la boca de la laguna. Mientras que las localidades de Barranco Amarillo, Mata de Chávez y Tamacuil, se ubican en zonas con vegetación sumergida y también están ordenadas de menor a mayor alejamiento de la boca (Figura 2).

En este análisis espacial, las especies que con mayor frecuencia presentaron valores altos del índice de importancia relativa por localidades, fueron *B. chrysoura*, *A. mitchilli*, *C. melanopus*, *M. curema*, *O. beta*, *D. auratus* y *Micropogonias sp.*

Las especies que no fueron capturadas y las que fueron capturadas una sola vez, en una localidad en particular (durante los 12 meses de estudio), presentan un índice de amplitud de nicho espacial de cero. De esta manera, las especies que en todas las localidades presentaron una amplitud de cero y por consecuencia una importancia relativa de cero, se excluyen de la Tabla 10.

### 3. Importancia relativa temporal de cada especie:

El comportamiento del valor del índice de importancia relativa de cada especie por mes, se muestra en la Tabla 11. En este análisis mensual, las especies que con mayor frecuencia presentaron valores altos de este índice, fueron *A. mitchilli*, *B. chrysoura*, *C. melanopus*, *M. curema*, *O. beta*, *Oreochromis sp.*, *D. auratus*, *L. rhomboides*, *S. marina*, *M. martinica*, *A. felis*, *S. notata* y *H. unifasciatus*.

Como en el caso del análisis espacial, las especies que presentaron una amplitud de nicho de cero y por consecuencia una importancia relativa estacional de cero en todos los meses, se excluyen de la Tabla 11.

## B) COMPORTAMIENTO DEL ÍNDICE DE IMPORTANCIA PROPUESTO:

### 1. Importancia relativa total:

La mayoría de las especies deben su importancia en peso, a que alcanzan tallas grandes, como el caso de *C. melanopus*, *Oreochromis sp.*, *O. beta*, *M. curema*, *A. felis* y *S. marina*. Otras especies aunque son de talla mediana, deben su importancia en peso a que son muy numerosas, como el caso de *B. chrysoura*, *L. rhomboides* y *D. auratus*. En este punto es importante mencionar el caso de *A. mitchilli*, que aunque es una especie muy pequeña (alrededor de 7 cm su talla máxima), debe su importancia a la enorme abundancia numérica que presenta.

Las especies que presentan valores altos en su amplitud de nicho espacial, son de talla pequeña a mediana (*A. mitchilli*, *M. martinica*, *D. auratus*, *B. chrysoura*) o sus poblaciones presentan abundantes juveniles, lo que probablemente les permite repartir su biomasa en un mayor número de localidades con el correspondiente aumento de estos valores.

Las diez especies que presentaron valores más altos del índice de importancia relativa total, se pueden considerar como las dominantes dentro del sistema en estudio. De éstas, siete especies deben su orden de importancia, tanto a su importancia en peso como a su amplitud de nicho espacial (*B. chrysoura*, *A. mitchilli*, *M. curema*, *O. beta*, *D. auratus*, *L. rhomboides* y *S. marina*), dos sólo a su importancia en peso (*C. melanopus* y *Oreochromis sp.*) y una exclusivamente a su valor alto de amplitud de nicho espacial (*M. martinica*).

Una propiedad del índice de importancia relativa propuesto, es que dentro de las diez especies que presentaron los valores más altos de importancia relativa total, quedan incluidas nueve de las diez especies con mayor peso relativo y ocho de las diez especies con mayor amplitud de nicho-espacial. Otra propiedad de este índice, es asignar el valor de cero a aquellas especies con sólo un registro, señalándose de esta manera la relativa irrelevancia de la misma, dentro de la comunidad.

Especie	mayo	junio	julio	agosto	septiembre	octubre	noviembre	diciembre	enero	febrero	marzo	abril
<i>B. chrysoura</i>	15.99	1.27	10.80	29.89	6.94	9.37	9.60	0.43	24.14	12.96	6.88	2.66
<i>A. mitchilli</i>	7.91	4.04	6.48	6.11	27.95	13.71	18.67	49.42	23.22	19.79	11.88	6.91
<i>C. melanopus</i>	4.44	0	22.68	0.30	0.59	8.37	0.88	0	11.86	0	7.91	0
<i>M. curema</i>	5.47	0	2.58	0	2.67	3.94	13.70	5.25	0	11.90	12.01	12.68
<i>O. beta</i>	3.78	0	0	0	0	6.31	9.99	0	0	14.74	0	7.15
<i>Oreochromis sp.</i>	0	0	0	0	0	24.65	9.16	11.82	0	0	0	0
<i>D. auratus</i>	9.52	0.24	3.48	3.27	13.11	4.01	1.78	1.12	1.15	0	2.88	4.88
<i>L. rhomboides</i>	1.99	6.14	4.41	0	0	6.14	0	0	0	0.17	1.49	2.29
<i>S. marina</i>	0	26.16	0	6.07	5.38	0	0.18	0.99	0	0	0.26	5.70
<i>M. martinica</i>	0.92	1.34	2.13	0.90	23.13	0.70	4.28	9.47	4.08	0.19	0.62	2.65
<i>A. felis</i>	0	0	0	0	0	15.63	0	0	0	0	0	0
<i>S. notata</i>	0	3.47	3.30	1.71	0.73	0.37	0.29	12.22	0	0	0	4.72
<i>G. hastatus</i>	2.03	0	2.28	0.12	0	0	0	0	0	1.05	3.64	3.33
<i>Micropogonias sp.</i>	2.37	0	2.29	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. unifasciatus</i>	0	18.39	0	0.80	1.16	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. undecimalis</i>	0	0	0	0	0	0.38	0.39	0	0	0	0	3.90
<i>B. gunteri</i>	0.91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.72	0.53
<i>C. spilopterus</i>	0	0	0.89	3.09	0	0	0	0	0	0	0.52	0
<i>C. edentulus</i>	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. petenense</i>	0	0	0	0	2.27	0	0.66	0	0	0	0	0
<i>F. grandis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1.85	0	0	0	0
<i>M. beryllina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.54	0	0	0.79	0.05
<i>C. hippos</i>	0	0	0	0	0.15	0.32	0	0	0	0	0	0
<i>B. patronus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.21
<i>E. saurus</i>	0	0	1.33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. probatocephalus</i>	0.08	0.47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. chrysoptera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.19
<i>A. hepsetus</i>	0.16	0.12	0	0	0	0	0	0	0	0	0.12	0
<i>E. melanopterus</i>	0	0.07	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. scovelli</i>	0	0	0.02	0	0.07	0	0	0	0	0.04	0.05	0
<i>P. mexicana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.36	0	0	0	0
<i>B. soporator</i>	0	0	0.33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. arenarius</i>	0	0	0	0	0	0.14	0	0	0	0	0	0
<i>C. paralellus</i>	0.72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. lyricus</i>	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. lineatus</i>	0	0	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. vomer</i>	0	0	0	0	0	0	0.19	0	0	0	0	0
<i>G. boleosoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0

Tabla 11.- Valor de importancia relativa cada especie por mes.

## 2. Importancia relativa espacial y temporal:

Espacialmente, seis de las siete especies que presentaron mayor importancia, corresponden a las especies que mostraron la mayor importancia relativa total (Tabla 9). Dos de ellas son prácticamente dominantes en todas las localidades (*A. mitchilli* y *B. chrysourea*), tanto en zonas de baja como de alta salinidad, debido a su condición eurihalina. Otras dos son dominantes exclusivamente en zonas sin vegetación sumergida y de salinidades relativamente altas (*C. melanopus* y *Micropogonias* sp.), siendo esta última típicamente marina. Las otras tres especies son dominantes en zonas con vegetación sumergida y con salinidades relativamente bajas (*M. curema*, *O. beta* y *D. auratus*).

Considerando las épocas climáticas de acuerdo a como fueron definidas en el análisis del comportamiento ambiental del sistema, de las 13 especies que temporalmente presentaron mayor importancia, tres de ellas son prácticamente dominantes en todas las épocas climáticas (*A. mitchilli*, *B. chrysourea* y *C. melanopus*), tanto en meses de baja como de alta salinidad, debido a que son especies eurihalinas. Cuatro especies son dominantes durante los últimos meses de secas y la mayor parte de la época lluviosa (*D. auratus*, *S. marina*, *M. martinica* y *H. unifasciatus*). Otras 4 especies son dominantes durante los últimos meses de la época de lluvias y la mayor parte de la época de nortes (*O. beta*, *A. felis*, *S. notata* y *Oreochromis* sp.). Las últimas dos especies son dominantes durante los últimos meses de nortes y la mayor parte de la época de secas (*M. curema* y *L. rhomboides*). Dentro de las 13 especies antes mencionadas, quedan incluidas las diez que presentaron los valores más altos del índice de importancia relativa total (Tabla 9).

## C) DIFERENTES MÉTODOS PARA EVALUAR LA IMPORTANCIA DE ESPECIES:

### 1. Criterios empleados en la determinación de las especies importantes:

Dentro de una comunidad, existen especies que son escasas o raras y otras que son muy frecuentes o dominantes, las cuales controlan gran parte del flujo de energía del ecosistema donde habitan (Odum, 1971; Emmel, 1975; Krebs, 1985).

Durante mucho tiempo las especies numéricamente dominantes fueron utilizadas por los ecólogos para caracterizar las comunidades (Thorson, 1957), y aún recientemente en muchos estudios de comunidades acuáticas, se basan en la importancia numérica para definir las especies dominantes (Sanders, 1960; Deegan y Thompson, 1985; Horn y Allen, 1985; Musick *et al.*, 1985; Ross y Epperly, 1985; Subrahmanyam, 1985).

Otros autores se basan tanto en el número de individuos como en el peso de cada especie (Chao *et al.*, 1985). Además de la importancia en número y/o peso de cada especie, se ha considerado también la frecuencia de ocurrencia en las diferentes localidades analizadas (Mulligan y Snelson, 1983; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985a; 1985d; 1988; Alvarez-Guillen *et al.*, 1985; Alvarez-Rubio *et al.*, 1990; García-Cubas y Reguero, 1990).

Cuando se escoge más de uno de estos criterios (v.g. % de frecuencia, abundancia en número y en peso), una forma de evaluarlos en conjunto, es expresar cada uno de ellos en forma de importancia relativa porcentual y luego sumarlos (presentando todos las mismas unidades de 0 a 100%). En esta idea se basa el método de Brown y Curtis (*In*: Krebs, 1985) que definen el valor de importancia de las especies evaluando la frecuencia, densidad y dominancia porcentuales, las cuales al sumarse pueden presentar un valor máximo de 300.

Específicamente para peces, esta noción ha sido planteada en el índice de Importancia Relativa de Mulligan y Snelson (1983), quienes evalúan la importancia de cada especie a través de la sumatoria de los porcentajes relativos de número, peso y frecuencia.

En este sentido Sanders (1960) trata de evaluar en conjunto la abundancia y la frecuencia de las especies, a través de un método de jerarquización. El autor plantea el índice de Importancia Biológica (Biological Importance, BI), el cual se estima asignando a cada una de las diez especies mas abundantes cada mes, un valor de 10 a 1 puntos. De esta manera se suman los puntos de cada especie a lo largo del período de estudio y las que obtienen mayor puntaje son consideradas las especies dominantes. Este índice de importancia biológica ha sido uno de los que con mayor frecuencia se utilizan en los estudios ictiológicos de ambientes templados (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Subrahmanyam, 1985).

De una manera similar, Musick *et al.* (1985) definen como especies dominantes a aquellas que se encuentran entre las cinco mas abundantes, como mínimo en un 20% de todas las localidades.

## 2. Análisis comparativo del índice de Importancia Relativa Total (IRT):

El índice propuesto en el presente trabajo, se basa en los supuestos teóricos, de lo que una medida de este tipo debe considerar. De acuerdo a Whittaker (1975), una medida de importancia de las especies, depende de dos aspectos. El primero es la fracción de recursos de la comunidad, que cada especie utiliza. El segundo aspecto del cual depende, es la fracción de nicho espacial que ocupa cada especie, porque de alguna manera esto representa el grado de éxito adaptativo de ellas a un determinado ecosistema.

El índice de Importancia Relativa Total evalúa estos dos aspectos, basándose fundamentalmente en la importancia relativa en peso y la amplitud de nicho espacial de cada especie.

Para analizar lo adecuado y resistente de este índice, la jerarquización de especies obtenida con éste, se comparó con las estimadas con otras medidas que determinan la importancia de especies. Así, se calculó el índice de Importancia Relativa -IRE- (Mulligan y Snelson, 1983), el índice de Importancia Biológica -IB- en peso y en número (Sanders, 1960), y la abundancia relativa porcentual en peso y en número.

Considerando las diez especies mas importantes con cada medida, se obtuvieron un total de 16 especies comunes (Tabla 12).

En esta tabla se puede observar que, independientemente del método que se escoja para evaluar la importancia, existe una gran coincidencia en el número y orden de las especies más importantes, con el índice de Importancia Relativa Total.

Una comparación más profunda de la eficiencia de cada método, se puede obtener a través de la evaluación del grado de asociación cualitativa y cuantitativa, que hay entre cada uno de ellos. Obviamente el que muestre mayor asociación con los otros, será el más resistente, pues esto es indicador de que considera en mayor proporción la información contenida en cada uno de los demás.

En este sentido, el grado cualitativo de asociación de las diez especies mas importantes estimadas con cada método (con base en el índice de Jaccard), muestra que los mayores valores de similitud (90%) se encuentran asociados con la medida planteada (IRT), además de que este índice presentó el promedio de similitudes (82%) mas alto, de todos los obtenidos con los diferentes métodos (Tabla 13).

En cuanto al grado cuantitativo de asociación, en la Tabla 13 también se señalan los coeficientes  $\tau$ , con su correspondiente nivel de significancia, producto de las correlaciones de rangos de Kendall, entre todos los valores de importancia obtenidos con cada uno de los métodos. El valor mas altos del coeficiente  $\tau$  (0.860), estuvo relacionado al índice propuesto, siendo el promedio de sus valores (0.706), sólo superado por el de Importancia Relativa (0.721).

Especie	IRT	IRE	IB peso	IB número	peso relativo†	número relativo‡
<i>B. chrysoura</i>	37.09 (1)	83.84 (2)	73 (2)	92 (3)	12.52 (1)	10.21 (3)
<i>A. mitchilli</i>	36.82 (2)	154.66 (1)	78 (1)	118 (1)	10.55 (3)	49.67 (1)
<i>C. melanopus</i>	25.72 (3)	58.49 (5)	59 (3)	45 (5)	11.31 (2)	8.29 (4)
<i>M. curema</i>	21.49 (4)	45.93 (6)	56 (5)	17 (9)	7.45 (6)	0.99 (10)
<i>O. beta</i>	19.71 (5)	34.79 (9)	58 (4)	6 (21)	8.02 (5)	0.37 (22)
<i>Oreochromis sp.</i>	19.00 (6)	26.29 (12)	34 (7)	11 (16)	10.48 (4)	0.54 (16)
<i>D. auratus</i>	11.63 (7)	66.27 (4)	32 (9)	49 (4)	3.88 (9)	2.67 (5)
<i>L. rhomboides</i>	11.17 (8)	38.76 (7)	33 (8)	36 (6)	4.54 (7)	2.27 (6)
<i>S. marina</i>	9.10 (9)	34.76 (10)	46 (6)	10 (18)	3.70 (10)	0.51 (18)
<i>M. martinica</i>	8.76 (10)	80.72 (3)	28 (11)	95 (2)	2.87 (13)	11.18 (2)
<i>A. felis</i>	8.00 (11)	18.92 (16)	19 (14)	11 (17)	4.08 (8)	0.94 (11)
<i>S. notata</i>	7.72 (12)	35.66 (8)	31 (10)	13 (14)	3.04 (11)	0.67 (14)
<i>G. hastatus</i>	5.65 (13)	30.47 (11)	27 (12)	20 (8)	2.91 (12)	1.16 (8)
<i>B. gunteri</i>	1.55 (17)	18.47 (17)	6 (16)	29 (7)	1.00 (16)	2.20 (7)
<i>A. hepsetus</i>	0.15 (34)	15.16 (21)		13 (15)	0.11 (35)	1.16 (9)
<i>E. melanopterus</i>	0.14 (35)	13.44 (22)		17 (10)	0.08 (37)	0.86 (12)

Tabla 12.- Valor de importancia relativa de cada especie de acuerdo con las medidas IRT (presente estudio), IRE (Mulligan y Snelson, 1983), IB (Sanders, 1960), abundancia relativa porcentual en peso y número. Se señalan los valores absolutos para cada especie y el orden jerárquico que les corresponde (valor entre paréntesis).

Indice	IRT	IRE	IB en peso	IB en número	peso relativo‡	número relativo‡	similitud promedio
IRT	1	90.00	90.00	70.00	90.00	70.00	82.0
IRE	0.792 <.0001	1	90.00	70.00	80.00	70.00	80.0
IB en peso	0.735 <.0001	0.674 <.0001	1	60.00	90.00	60.00	78.0
IB en número	0.436 0.0002	0.610 <.0001	0.356 0.0404	1	60.00	90.00	70.0
peso relativo‡	0.860 <.0001	0.710 <.0001	0.766 <.0001	0.404 0.0041	1	60.00	76.0
número relativo‡	0.705 <.0001	0.819 <.0001	0.546 <.0001	0.830 <.0001	0.598 <.0001	1	70.0
coeficiente $\tau$ promedio	0.706	0.721	0.615	0.527	0.668	0.699	

Tabla 13.- Porcentaje de similitud de las diez especies más importantes obtenidas con cada medida (por arriba de la diagonal de igualdad), y coeficientes  $\tau$  (superior) con su correspondiente nivel de significancia P (inferior), de las correlaciones entre los ordenes jerárquicos (por abajo de la diagonal de igualdad). Las especies más importantes y su orden de jerarquización fueron estimados a partir de las medidas IRT (presente estudio), IRE (Mulligan y Snelson, 1983), IB (Sanders, 1960), peso y número relativo.

Tomando en cuenta el análisis anterior, se pueden señalar dos aspectos importantes. El primero es que las medidas más comúnmente utilizadas por los ictiólogos, sobre todo en ecosistemas templados (Importancia Biológica e importancia relativa en número), presentan menor afinidad cuali y cuantitativa con las demás. En este mismo sentido, también se puede apreciar, que utilizar sólo el peso o número como medidas de importancia, puede resultar poco eficiente.

El segundo aspecto, es que la medida formulada y la de Importancia Relativa, se pueden considerar como las más adecuadas y resistentes, ya que reflejan de mejor manera el orden de importancia de las especies, por los menos bajo las condiciones en que se evaluaron.

## **D) CRITICA A LOS MÉTODOS UTILIZADOS:**

### **1. Importancia relativa en número:**

Para evaluar la importancia de las especies ícticas, la mayoría de estudios, particularmente los que abordan comunidades de ambientes frío-templados, se centran en el número de individuos (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985c). Este criterio puede conducir a algunos errores de subestimación de especies que presentan una biomasa importante, pero que su abundancia en número es relativamente baja; para tipificar este caso se citan dos estudios.

Horn y Allen (1985) determinan siete especies dominantes, las cuales representan más del 97% de la abundancia en número de toda la comunidad, pero éstas sólo representan el 35% de la biomasa total, relegando por lo menos 5 especies, las cuales si bien eran poco numerosas comprendían alrededor del 23% del peso total. Estas cinco especies representaron en conjunto cuatro veces el peso de otras cinco consideradas como dominantes.

Subrahmanyam (1985) considera por su abundancia numérica a siete especies dominantes, dejando por lo menos una fuera de esta categoría, la cual representó casi el 8% del peso total.

Ambos trabajos no consideran especies poco numerosas, que por su alta biomasa, definitivamente juegan un papel importante en el flujo de energía del sistema.

En este sentido, el análisis comparativo realizado entre los diferentes métodos, muestra que las menores similitudes (60%), estuvieron relacionadas con las medidas que consideran sólo el número de individuos, siendo los promedios de similitud más bajos (70%) los presentados por la Importancia Biológica y la importancia relativa en número (Tabla 13).

Es importante señalar, que las similitudes y coeficientes  $\tau$  más bajos de estas dos medidas, no fueron con que el índice de Importancia Relativa Total, a pesar de que este último no considera explícitamente el número de individuos (Tabla 13). Esta virtud del índice propuesto, se debe en parte a que el aumento en número de individuos de una población, implica un aumento en el peso de la misma. Este es el caso de *A. mitchilli*, que con los métodos que consideran número ocupó el primer lugar, mientras que con la Importancia Relativa Total tan sólo descendió al segundo.

Así, para el presente análisis se considera que la importancia en número, queda contenida en buena medida en la importancia en peso, la cual si es considerada por la formulación propuesta.

### **2. Importancia relativa en peso:**

Considerando lo anterior y que la cantidad de recursos que demanda la población de una especie, está relacionada directa y proporcionalmente con la biomasa que presenta ésta, resulta evidente centrar parte de la evaluación de su importancia en el peso que presenta.

Pero tomar en cuenta exclusivamente la importancia en peso también ha sido criticado, ya que considerar sólo el peso puede conducir a la sobreestimación de especies raras pero muy grandes (Sanders, 1960; Subrahmanyam y Coultas, 1980). De tal manera que una de estas especies

Tomando en cuenta el análisis anterior, se pueden señalar dos aspectos importantes. El primero es que las medidas más comúnmente utilizadas por los ictiólogos, sobre todo en ecosistemas templados (Importancia Biológica e importancia relativa en número), presentan menor afinidad cuali y cuantitativa con las demás. En este mismo sentido, también se puede apreciar, que utilizar sólo el peso o número como medidas de importancia, puede resultar poco eficiente.

El segundo aspecto, es que la medida formulada y la de Importancia Relativa, se pueden considerar como las más adecuadas y resistentes, ya que reflejan de mejor manera el orden de importancia de las especies, por los menos bajo las condiciones en que se evaluaron.

## **D) CRITICA A LOS MÉTODOS UTILIZADOS:**

### **1. Importancia relativa en número:**

Para evaluar la importancia de las especies ícticas, la mayoría de estudios, particularmente los que abordan comunidades de ambientes frío-templados, se centran en el número de individuos (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985c). Este criterio puede conducir a algunos errores de subestimación de especies que presentan una biomasa importante, pero que su abundancia en número es relativamente baja; para tipificar este caso se citan dos estudios.

Horn y Allen (1985) determinan siete especies dominantes, las cuales representan más del 97% de la abundancia en número de toda la comunidad, pero éstas sólo representan el 35% de la biomasa total, relegando por lo menos 5 especies, las cuales si bien eran poco numerosas comprendían alrededor del 23% del peso total. Estas cinco especies representaron en conjunto cuatro veces el peso de otras cinco consideradas como dominantes.

Subrahmanyam (1985) considera por su abundancia numérica a siete especies dominantes, dejando por lo menos una fuera de esta categoría, la cual representó casi el 8% del peso total.

Ambos trabajos no consideran especies poco numerosas, que por su alta biomasa, definitivamente juegan un papel importante en el flujo de energía del sistema.

En este sentido, el análisis comparativo realizado entre los diferentes métodos, muestra que las menores similitudes (60%), estuvieron relacionadas con las medidas que consideran sólo el número de individuos, siendo los promedios de similitud más bajos (70%) los presentados por la Importancia Biológica y la importancia relativa en número (Tabla 13).

Es importante señalar, que las similitudes y coeficientes  $\tau$  más bajos de estas dos medidas, no fueron con que el índice de Importancia Relativa Total, a pesar de que este último no considera explícitamente el número de individuos (Tabla 13). Esta virtud del índice propuesto, se debe en parte a que el aumento en número de individuos de una población, implica un aumento en el peso de la misma. Este es el caso de *A. mitchilli*, que con los métodos que consideran número ocupó el primer lugar, mientras que con la Importancia Relativa Total tan sólo descendió al segundo.

Así, para el presente análisis se considera que la importancia en número, queda contenida en buena medida en la importancia en peso, la cual si es considerada por la formulación propuesta.

### **2. Importancia relativa en peso:**

Considerando lo anterior y que la cantidad de recursos que demanda la población de una especie, está relacionada directa y proporcionalmente con la biomasa que presenta ésta, resulta evidente centrar parte de la evaluación de su importancia en el peso que presenta.

Pero tomar en cuenta exclusivamente la importancia en peso también ha sido criticado, ya que considerar sólo el peso puede conducir a la sobreestimación de especies raras pero muy grandes (Sanders, 1960; Subrahmanyam y Coultas, 1980). De tal manera que una de estas especies

presentes en una zona por un proceso azaroso, pueden dominar la importancia en peso de esa localidad, generando un sesgo en la interpretación de los resultados.

De hecho, en la Tabla 13 se puede apreciar que la importancia relativa en peso, presentó promedios de similitud (76%) y coeficiente  $\tau$  (0.668), relativamente bajos.

Debido a esto, es importante que en la determinación de las especies dominantes, no sólo se considere la importancia en peso, sino también algún otro criterio, que le reste importancia a las especies muy grandes, pero poco frecuentes.

### 3. Frecuencia de ocurrencia:

Evidentemente, las evaluaciones que consideran sólo el peso y/o número, resultan menos poderosas (Tabla 13). Para compensar estas deficiencias, algunos métodos consideran adicionalmente la frecuencia de ocurrencia de las especies, en las diferentes muestras colectadas.

Pero utilizar este criterio puede conducir una vez mas a la sobrestimación de algunas especies, pues con que un sólo organismo esté presente en una localidad determinada (hasta por un evento casuístico), le permite incrementar su porcentaje de frecuencia. Por ejemplo, si una especie presenta una abundancia de 10, 10, 10 y 10 individuos en cuatro localidades diferentes y otra especie de similar talla presenta 1, 10, 10 y 10 individuos en las mismas localidades, ambas especies tendrían un 100% de frecuencia y evidentemente la equitatividad en el uso del recurso espacio es mayor en la primera especie.

En este sentido, dentro del concepto de amplitud de nicho queda incluida la importancia por frecuencia y la equitatividad con la que se utiliza el recurso espacio, por lo que resulta mas objetivo utilizar un índice de este tipo. Así, en el ejemplo citado, la amplitud de nicho de la primera especie sería 1.386 y de la segunda 1.206.

Las ventajas de un índice de amplitud de nicho (el cual está incluido en la medida propuesta), se basan en que: 1) su valor aumenta con cada recurso-espacio utilizado, y 2) su valor aumenta con la equitatividad con que se utiliza cada recurso-espacio.

### 4. Evaluación en conjunto de mas de un criterio:

Además de la diversidad de criterios señalados, para evaluar la importancia de las especies, existe el problema de la evaluación en conjunto, cuando se considera más de uno.

En este sentido Sanders (1960) trata de evaluar en conjunto la abundancia y la frecuencia de las especies, a través de un método de jerarquización. Este método tiene la enorme ventaja de restarle importancia (cuando se utiliza la abundancia en peso), a aquellas especies que si bien son muy grandes, son raras o escasas.

El problema de este método jerarquizado, es que a las dos especies mas importantes en una colecta se les asignarían los valores de diez y nueve puntos respectivamente, aunque sus abundancias en peso o en número estén separados por mas de un orden de magnitud, lo que le puede restar poder de predicción. De hecho, el coeficiente  $\tau$  mas bajo (0.356), fue el que se dio entre los índices de Importancia Biológica, cuya única diferencia es considerar el número o peso de las especies. Además, los promedios mas bajos de las seis medidas analizadas, correspondieron a estos índices (0.527 y 0.616; Tabla 13).

En cuanto al método de Brown y Curtis (*In*: Krebs, 1985), ha existido una lamentable utilización de éste en los estudios de comunidades de animales acuáticos, a pesar de que fue planteado para evaluar plantas terrestres. Esto ha conducido a cometer algunos errores, por ejemplo, García-Cubas y Reguero (1990) lo utilizan, para evaluar las especies dominantes en una comunidad de

moluscos. Para obtener el valor de importancia relativa utilizan la suma de la abundancia relativa, densidad relativa y frecuencia porcentuales. Pero evaluar la densidad, es evaluar la abundancia dos veces, y particularmente en este estudio, el área de muestreo utilizada fue normalizada a 1 m<sup>2</sup>, por lo que la columna de valores de la abundancia relativa es exactamente igual a la columna de valores de densidad relativa.

Además, los métodos que se basan en suma de porcentajes, como el anterior y el de Importancia Relativa de Mulligan y Snelson (1983), presentan el problema de que cada criterio evaluado, tiene un intervalo de variabilidad diferente. Por ejemplo, es común que mas de una especie presente el 100% de frecuencia, pero rara vez una sola especie alcanza mas del 30% en número o peso relativo, por lo tanto si estos valores simplemente se suman, se estaría ponderando mas la frecuencia que el peso o el número.

Por último, existe la dificultad que en muchos trabajos se utiliza la abundancia en número y/o en peso y la frecuencia (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1982, 1985a, 1985b; Alvarez-Guillén *et al.*, 1985; Castro-Aguirre *et al.*, 1986; Alvarez-Rubio *et al.*, 1990), pero no se deja explícito de qué manera se conjunta la información de estos criterios, dejando en un tratamiento poco objetivo su evaluación. Esto puede dar como resultado la sobrevaloración de algún criterio, así en el estudio de las especies dominantes de la sonda de Campeche (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985d), se definen nueve especies dominantes, siendo dos de estas *Prionotus punctatus/bean* y *Diplectrum radiale*. La primera especie ocupó el 11° y 16° lugar en número y en peso respectivamente, pero ocupó el 4° lugar en frecuencia. *D. radiale* ocupó el 22° y 24° lugar en número y en peso respectivamente, pero el 5° en frecuencia. En este mismo trabajo, dos especies no fueron consideradas dentro de las dominantes, por sus bajos porcentajes de frecuencia, como es el caso de *Thachurus lathami* y *Cynoscion nothus*. Aunque estas especies ocupan el 17° y 18° lugar en frecuencia, *T. lathami* fue el 3° y 2° lugar en número y peso respectivamente, y *C. nothus* fue 4° tanto en número como en peso. Lo anterior indica que la frecuencia está muy ponderada, inclusive por arriba de la importancia en número y peso, que en términos de la bioenergética del sistema son mas importantes.

Por lo anterior el integrar la información de la importancia relativa en peso con la amplitud de nicho espacial, a través de una multiplicación, permite ponderar equitativamente y en la misma magnitud, ambos valores. De esta manera el índice propuesto integra de una manera mas equitativa los criterios de abundancia y frecuencia de cada una de las especies, permitiendo: 1) darle importancia a las especies cuyas poblaciones presentan mayor biomasa (debida al peso o número de individuos), 2) darle importancia a las especies con mayor frecuencia de captura, y 3) restarle importancia a las especies grandes pero raras.

## LA ABUNDANCIA Y SU RELACIÓN DIRECTA CON LAS VARIABLES AMBIENTALES

### A) LA ABUNDANCIA Y LAS VARIABLES AMBIENTALES:

#### 1. Intervalos de tolerancia de cada especie:

El valor mínimo, el valor máximo y la media, de cada una de las variables ambientales en los que fueron encontradas cada una de las especies, durante los muestreos con chinchorro playero, se muestran en la Tabla 14. Las especies se ordenan en esta tabla de acuerdo a su frecuencia de captura.

Especies	temperatura			salinidad			oxígeno disuelto			transparencia			transparencia †			profundidad		
	media	mínimo	máximo	media	mínimo	máximo	media	mínimo	máximo	media	mínimo	máximo	media	mínimo	máximo	media	mínimo	máximo
<i>A. mitchilli</i>	27.5	20.8	33.0	13.8	0.0	33.0	5.1	0.9	8.8	40.3	5.0	95.0	40.9	3.9	100	103	60	165
<i>M. martinica</i>	27.8	20.8	33.8	12.5	0.0	33.0	5.0	0.9	8.8	39.5	5.0	85.0	40.2	3.9	100	103	40	165
<i>B. chrysoura</i>	28.0	20.8	33.0	14.6	0.0	33.0	4.9	0.9	8.8	36.9	5.0	85.0	34.4	3.9	77.3	109	80	165
<i>D. auratus</i>	28.7	20.8	33.0	12.7	0.0	33.0	4.7	0.9	7.3	38.7	5.0	85.0	38.5	3.9	100	105	40	165
<i>C. melanopus</i>	27.9	20.8	32.0	13.9	0.0	33.0	4.2	0.9	6.8	35.8	10.0	85.0	35.2	7.7	77.3	105	80	165
<i>M. curema</i>	27.1	20.8	31.8	13.3	0.0	24.5	4.7	1.9	7.3	32.8	10.0	80.0	34.5	11.1	100	100	40	140
<i>L. rhomboides</i>	28.1	21.3	31.5	15.0	2.5	24.5	4.5	0.9	7.2	39.4	20.0	70.0	38.1	15.4	70.0	106	75	150
<i>S. notata</i>	27.7	21.3	32.0	12.2	0.5	23.0	5.1	1.9	8.8	45.5	18.0	80.0	47.5	12.1	100	105	40	165
<i>S. marina</i>	27.6	21.5	31.8	13.0	0.0	23.5	5.6	2.1	8.8	43.6	10.0	95.0	43.1	12.1	100	107	60	165
<i>O. beta</i>	27.1	20.8	32.0	15.2	3.0	24.5	5.4	3.4	7.3	37.2	15.0	70.0	37.4	16.7	100	102	70	135
<i>G. hastatus</i>	28.5	22.5	32.0	13.9	0.5	24.5	4.0	0.9	7.0	36.6	20.0	60.0	35.5	12.1	65.2	107	80	165
<i>M. beryllina</i>	27.1	21.3	31.8	15.3	2.5	23.0	5.4	2.5	9.5	39.9	18.0	70.0	42.9	15.4	100	104	40	130
<i>Micropogonias sp.</i>	27.4	23.0	31.0	16.3	6.0	24.5	4.8	3.7	6.8	41.3	20.0	60.0	40.2	22.2	65.2	105	80	150
<i>C. spilopterus</i>	29.3	24.5	32.0	12.7	0.5	25.5	4.1	2.5	5.9	34.2	10.0	60.0	29.2	7.7	56.3	122	80	165
<i>Oreochromis sp.</i>	25.9	20.8	31.5	10.2	3.0	15.5	6.1	4.6	8.8	42.9	10.0	70.0	41.3	15.4	65.2	103	60	135
<i>C. undecimalis</i>	27.3	20.8	31.5	12.1	0.0	23.5	5.1	3.4	7.2	39.7	17.0	70.0	41.6	19.3	100	99	70	135
<i>B. gunteri</i>	28.5	24.5	31.8	21.0	10.0	24.5	5.0	3.4	7.2	28.0	10.0	50.0	32.2	7.7	83.3	96	40	130
<i>A. felis</i>	28.5	25.5	29.8	12.5	3.0	24.5	5.2	3.4	7.3	41.0	20.0	70.0	39.4	18.2	66.7	107	75	130
<i>H. unifasciatus</i>	30.6	25.3	33.8	8.9	0.0	19.5	5.0	3.2	6.9	53.5	20.0	95.0	45.7	14.3	79.2	120	80	150
<i>A. hepsetus</i>	27.9	20.8	31.5	18.3	0.5	33.0	4.9	2.1	6.8	43.7	10.0	85.0	42.5	7.7	100	111	70	165
<i>E. melanopterus</i>	29.4	25.3	31.5	13.3	0.5	23.0	5.2	3.7	7.2	43.9	20.0	70.0	36.8	12.1	63.6	124	110	165
<i>D. petenense</i>	26.6	21.3	31.2	9.5	0.0	23.5	5.4	3.6	8.1	26.3	10.0	45.0	26.1	15.4	52.3	103	65	135
<i>F. grandis</i>	26.7	22.5	31.5	15.8	8.0	23.5	6.5	4.2	9.5	41.9	20.0	70.0	40.4	16.7	65.2	105	60	130
<i>C. edentulus</i>	27.8	21.5	31.8	13.9	7.0	22.0	6.4	4.1	9.5	37.6	10.0	70.0	40.3	15.4	66.7	93	40	130
<i>E. lyricus</i>	27.3	22.5	29.0	19.4	11.0	24.5	5.3	2.1	8.8	46.4	30.0	70.0	38.0	23.1	53.9	121	90	135
<i>G. boleosoma</i>	25.9	22.5	31.5	16.9	10.0	21.5	4.9	2.1	8.8	40.7	20.0	70.0	35.2	16.7	53.9	116	80	130
<i>D. cepedianum</i>	28.2	23.2	31.5	10.4	0.5	18.0	4.9	3.4	7.3	35.8	20.0	70.0	32.9	12.1	66.7	118	75	165
<i>S. timucú</i>	27.3	22.0	31.8	12.6	3.0	23.0	4.8	2.5	6.4	43.0	30.0	70.0	47.4	23.1	100	101	70	130
<i>C. hippos</i>	30.8	28.5	33.0	5.3	0.0	15.5	6.6	5.9	7.3	53.3	20.0	70.0	42.5	14.3	63.6	129	110	150
<i>A. probatocephalus</i>	29.5	24.0	31.5	14.6	2.5	24.5	4.3	1.9	5.9	41.7	20.0	70.0	38.5	15.4	63.6	112	80	150
<i>O. chrysoptera</i>	29.4	27.5	31.5	18.0	7.0	23.5	5.6	2.1	7.2	40.0	20.0	70.0	40.1	22.2	66.7	105	75	130
<i>S. scovelli</i>	27.8	21.3	31.5	13.6	0.0	22.0	4.4	0.9	8.8	36.1	18.0	70.0	34.8	12.1	66.7	108	75	165
<i>P. mexicana</i>	23.8	21.3	28.5	13.1	6.0	16.0	7.1	5.4	8.8	50.0	30.0	70.0	46.8	23.1	65.2	108	80	130
<i>B. patronus</i>	28.0	24.5	31.8	21.6	20.0	23.0	5.3	3.8	6.8	28.3	18.0	45.0	33.0	22.2	45.0	90	40	120

continuación tabla 14.

<i>C. arenarius</i>	29.4	28.5	30.5	5.3	1.5	8.5	7.3	7.3	7.3	45.0	5.0	70.0	36.7	3.9	54.6	125	110	130
<i>D. maculatus</i>	26.0	22.5	30.3	10.6	0.0	16.0	6.6	4.4	8.8	48.8	25.0	70.0	43.6	31.3	53.9	106	80	135
<i>E. saurus</i>	30.5	29.0	31.5	12.8	11.0	15.5	4.5	3.7	5.9	48.3	30.0	70.0	49.1	27.3	63.6	100	80	110
<i>S. nephelus</i>	30.5	28.5	32.0	11.3	0.0	23.0	4.2	3.4	5.9	35.0	20.0	45.0	29.8	15.4	37.5	120	110	130
<i>B. soporator</i>	29.8	29.0	32.0	14.7	10.0	23.0	5.3	3.4	8.5	33.3	30.0	40.0	29.6	25.0	36.4	113	110	120
<i>A. lineatus</i>	27.3	24.0	30.0	10.2	8.0	12.0	2.8	1.7	4.1	38.3	30.0	45.0	37.3	27.3	50.0	106	80	130
<i>E. pisonis</i>	23.4	22.5	25.3	17.0	15.5	19.5	6.7	4.7	8.8	50.0	30.0	70.0	44.3	37.5	53.9	110	80	130
<i>G. bosci</i>	25.8	22.5	30.0	13.5	4.0	20.0	6.0	2.6	7.5	50.0	30.0	70.0	44.3	37.5	53.9	110	80	130
<i>M. cephalus</i>	30.3	29.5	31.0	9.5	7.0	12.0	3.7	3.7	3.7	47.5	45.0	50.0	61.5	56.3	66.7	77	75	80
<i>B. ronchus</i>	29.5	27.0	32.0	14.3	5.5	23.0	5.1	3.4	6.8	45.0	30.0	60.0	36.7	27.3	46.2	120	110	130
<i>B. marinus</i>	29.0	29.0	29.0	9.8	8.5	11.0	3.7	3.7	3.7	37.5	30.0	45.0	30.4	27.3	34.6	120	110	130
<i>C. paralellus</i>	29.3	28.0	30.0	24.3	24.0	25.0	4.6	3.7	5.1	22.5	15.0	30.0	26.0	18.8	33.3	85	80	90
<i>T. lepturus</i>	25.1	21.0	30.0	11.4	8.0	14.5	---	---	---	37.5	30.0	45.0	28.9	23.1	34.6	130	130	130
<i>S. vomer</i>	22.3	21.0	23.5	14.6	14.0	15.0	---	---	---	37.5	30.0	45.0	37.7	23.1	52.3	108	86	130
<i>C. nebulosus</i>	25.0	21.0	29.0	17.9	14.0	23.0	3.8	3.4	4.2	37.5	30.0	45.0	30.3	23.1	37.5	125	120	130
<i>D. rhombeus</i>	30.5	29.0	32.5	8.3	5.0	12.0	3.6	3.4	4.1	45.0	30.0	60.0	36.7	27.3	46.2	120	110	130
<i>P. cromis</i>	28.8	28.5	29.0	21.5	20.0	23.0	3.8	3.4	4.2	45.0	45.0	45.0	37.5	37.5	37.5	120	120	120
<i>G. dormitor</i>	30.3	30.0	30.5	0.0	0.0	0.0	4.4	4.4	4.4	25.0	25.0	25.0	31.3	31.3	31.3	80	80	80
<i>L. xanthurus</i>	27.5	27.0	28.0	21.0	20.0	22.0	2.1	1.7	2.5	30.0	30.0	30.0	23.1	23.1	23.1	130	130	130
<i>O. gomesii</i>	29.0	28.0	30.0	8.5	8.0	9.0	---	---	---	45.0	45.0	45.0	34.6	34.6	34.6	130	130	130
<i>M. punctatus</i>	21.3	21.0	21.5	14.3	14.0	14.5	---	---	---	30.0	30.0	30.0	23.1	23.1	23.1	130	130	130
<i>E. plumieri</i>	31.0	31.0	31.0	10.0	10.0	10.0	0.9	0.9	0.9	40.0	40.0	40.0	40.0	40.0	40.0	100	100	100
<i>S. plagiusa</i>	24.5	24.5	24.5	20.0	20.0	20.0	---	---	---	20.0	20.0	20.0	22.2	22.2	22.2	90	90	90
<i>E. smaragthus</i>	30.8	30.5	31.0	0.5	0.0	1.0	---	---	---	20.0	20.0	20.0	12.1	12.1	12.1	165	165	165
<i>C. faber</i>	28.8	28.5	29.0	11.0	11.0	11.0	---	---	---	70.0	70.0	70.0	51.9	51.9	51.9	135	135	135
<i>E. argenteus</i>	22.5	22.0	23.0	15.5	15.0	16.0	8.8	8.1	9.5	70.0	70.0	70.0	53.9	53.9	53.9	130	130	130
<i>Bairdiella sp.</i>	22.5	22.0	23.0	15.5	15.0	16.0	8.8	8.1	9.5	70.0	70.0	70.0	53.9	53.9	53.9	130	130	130
<i>A. mexicanus</i>	30.3	30.0	30.5	0.0	0.0	0.0	4.4	4.4	4.4	25.0	25.0	25.0	31.3	31.3	31.3	80	80	80
<i>S. louisianae</i>	29.5	29.5	29.5	7.0	7.0	7.0	---	---	---	50.0	50.0	50.0	66.7	66.7	66.7	75	75	75
<i>Mycteroperca sp.</i>	25.3	25.0	25.5	19.5	19.0	20.0	4.7	2.6	6.8	50.0	50.0	50.0	41.7	41.7	41.7	120	120	120
<i>Anchovia sp.</i>	28.8	27.5	30.0	20.5	20.0	21.0	3.4	2.5	4.2	20.0	20.0	20.0	18.2	18.2	18.2	110	110	110
<i>P. croco</i>	28.5	28.5	28.5	6.0	6.0	6.0	---	---	---	60.0	60.0	60.0	54.6	54.6	54.6	110	110	110

Tabla 14.- Media, valores mínimos y máximos, de la temperatura (°C), salinidad (‰), oxígeno disuelto (mg/L), transparencia (cm), transparencia % y profundidad (cm), a los que fue capturada cada especie.

Considerando para el presente y restantes análisis, las 33 primeras especies (que fueron aquellas que se registraron en mas de 5 de los 72 muestreos), se puede observar que éstas se encuentran en casi todo el intervalo de variabilidad de las condiciones ambientales registradas en el sistema (Tablas 1 y 14). Las restantes 33 especies, se presentaron en menos de 5 de los 72 muestreos realizados, por lo que no se juzga conveniente hacer generalizaciones sobre los intervalos de las condiciones ambientales bajo los cuales fueron capturadas.

## 2. Correlaciones simples:

La abundancia en número y en peso, tanto la total (todas las especies) como la de cada especie, se correlacionaron de manera individual con cada uno de las variables ambientales. Así, de las 14 correlaciones desarrolladas con abundancia total (2 variables de abundancia por 7 variables ambientales), 13 no fueron significativas ( $P>0.2$ ). Sólo la correlación entre la abundancia en número y la profundidad fue significativa ( $r=0.202$ ,  $R^2=4.09\%$ ,  $P=0.0884$ ).

Con las abundancias de cada una de las 33 especies mas frecuentes (de acuerdo a la Tabla 14), se realizaron 14 correlaciones simples (2 variables de abundancia por 7 variables ambientales). De esta manera se desarrollaron un total de 462 análisis univariados, de los cuales sólo 72 correlaciones fueron significativas a  $P<0.1$  (32 con abundancia en número y 40 con abundancia en peso) y 42 a  $P<0.05$  (18 con número y 24 con peso).

Los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) con su correspondiente nivel de significancia ( $P$ ), de todas las correlaciones significativas, se muestran en la Tabla 15. En la misma tabla se puede apreciar que el coeficiente de determinación simple más alto fue de 14.26% y el más bajo fue de 3.84%.

De las 33 especies analizadas, 22 presentaron al menos una correlación significativa a  $P<0.1$  y sólo 18 a un nivel  $P<0.05$  (Tabla 15); las restantes 11 especies no mostraron ninguna correlación significativa ( $P>0.1$ ). Es importante aclarar, que algunas de las 33 especies menos frecuentes, también mostraron correlaciones significativas entre la abundancia y las variables ambientales, pero estas no se analizan debido a sus bajas frecuencias, lo cual puede conducir a un sesgo estadístico.

Las variables ambientales que con mayor frecuencia mostraron correlación con la abundancia de cada especie, fueron la precipitación y profundidad, seguidas por la temperatura y salinidad. La transparencia, oxígeno disuelto y transparencia %, raras veces se correlacionaron con las variables de abundancia (Tabla 15).

## 3. Correlaciones múltiples:

Para considerar el efecto en conjunto de las variables ambientales sobre la abundancia, se desarrollaron correlaciones múltiples. Para escoger las variables ambientales que presentaran un mejor ajuste, se aplicó el método de selección de variables paso a paso ("Stepwise Procedure"). La abundancia total no presentó correlaciones significativas con ningún conjunto de variables ambientales, ni en número ni en peso ( $P>0.1$ ).

Con la abundancia de cada especie, se desarrollaron 66 correlaciones múltiples (2 variables de abundancia por 33 especies). De este total de correlaciones, 35 fueron significativas a  $P<0.1$  (20 con abundancia en número y 15 con abundancia en peso) y sólo 28 fueron significativas a  $P<0.05$  (16 con abundancia en número y 12 con abundancia en peso), las cuales se presentan en la Tabla 16. En esta tabla se puede apreciar que el coeficiente de determinación múltiple más alto fue de 25.34% y el más bajo fue de 8.44%.

Especies	tipo de temperatura		salinidad		oxígeno		transparencia		transparencia %		profundidad		precipitación		
	abundancia	R <sup>2</sup> (%) P													
A. mitchilli	número	--	--	--	--	--	--	--	--	--	4.93	.061	--	--	
A. mitchilli	peso	7.73*	.019	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
M. martinica	número	--	--	4.86*	.063	--	--	--	--	--	--	--	4.50	.074	
M. martinica	peso	--	--	6.62*	.029	--	--	--	3.98*	.093	--	--	7.21	.023	
B. chrysoura	número	--	--	--	--	--	--	--	--	--	10.82	.005	--	--	
B. chrysoura	peso	--	--	--	--	--	--	--	8.32*	.014	13.41	.002	--	--	
D. auratus	número	6.47	.032	7.81*	.018	--	--	--	--	--	--	--	11.11	.004	
D. auratus	peso	9.24	.010	3.89*	.097	--	--	--	--	--	--	--	7.11	.024	
C. melanopus	número	--	--	--	--	7.40*	.049	--	--	--	--	--	--	--	
C. melanopus	peso	--	--	--	--	14.26*	.005	--	--	--	--	--	--	--	
M. curema	número	--	--	--	--	--	--	4.77*	.065	--	--	--	--	--	
M. curema	peso	--	--	--	--	--	--	4.69*	.068	--	--	--	--	--	
S. notata	peso	--	--	--	--	--	--	5.35	.051	5.19	.054	--	--	--	
S. marina	peso	--	--	--	--	--	--	--	--	--	5.48	.048	--	--	
G. hastatus	peso	--	--	3.85	.099	8.04*	.040	--	--	--	--	--	--	--	
M. beryllina	número	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	7.32*	.022	
C. spiloferus	número	4.41	.079	--	--	--	--	--	--	--	8.73	.012	--	--	
C. spiloferus	peso	6.07	.038	--	--	--	--	--	4.96*	.060	9.63	.008	--	--	
B. gunteri	número	--	--	8.04	.016	--	--	4.60*	.070	4.06*	.090	--	13.13*	.002	
B. gunteri	peso	--	--	4.96	.060	--	--	--	--	--	--	--	4.47*	.075	
H. unifasciatus	número	10.61	.006	--	--	--	--	4.55	.072	--	--	--	11.35	.004	
H. unifasciatus	peso	10.10	.007	--	--	--	--	7.52	.020	--	4.64	.069	11.28	.004	
A. hepsetus	número	--	--	5.55	.046	--	--	--	--	--	--	--	3.84*	.099	
A. hepsetus	peso	--	--	4.70	.067	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
E. melanopterus	número	--	--	--	--	--	--	--	--	--	4.91	.061	--	--	
E. melanopterus	peso	--	--	--	--	--	--	--	--	--	6.17	.035	--	--	
D. petenense	peso	--	--	6.17*	.036	--	--	--	--	--	--	--	4.36	.078	
C. edentulus	peso	--	--	--	--	--	--	--	--	--	4.81*	.064	--	--	
E. lyricus	número	--	--	4.35	.079	--	--	--	--	--	4.80	.064	--	--	
E. lyricus	peso	--	--	--	--	--	--	--	--	--	6.05	.037	--	--	
G. boleosoma	número	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	6.42*	.032	
G. boleosoma	peso	--	--	--	--	6.11*	.074	--	--	--	--	--	6.49*	.031	
C. hippos	número	5.89	.041	11.34*	.004	6.34	.069	--	--	--	8.33	.014	12.75	.002	
C. hippos	peso	4.57	.073	5.76*	.042	5.58	.088	5.78	.042	--	6.41	.032	6.56	.030	
P. mexicana	número	10.66*	.006	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
P. mexicana	peso	12.56*	.002	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
S. scovelli	peso	--	--	--	--	--	--	--	--	--	4.23	.083	--	--	
Total a P<0.05			9		7		3		2		1		9		11
Total a P<0.10			11		13		6		7		5		15		15

Tabla 15.- Valores de R<sup>2</sup> y su nivel (P), producto de correlaciones simples significativas entre la abundancia de las especies (en número y peso) y los factores ambientales. Niveles de P>0.1, se señalan con guiones ("--"). Las correlaciones negativas se señalan con asterisco.

Especies	abundancia	variables ambientales	R <sup>2</sup> (%)	P
<i>A. mitchilli</i>	peso	Tem. (-), Pre. (+), Tra. (+) y Trp. (-)	17.96	0.010
<i>M. martinica</i>	número	Pre. (+) y Trp. (-)	9.34	0.036
<i>M. martinica</i>	peso	Pre. (+), Tem. (-) y Trp. (-)	21.55	0.001
<i>B. chrysoura</i>	número	Trp. (-), Tra. (+) y Sal. (+)	17.09	0.006
<i>B. chrysoura</i>	peso	Trp. (-) y Tra. (+)	18.83	0.001
<i>D. auratus</i>	número	Pre. (+), Pro. (-) y Trp. (-)	19.11	0.003
<i>D. auratus</i>	peso	Pre. (+), Pro. (-) y Tem. (+)	16.54	0.007
<i>L. rhomboides</i>	número	Pre. (-), Trp. (-), Tra. (+) y Tem. (+)	13.38	0.047
<i>M. beryllina</i>	número	Pro. (+) y Pre. (-)	11.95	0.013
<i>M. beryllina</i>	peso	Pre. (-) y Pro. (+)	8.76	0.044
<i>C. spilopterus</i>	número	Pro. (+), Tra. (-) y Tem. (+)	12.79	0.026
<i>C. spilopterus</i>	peso	Pro. (+) y Tem. (+)	12.56	0.010
<i>Oreochromis sp.</i>	número	Pro. (+) y Tem. (-)	9.14	0.039
<i>Oreochromis sp.</i>	peso	Tem. (-), Pre. (+), Tra. (+), Trp. (-) y Pro. (-)	16.11	0.040
<i>B. gunteri</i>	número	Pre. (-), Tem. (+), Pro. (+), Trp. (+) y Tra. (-)	25.34	0.002
<i>H. unifasciatus</i>	número	Pre. (+), Tem. (+) y Trp. (+)	17.50	0.005
<i>H. unifasciatus</i>	peso	Tra. (+), Pre. (+) y Tem. (+)	19.45	0.002
<i>A. hepsetus</i>	número	Sal. (+), Pro. (+), Tra. (-) y Trp. (+)	13.34	0.048
<i>A. hepsetus</i>	peso	Sal. (+), Pro. (+) y Tem. (+)	11.00	0.049
<i>E. lyricus</i>	número	Tra. (+), Trp. (-) y Pre. (-)	16.07	0.008
<i>E. lyricus</i>	peso	Tra. (+), Trp. (-) y Pre. (-)	15.60	0.010
<i>G. boleosoma</i>	número	Pre. (-), Tra. (+) y Trp. (-)	17.04	0.006
<i>G. boleosoma</i>	peso	Pre. (-) y Pro. (+)	14.51	0.005
<i>C. hippos</i>	número	Tra. (+), Sal. (-) y Trp. (-)	13.44	0.021
<i>C. hippos</i>	peso	Sal. (-), Tra. (+), Trp. (-) y Pro. (-)	15.32	0.025
<i>O. chrysoptera</i>	número	Pre. (-) y Tem. (+)	8.44	0.049
<i>P. mexicana</i>	número	Tem. (-), Tra. (+) y Trp. (-)	16.00	0.008
<i>P. mexicana</i>	peso	Tem. (-), Tra. (+) y Trp. (-)	17.52	0.005

Tabla 16.- Valores de R<sup>2</sup> y su nivel (P), producto de correlaciones múltiples significativas (P<0.05) entre la abundancia de las especies (en número y peso) y grupos de variables ambientales, indicándose entre paréntesis el sentido de la relación. Temperatura (Tem.), salinidad (sal.), transparencia (Tra.), transparencia % (Trp.), profundidad (Pro.) y precipitación (Pre.).

De las 33 especies analizadas, 20 presentaron al menos una correlación significativa a P<0.1 y sólo 16 a un nivel de P<0.05 (Tabla 16). Las restantes 13 especies no mostraron ninguna correlación significativa (P>0.1).

Las variables ambientales que con mayor frecuencia se encontraron asociadas en las correlaciones múltiples, fueron la precipitación y la transparencia %, seguidas por la temperatura y transparencia. La profundidad y salinidad se correlacionaron con poca frecuencia con la abundancia de las especies, en este análisis múltiple (Tabla 16)

La frecuencia de correlaciones simples significativas (P<0.05) en porcentaje (%) y las máximas asociaciones encontradas (R<sup>2</sup> simples y múltiples), entre la abundancia (total y por especies) y variables ambientales, se presentan en la Tabla 17. En la tabla también se comparan los resultados del presente estudio con los de otros trabajos.

Abundancia analizada	autores	correlaciones		
		t	R <sup>2</sup> (%)	R <sup>3</sup> (%)
Total	Presente estudio	0.0	---	---
Total	Subrahmanyam y Coultas (1980)	33.3	18.5	20.0
Total	Subrahmanyam (1985)	50.0	26.0	30.3
Total	Horn y Allen (1985)	--	41.0	--
Por especie	Presente estudio	9.1	14.3	25.3
Por especie	Subrahmanyam y Coultas (1980)	41.7	28.1	35.0
Por especie	Horn y Allen (1985)	18.8	38.4	--
Por especie	Ross y Epperly (1985)	32.9	68.9	--
Por especie	Livingston (1985)	--	--	55.0
Por especie	Yoshiyama et al. (1982)	--	--	57.0

**Tabla 17.-** Porcentaje de correlaciones (simples y múltiples) significativas a  $P < 0.05$  (%) y máxima asociación encontrada ( $R^2$ ), entre la abundancia de peces y variables ambientales. Se consideran abundancia total y la individual de especies dominantes, de diferentes estudios. En la columna (%) se consideran sólo los análisis simples por la dificultad de obtener esta información de los estudios que aplican correlaciones múltiples.

## B) LA IMPORTANCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES:

### 1. Los factores ambientales comúnmente considerados:

Se ha dado por un hecho que las condiciones físico-químicas de los estuarios tienen una influencia directa sobre la abundancia de los organismos. Así, en el estudio de las comunidades de peces estuarinos, muchas de estas condiciones se han considerado como importantes, en la determinación de la abundancia de peces (De Sylva, 1975; Blabber, 1985).

En este sentido, la salinidad y/o temperatura han sido consideradas por muchos autores, como los factores más importantes (McHugh, 1967; Adams, 1976; Hoff e Ibarra, 1977; Ogren y Brusher, 1977; Yoshiyama *et al.*, 1982; Horn y Allen, 1985; Musick *et al.*, 1985; Ross y Epperly, 1985; Subrahmanyam, 1985; y Weinstein, 1985).

También han sido considerados como factores importantes, la profundidad y características del sustrato (Oviatt y Nixon, 1973; Kushlan, 1976; Ogren y Brusher, 1977; Yoshiyama *et al.*, 1982; Ross y Epperly, 1985; Weinstein, 1985), y el oxígeno y la transparencia (Livingston *et al.*, 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Stoner, 1991),

Además, las lluvias y/o su influencia sobre la descarga de los ríos y el correspondiente aumento de los nutrimentos, han sido señalados como un factor importante en la determinación de abundancia de peces (Sutcliffe, 1972; Nordlie y Kelso, 1975; Livingston *et al.*, 1976; Amezcua-Linares y Yáñez-Arancibia, 1980; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1982; 1985b; Stoner, 1986).

De esta manera, las variables ambientales consideradas en el presente trabajo corresponden a aquellas mas comúnmente analizadas en estudios de este tipo.

### 2. Límites de tolerancia y adaptación de las especies:

Tomando en cuenta que la salinidad fue la condición que mas varió dentro del sistema (Tabla 1), en la Tabla 14 se puede observar que prácticamente todas las especies presentan una fuerte condición eurihalina. Sólo *B. gunteri* (que presentó una condición ligeramente estenohalina) y *Oreochromis sp.* (que presentó una condición mas dulceacuicola, no capturándose a salinidades mayores a 16‰), escapan de esta generalización. La tolerancia a la variación de este factor, se

debe a que muchas especies de peces estuarinos presentan modificaciones fisiológicas y morfológicas que les permiten adaptarse a diferentes salinidades (Holliday, 1973).

Con respecto a la transparencia (el segundo factor mas variable, Tabla 1), las especies se presentaron en casi todo el intervalo de variación de ésta (Tabla 14), lo cual puede ser posible debido a las adaptaciones fisiológicas que presentan los peces y que son ampliamente discutidas por Wilber (1973). También el oxígeno, debido a que no presentó una fuerte variación en la laguna de Pueblo Viejo (Tabla 1), es difícil que afecte a los peces, ya que los límites letales para la mayoría de estos están por debajo de los 2 mg/l y muchas especies pueden soportar aún concentraciones menores (Vernberg, 1973).

Dado que en la Laguna de Pueblo Viejo la temperatura fue la condición que menor variabilidad presentó (Tabla 1), la mayoría de las especies se capturaron en casi todo el intervalo de variación de ésta, además del hecho de que las especies estuarinas se caracterizan por ser euritérmicas (Kinne, 1973; Brett, 1973).

Así, la mayoría de las especies se presentaron en la mayor parte de los intervalos de variación que presentó cada una de las condiciones ambientales evaluadas (Tabla 14). Debido a esto, se puede considerar que los valores extremos alcanzados por los factores ambientales evaluados en la Laguna de Pueblo Viejo, no parecen condicionar fuertemente la presencia de las especies, por lo que difícilmente pueden actuar como factores limitantes.

### 3. Frecuencia y grado de asociación entre la abundancia y las variables ambientales:

En el presente estudio, de las correlaciones simples entre la abundancia total y cada uno de las variables ambientales, sólo el 7.14% fueron significativas a  $P < 0.1$  y ninguna a  $P < 0.05$ . De las correlaciones con la abundancia de cada especie, sólo el 15.58% fueron significativas a  $P < 0.1$  y el 9.09% a  $P < 0.05$ . Considerando las correlaciones múltiples, ningún conjunto de variables ambientales se correlacionaron significativamente con la abundancia total ( $P > 0.1$ ), y con la abundancia de cada especie, únicamente el 53% fueron significativas a  $P < 0.1$  y el 42.42% a  $P < 0.05$  (Tabla 16).

La baja frecuencia con la que se presentaron las correlaciones significativas, tanto simples como múltiples, puede indicar en parte, que en la Laguna de Pueblo Viejo, en raras ocasiones existe una asociación directa entre los parámetros ambientales y la abundancia de las especies.

Además de esta baja frecuencia, cuando existe una correlación significativa, el grado de asociación que ésta muestra también es bajo (indicado por los valores de  $R^2$ ). En el caso de las correlaciones simples, con la abundancia total el máximo valor alcanzado por  $R^2$  fue de 4.1% y con la abundancia de cada especie fue de 14.26% (Tablas 15 y 17). En el caso de las correlaciones múltiples con la abundancia de cada especie el mayor valor alcanzado por  $R^2$  fue de 25.34% (Tablas 16 y 17).

De acuerdo con estos valores de  $R^2$ , se puede señalar que en la Laguna de Pueblo Viejo los factores ambientales (individualmente o en conjunto) explican como máximo el 25% de la variabilidad de la abundancia de peces.

Similares resultados se reportan en otros estudios, ya que a pesar de que se han encontrado relaciones entre algunos factores ambientales y el incremento de la abundancia de peces, muy pocas veces existe una correlación significativa, como en el caso de la temperatura (Day *et al.*, 1973; Livingston *et al.* 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Subrahmanyam, 1985) y de otros parámetros ambientales (Rozas y Hackney, 1984; Stoner, 1986).

Así, la baja frecuencia de correlaciones significativas y el poco grado de asociación ( $R^2$ ) entre la abundancia de peces y los factores ambientales, es un fenómeno que también se puede apreciar en muchos estudios realizados a diferentes latitudes (Tabla 17).

#### 4. Variables con mayor grado de asociación:

En cuanto a las variables de abundancia, en el presente estudio tanto el número como el peso presentaron aproximadamente la misma frecuencia de correlación, lo cual también se aprecia en los estudios efectuados por Subrahmanyam y Coultas (1980), Horn y Allen (1985) y Subrahmanyam (1985), donde se toman en cuenta ambos tipos de abundancia. En este sentido, se puede considerar para futuros análisis, que el empleo de una de otra, no repercutirá marcadamente en la interpretación biológica de la información, por lo menos al nivel de correlaciones estadísticas.

En relación con las variables ambientales, en la laguna de Pueblo Viejo la precipitación fue la que con mayor frecuencia se asoció con la abundancia de peces (Tabla 15). En este sentido Stoner (1986) señala que en estuarios tropicales, donde la variabilidad de la temperatura y de la radiación solar no es muy grande, la estacionalidad de las lluvias y la transparencia parecen jugar un papel muy importante. Contrariamente a esto, en estuarios templados con una fuerte oscilación en la temperatura, esta variable es la que con mayor frecuencia se encuentra asociada a la abundancia de peces (Adams, 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Yoshiyama *et al.*, 1982; Horn y Allen, 1985; Subrahmanyam, 1985).

Es importante señalar que otras variables que se correlacionaron con la abundancia, como la profundidad, transparencia y transparencia %, también están influenciadas por el régimen de precipitación que existe en el área de estudio, como se señaló en el análisis del comportamiento ambiental del sistema.

### **C) LA INCONSISTENCIA EN EL USO DE CORRELACIÓN ESTADÍSTICA:**

Una forma de evaluar el grado de asociación entre la abundancia y las variables ambientales, es la técnica de correlación (Sokal y Rohlf, 1981) y aunque los estudios de peces que desarrollan este análisis eran poco frecuentes (Yoshiyama *et al.*, 1982), desde la década de los 80 ha sido utilizado con mayor frecuencia.

En este sentido, la falta de correlación entre estas variables ha conducido a pensar que los factores ambientales abióticos, tienen poca incidencia sobre las poblaciones de peces de diferentes ecosistemas estuarinos (Subrahmanyam, 1985; Felley, 1989).

Por un lado, esto puede deberse a la enorme adaptabilidad de las especies que habitan estos ambientes, pero por otro, la falta de correlación puede deberse a las características de las variables y del modelo empleados, lo cual puede llevar a una falsa interpretación ecológica.

Con el fin de aportar elementos de juicio al respecto, a continuación se plantean una serie de consideraciones, con las que se espera contribuir a dar una visión más objetiva del peso de cada uno de los aspectos señalados.

#### 1. Adaptabilidad de las especies:

Si bien, los sistemas estuarinos son caracterizados por condiciones ambientales que cambian constantemente, también son caracterizados por especies que están adaptadas a estas condiciones (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Subrahmanyam, 1985; Livingston, 1984b, 1985). Así, estas especies presentan adaptaciones conductuales, fisiológicas y morfológicas que les permiten

resistir cambios de salinidad (Holliday, 1973), temperatura (Kinne, 1973; Brett, 1973), oxígeno (Vernberg, 1973) y transparencia (Wilber, 1973).

Dadas estas características de las especies, es difícil que existan correlaciones entre la abundancia y las variables ambientales, pues los límites de tolerancia de las especies regularmente exceden a los valores extremos alcanzados por estas variables, como sucede en la laguna de Pueblo Viejo. Sólo cuando la falta de correlación se debe a esta adaptación de las especies, se puede considerar realmente que las condiciones ambientales no determinan, por lo menos directamente, la abundancia de peces.

## 2. Características de las variables:

Las características de las variables utilizadas en un análisis de correlación, pueden influir en el resultado de la misma. Así, cuando se efectúa el análisis de la abundancia por especie, el grado de asociación ( $R^2$ ) entre ésta y los factores ambientales, resulta mayor que cuando se considera la abundancia de las especies en conjunto (Tabla 17). Esto resulta obvio, pues el considerar la abundancia de todas las especies en conjunto, puede enmascarar las posibles relaciones directas entre cada especie con alguna variable ambiental.

Otro problema es que regularmente se consideran como variables ambientales sólo unos pocos factores físico-químicos, principalmente la temperatura, salinidad y oxígeno, dejándose de considerar otros factores que se ha demostrado que pueden llegar a ser importantes, como en el caso de la marea, velocidad de vientos y contaminación (Oviatt y Nixon, 1973; Livingston *et al.*, 1976; Hoff e Ibarra, 1977; Livingston, 1984a; 1984b). Inclusive, muy pocos estudios consideran factores de orden biológico como abundancia, diversidad y productividad de la vegetación del sistema y su asociada disponibilidad y calidad de alimento. Particularmente Livingston (1982; 1984a; 1984b; 1985) ha encontrado que la abundancia de peces queda mejor explicada cuando se consideran este tipo de variables (Tabla 17). Otros autores también han señalado la importancia que pueden llegar a tener este tipo de factores ambientales bióticos (Nordlie y Kelso, 1975; Adams, 1976; Amezcua-Linares y Yáñez-Arancibia, 1980; Rozas y Hackney, 1984; Weinstein, 1985; Stoner, 1986; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988).

Además de lo anterior, la precisión de la variable también puede provocar una falta de correlación, ya que regularmente sólo se dispone de registros puntuales dentro de un espectro de constante fluctuación de las variables (Subrahmanyam, 1985). En este sentido, se obtienen diferentes grados de asociación con la abundancia, si se consideran los promedios diarios, mensuales o anuales u otras formas de las variables ambientales (Begon *et al.* 1990).

Por último, un aspecto poco abordado es que en la mayoría de estudios, se asumen que la respuesta de la abundancia a las condiciones ambientales abióticas es inmediata. En este sentido Castillo-Rivera *et al.* (1994), demostraron que en la Laguna de Pueblo Viejo, las lluvias tienen un efecto de retardo sobre la abundancia de *Anchoa mitchilli*. Estos autores, no encontraron correlación significativa entre las lluvias y la abundancia de *A. mitchilli*, pero considerando el efecto de retardo, la correlación entre estas variables fue significativa. También muchos autores han señalado que la fluctuación en la abundancia de peces puede estar ligada a las fluctuaciones precedentes en las lluvias, contaminantes, descarga de ríos, salinidad y temperatura (Livingston *et al.*, 1976; Sheridan, 1983).

### 3. Características del modelo empleado:

En cuanto a las características del modelo empleado, cuando se utiliza sólo la correlación simple para evaluar la asociación entre la abundancia y los parámetros ambientales, se simplifica demasiado el análisis, pues muchas especies a través de sus diferentes estadios ontogenéticos presentan diferentes necesidades de hábitat (Livingston, 1985). Además, muchos factores ambientales no actúan en forma individual, sino en concierto (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Westman, 1980; Ross y Epperly, 1985), resultando a veces difícil separar el efecto individual de cada uno. Así, cuando se utilizan correlaciones múltiples, la asociación entre la abundancia de peces y las variables ambientales es un poco más alta, que cuando se consideran los modelos univariados (Tabla 17). Por lo tanto, los modelos multivariados explican de mejor manera la variabilidad de la abundancia de las especies.

Otro aspecto en este punto, y posiblemente el más importante, es que la mayoría de estudios de correlación asumen que la relación entre la abundancia y las variables ambientales es lineal y monotónica. Sin embargo se podría esperar que la abundancia de una especie, fuera mas grande en el centro del intervalo de variación de un factor ambiental y que descendiera hacia sus límites de tolerancia, presentando una distribución en forma de campana -Gaussiana- (Begon *et al.*, 1990), como se ha encontrado en muchas especies (Green y Vascotto, 1978; Westman, 1980; Chao *et al.*, 1985; Ross y Epperly, 1985). Cuando se considera este aspecto y se aplican correlaciones polinomiales los valores de asociación alcanzados son más altos (Ross y Epperly, 1985; Yoshiyama *et al.*, 1982, Tabla 17).

Además hay que considerar, el nivel de probabilidad bajo el cual diferentes autores consideran significativas las correlaciones. Usar 0.05 o 0.01 como nivel de significancia no es absolutamente necesario, ya que puede haber resultados "significativos" de 0.08 a 0.06 (Méndez-Ramírez, 1993). A pesar de esto, algunos autores como Yoshiyama *et al.* (1982) y Ross y Epperly (1985), utilizan niveles más estrictos, como  $P < 0.02$ . En este sentido, también es importante hacer notar que los resultados de las correlaciones son puramente estadísticos y éstos pueden carecer de significado biológico, como lo han señalado Yoshiyama *et al.* (1982).

El no considerar los aspectos señalados en los puntos 2 y 3, puede conducir a concluir erróneamente que la asociación entre la abundancia y las condiciones ambientales es baja o no existe.

### D) PROCESOS BIOLÓGICOS O FACTORES AMBIENTALES ABIÓTICOS:

En otra vía de interpretación de resultados, la falta de correlación entre los factores ambientales abióticos y la abundancia de peces, ha guiado a algunos autores a proponer a los procesos biológicos tales como las historias de vida y las interacciones biológicas, como los principales factores que gobiernan los patrones temporales de abundancia de las especies (Subrahmanyam, 1985; Felley, 1989).

En cuanto a las historias de vida, en muchos estudios se señala que los patrones reproductivos, particularmente el reclutamiento de juveniles, es lo que principalmente explica los patrones de abundancia de muchas especies (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Rozas y Hackney, 1984; Chao *et al.*, 1985; Subrahmanyam, 1985; Stoner, 1986; Hook, 1991). Las principales interacciones biológicas consideradas son la competencia y depredación (Oviatt y Nixon, 1973; Heck y Orth, 1980; Livingston, 1984a; 1984b; Rozas y Hackney, 1984; Blaber, 1985; Stoner, 1991).

Recientemente esto ha generado, un desacuerdo en cuanto a la importancia relativa de los factores ambientales abióticos y los procesos biológicos, como determinantes de la presencia de las

especies en los estuarios (Felley, 1989). Esta controversia se remonta a las opiniones opuestas del papel que juegan los factores bióticos como la competencia y depredación (Nicholson, 1933; Lack, 1954), y los factores abióticos (Andrewartha y Birch, 1954), como principales determinantes de la abundancia de las especies (Begon y Mortimer, 1986; Galindo, 1987).

En cierto sentido, estas teorías se complementan, pues bajo situaciones de oscilaciones grandes de los factores abióticos, éstos determinarían prioritariamente la abundancia de las especies, mientras que bajo condiciones de estabilidad serán los procesos biológicos los más importantes.

Además hay que considerar, que los factores abióticos también influyen en los procesos biológicos. Por ejemplo, la temperatura es un factor importante que gobierna muchas funciones biológicas de los peces (Subrahmanyam, 1985), tales como la talla, velocidad de crecimiento y la reproducción (Brett, 1973; Garside, 1973; Kinne, 1973). Asimismo, las condiciones ambientales ejercen influencia en el desarrollo de las interacciones biológicas, determinando el resultado de las mismas (Begon *et al.*, 1990).

Si bien en el presente estudio, no fueron analizados muchos de estos procesos biológicos, para la laguna de Pueblo Viejo se tiene la información, que la salinidad parece jugar un papel importante en los patrones de reparto de recurso entre *Brevoortia gunteri* y *B. patronus* (Castillo-Rivera y Zamayoa, 1994). Así, aunque resulta difícil diferenciar, entre la sutil influencia de los factores ambientales y de las propiedades inherentes de las poblaciones (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Felley, 1989), para el presente análisis se considera que además de una influencia directa de factores como la precipitación, transparencia y salinidad, puede existir una influencia indirecta de éstos sobre las historias de vida e interacciones biológicas de los peces.

## LA VARIABILIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA

### A) COMPORTAMIENTO DE LA ABUNDANCIA EN LA LAGUNA:

De acuerdo con los muestreos del chinchorro playero, la abundancia en número fluctuó entre 0 y 903 individuos, con una media de 126.5 individuos por muestreo, y la abundancia en peso fluctuó entre 0 y 2,774.96 g, con una media de 420.79 g por muestreo. El promedio de individuos capturados por muestreo, fue relativamente alto y sólo en un muestreo ningún individuo fue capturado (abundancia total 0), que fue en la localidad de Malagana durante el mes de agosto. En otros 5 muestreos la abundancia fue menor o igual a 10 individuos capturados, que fue en junio en la localidad de la Cuaya con 4 individuos, en agosto en Mojonera con 2, en enero en Mata de Chávez y Tamacuil con 2 y 9 individuos respectivamente, y en febrero en Tamacuil con 10 individuos.

#### 1. Análisis espacial de la abundancia total:

La abundancia total en número mostró diferencias significativas por localidad (ANOVA,  $F=2.882$ ,  $g.l.=5/66$ ,  $P=0.0215$ ) y una prueba de Tukey (95%), mostró que éstas se dan entre las localidades Barranco Amarillo y Tamacuil. La abundancia total en peso también mostró diferencias por localidad (Kruskal-Wallis,  $H=13.886$ ,  $P=0.0163$ ).

En general se puede apreciar que la abundancia total tanto en número como en peso, tiende a ser mayor en las localidades con vegetación sumergida y que están más cerca de la boca de la laguna (Figura 8 y Tabla 18). Así, las localidades de Barranco Amarillo -BA- (con lechos de *Ruppia maritima* y que es la segunda más cercana a la boca) y Punta de Malagana -PM- (que no presenta

este tipo de vegetación, pero que es la más cercana a la boca), presentan las mayores abundancias en número y en peso, seguidas por Mata de Chávez -MC- (que presenta vegetación sumergida y se encuentra a una distancia media de la boca). Las localidades Mojonera -M-, Cuaya -C- y Estero de Tamacuil -T-, presentaron las menores abundancias y son localidades que no presentan vegetación sumergida y/o están muy alejadas de boca.

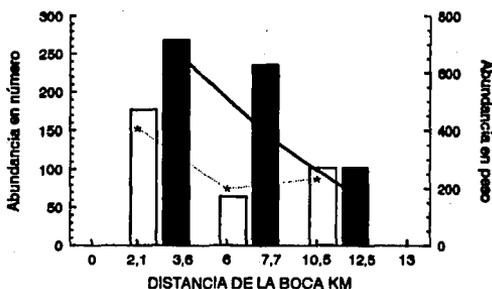


Figura 8.- Abundancia en número (+) y en peso ■, de las localidades con vegetación sumergida, y abundancia en número (\*) y en peso □, de las localidades sin esta vegetación, de acuerdo a la distancia en km, que cada una se encuentra alejada de la boca.

Localidad	pastos	distancia	abundancia en número		abundancia en peso		
			media	mínimo máximo	media	mínimo	máximo
B. Amarillo	presentes	3.6	245.33	42 873	714.11	84.89	1319.01
Mata Chávez	presentes	7.7	139.17	5 394	626.43	1.26	2774.96
E. Tamacuil	presentes	12.5	60.08	9 310	270.87	33.08	1305.04
P. Malagana	ausentes	2.1	152.17	0 903	470.76	0	2385.27
Mojonera	ausentes	6.0	74.58	2 253	171.61	4.74	595.51
Cuaya	ausentes	10.5	87.67	4 209	270.97	46.15	737.21

Tabla 18.- Media, valor mínimo y máximo, de la abundancia total en número y peso, en cada localidad. Las localidades se ordenan de acuerdo a la presencia o ausencia de pastos y al grado de alejamiento en km de la boca de la laguna (distancia).

De esta manera para las zonas con pastos (BA, MC y T), las abundancias promedio fueron de 148.19 individuos y 537.14 g, y para las zonas sin pastos (PM, M y C) fueron de 104.81 individuos y 304.45 g. Aunque la abundancia en número no mostró diferencias significativas entre estas zonas ( $P=0.257$ ), la abundancia en peso sí las mostró (ANOVA,  $F=3.542$ ,  $g.l.=1/70$ ;  $P=0.064$ ; Figura 8). En relación a la influencia que tiene sobre la abundancia el grado de alejamiento de la boca de cada localidad (Figura 8), existió una correlación inversa significativa entre el número promedio de individuos por localidad y la distancia a la que ésta se encuentra alejada de la boca (Spearman,  $r=-0.771$ ,  $R^2=59.44\%$ ,  $P=0.0845$ ).

## 2.- Análisis espacial de la abundancia de cada especie:

La abundancia promedio en número y en peso por localidad, de las 33 especies más frecuentes, se muestra en la Tabla 19.

Especie	abundancia promedio en número						abundancia promedio en peso					
	localidades con pasto			localidades sin pasto			localidades con pasto			localidades sin pasto		
	B. Amarillo	M. Chávez	Tamacuil	Malagana	Mojenera	Quaya	B. Amarillo	M. Chávez	Tamacuil	Malagana	Mojenera	Quaya
<i>A. mitchilli</i>	137.58	66.17	26.42	48.50	40.83	57.50	98.54	40.80	20.78	36.32	29.06	40.80
<i>M. martinica</i>	18.92	24.42	15.58	9.67	8.17	8.08	27.92	10.82	15.79	3.64	6.51	7.82
<i>B. chrysooura</i>	29.25	16.33	0.25	6.58	17.42	7.67	95.21	80.61	0.97	28.63	45.45	65.25
<i>D. auratus</i>	2.50	5.00	6.67	2.83	1.42	1.83	9.13	10.18	54.59	4.70	7.24	12.09
<i>C. melanopus</i>	2.42	5.58	0.83	51.67	0.92	1.50	9.42	69.94	18.02	132.78	23.57	31.91
<i>M. curema</i>	2.08	2.33	2.17	0.58	0.08	0.25	76.92	48.09	26.88	14.07	5.72	16.33
<i>L. rhomboides</i>	13.75	2.17	0.83	0	0.17	0.33	68.94	7.96	29.41	0	3.43	4.89
<i>S. notata</i>	3.08	0.33	0.67	0.42	0.17	0.42	37.04	4.09	16.30	12.28	4.00	3.13
<i>S. marina</i>	1.08	1.33	0.33	0.83	0.08	0.17	36.70	23.20	13.32	15.75	0.01	4.44
<i>O. beta</i>	0.42	1.33	0.25	0.50	0.08	0.25	34.08	89.34	12.51	48.85	0.53	17.26
<i>G. hastatus</i>	4.50	1.33	0.08	2.67	0.08	0.17	44.67	5.81	0.44	20.08	0.09	2.47
<i>M. beryllina</i>	4.58	1.17	0.17	0	0.17	0	4.93	0.34	0.30	0	0.22	0
<i>Micropogonias sp.</i>	0.58	0.67	0	1.58	0.25	0.33	5.32	9.64	0	24.17	0.43	8.57
<i>C. spilopterus</i>	1.25	0.50	0	1.83	0	0.17	5.62	4.44	0	9.47	0	0.52
<i>Oreochromis sp.</i>	1.00	1.25	1.58	0.25	0	0	94.68	112.29	32.13	25.47	0	0
<i>C. undecimalis</i>	0.67	0.92	0.33	0	0	0	4.89	12.17	5.44	0	0	0
<i>B. gunteri</i>	3.25	0	1.00	11.92	0.08	0.42	17.41	0	0.40	7.21	0.06	0.10
<i>A. felis</i>	0	0.08	0.50	2.75	2.58	1.25	0	14.03	4.01	26.82	18.19	40.04
<i>H. unifasciatus</i>	0.08	2.75	0	0.08	0.08	0.17	2.73	47.51	0	2.98	0.33	3.35
<i>A. hepsetus</i>	0.50	0.25	0.33	1.25	0.17	6.33	0.13	0.21	0.12	0.19	0.05	2.07
<i>E. melanopterus</i>	5.67	0.50	0	0.33	0	0	0.97	0.15	0	0.92	0	0
<i>D. petenense</i>	0.42	0.08	0.25	1.17	0	0	2.03	0.54	3.36	6.19	0	0
<i>F. grandis</i>	0.58	0.25	0.08	0	0	0	6.45	0.91	0.12	0	0	0
<i>C. edentulus</i>	1.08	0	0.25	2.92	0.83	0	3.40	0	4.58	4.75	0.62	0
<i>E. lyricus</i>	0.75	0	0	0	0.08	0	0.61	0	0	0	0.01	0
<i>G. boleosoma</i>	2.00	0.08	0	0	0	0	0.30	0.02	0	0	0	0
<i>D. cepedianum</i>	0.17	0	0	1.17	0.08	0	4.19	0	0	12.33	4.92	0
<i>S. timucu</i>	0.17	0	0.33	0	0	0.08	3.15	0	5.98	0	0	2.78
<i>C. hippos</i>	0	0.17	0	0.08	0	0.25	0	2.72	0	0.14	0	6.17
<i>A. probatocephalus</i>	0.33	0.25	0.08	0	0	0	1.29	0.41	2.57	0	0	0
<i>O. chrysoptera</i>	0.50	0.42	0	0	0.08	0	0.28	0.71	0	0	3.72	0
<i>S. scovelli</i>	2.17	1.25	0	0	0.42	0.17	0.72	0.20	0	0	0.07	0.03
<i>P. mexicana</i>	0.42	0.42	0	0	0	0	0.84	0.61	0	0	0	0

Tabla 19.- Abundancia promedio en número y en peso de las 33 especies más frecuentes, en cada localidad de la laguna de Pueblo Viejo. Las localidades se ordenan por la presencia o ausencia de pastos y por el grado de alejamiento de la boca.

De estas 33 especies, 16 mostraron diferencias significativas en número y/o peso por localidad a un nivel  $P < 0.1$  (14 de las cuales mostraron diferencias a  $P < 0.05$ , Tabla 20); las restantes 17 especies no mostraron diferencias significativas en la abundancia entre localidades ( $P > 0.1$ ).

Especie	diferencias en número		diferencias en peso	
<i>B. chrysaoura</i>	H=25.527	$P < 0.0002$	H=18.577	$P = 0.0024$
<i>M. curema</i>	H=11.652	$P = 0.0399$	F= 2.291	$P = 0.0555$
<i>L. rhomboides</i>	H=26.698	$P < 0.0001$	F= 7.779	$P < 0.0001$
<i>S. notata</i>	H=12.325	$P = 0.0306$	F= 2.423	$P = 0.0445$
<i>S. marina</i>	H= 9.971	$P = 0.0761$		$P > 0.1$
<i>G. hastatus</i>	H=12.513	$P = 0.0284$	H=11.205	$P = 0.0475$
<i>M. beryllina</i>	H=26.538	$P < 0.0001$	H=27.942	$P < 0.0001$
<i>C. spilopterus</i>	H=12.722	$P = 0.0263$	H=12.823	$P = 0.0251$
<i>C. undecimalis</i>	F= 3.169	$P = 0.0126$	F= 2.612	$P = 0.0324$
<i>H. unifasciatus</i>	H=11.908	$P = 0.0361$	H=11.814	$P = 0.0374$
<i>E. melanopterus</i>	H=20.505	$P = 0.0010$	H=20.393	$P = 0.0011$
<i>F. grandis</i>	H=16.174	$P = 0.0064$	H=17.263	$P = 0.0040$
<i>E. lyricus</i>	H=27.197	$P < 0.0001$	H=27.694	$P < 0.0001$
<i>G. boleosoma</i>	H=27.436	$P < 0.0001$	H=26.904	$P < 0.0001$
<i>S. timucu</i>	F= 1.940	$P = 0.0994$		$P > 0.1$
<i>S. scovelli</i>	H=19.103	$P = 0.0018$	H=19.686	$P = 0.0014$

Tabla 20.- Especies cuya abundancia en número y/o peso mostró diferencias significativas entre las seis localidades analizadas. Se señalan los valores de las pruebas de F (ANOVA) y H (Kruskal-Wallis) con su correspondiente nivel de significancia P.

Al igual como sucedió con la abundancia total, la abundancia de la mayoría de las especies tendió a ser mayor en las localidades que presentan vegetación sumergida y que se encuentran cerca de la boca. Pocas especies fueron más abundantes en las localidades donde no existió este tipo de vegetación, tal es el caso de *C. melanopus*, *Micropogonias sp.*, *C. spilopterus*, *A. felis*, *A. hepsetus*, *D. petenense*, *D. cepedianum* y *C. hippos* (Tabla 19).

En la Tabla 21, se muestra que 16 especies mostraron diferencias significativas en número y/o peso entre las zonas con pastos (localidades BA, MC y T) o sin éstos (localidades PM, M y C), a un nivel de  $P < 0.1$  (sólo 14 especies a  $P < 0.05$ ). De estas 16 especies, 15 fueron más abundantes en las zonas con pastos y sólo una *A. felis* fue más abundante en zonas sin este tipo de vegetación sumergida. Las restantes 17 especies, no presentaron diferencias significativas ( $P > 0.1$ ) en la abundancia entre estas zonas.

En cuanto a la distancia, se puede apreciar que la mayoría de las especies tendieron a ser más abundantes en aquellas localidades que se encuentran cercanas a la boca de la laguna, aunque algunas especies presentaron el patrón inverso, tal es el caso de *D. auratus*, *A. felis*, *S. timucu* y *C. hippos* (Tabla 19). Lo anterior se ve apoyado por correlaciones simples entre la abundancia de cada especie y la distancia. Así, 11 especies mostraron correlación significativa a un nivel de  $P < 0.1$  (sólo siete mostraron diferencias a  $P < 0.05$ ). De estas, las abundancias en número y/o peso de 10 especies (*G. hastatus*, *Micropogonias sp.*, *C. spilopterus*, *M. beryllina*, *B. gunteri*, *E. melanopterus*, *D. petenense*, *E. lyricus*, *G. boleosoma* y *D. cepedianum*) mostraron una correlación inversa significativa ( $r > -0.2035$ ,  $R^2 > 4.14\%$ ,  $P < 0.087$ ) y sólo *D. auratus* mostró una correlación directa significativa ( $r = 0.2575$ ,  $R^2 = 6.63\%$ ,  $P = 0.029$ ).

Especie	diferencias en número		diferencias en peso	
<i>M. curema</i>	H= 7.182	P=0.0074	H= 6.446	P=0.0111
<i>L. rhomboides</i>	H=16.139	P=0.0001	H=14.833	P=0.0001
<i>S. notata</i>	H= 6.669	P=0.0098	F= 6.700	P=0.0117
<i>S. marina</i>	H= 4.427	P=0.0355	H= 4.730	P=0.0296
<i>M. beryllina</i>	H=11.228	P=0.0008	H=11.393	P=0.0008
<i>Oreochromis sp.</i>	H= 8.290	P=0.0040	H= 8.285	P=0.0040
<i>C. undecimalis</i>	H=12.732	P=0.0004	H=12.688	P=0.0004
<i>A. felis</i>	H= 4.246	P=0.0393	H= 4.092	P=0.0431
<i>E. melanopterus</i>		P>0.1	H= 6.005	P=0.0143
<i>F. grandis</i>	H= 8.846	P=0.0029	H= 8.835	P=0.0030
<i>E. lyricus</i>	H= 3.980	P=0.0461	H= 4.151	P=0.0416
<i>G. boleosoma</i>	H= 7.622	P=0.0058	H= 7.620	P=0.0058
<i>S. timucu</i>	H= 2.906	P=0.0883	H= 2.744	P=0.0976
<i>A. probatocephalus</i>	H= 6.444	P=0.0111	H= 6.440	P=0.0112
<i>S. scovelli</i>	H= 3.427	P=0.0641	H= 3.536	P=0.0600
<i>P. mexicana</i>	H= 5.291	P=0.0214	H= 5.289	P=0.0215

Tabla 21.- Especies cuya abundancia en número y/o peso mostró diferencias significativas entre zonas con y sin vegetación sumergida. Se señalan los valores de las pruebas de F (ANOVA) y H (Kruskal-Wallis) con su correspondiente nivel de significancia P.

### 3. Análisis temporal de la abundancia total:

La abundancia total mostró diferencias significativas entre los diferentes meses, tanto en número (ANOVA,  $F=2.020$ ,  $g.l.=11/60$ ,  $P=0.0419$ ) como en peso (Kruskal-Wallis,  $H=19.508$ ,  $P=0.0526$ ), mientras que el peso promedio (peso/número), no mostró diferencias de este tipo.

En la Figura 9 se observa el comportamiento de la abundancia a través de los meses del año considerado, apreciándose dos pulsos en la época de lluvias (uno en julio y el mayor en octubre) y un tercero ligeramente menor en la época de secas (abril). En este sentido, se observó que la abundancia total fue mayor durante la época de lluvias y menor durante la época de nortes (que comprende los meses fríos del año), aunque no existieron diferencias significativas ni en número ni en peso, entre estas tres épocas ( $P's > 0.13$ ). En cuanto al peso promedio de los peces, éste alcanzó los valores más bajos en los meses de marzo y septiembre, y los valores más altos durante los meses de junio y octubre (Figura 9).

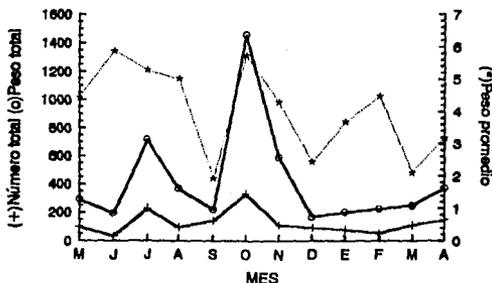


Figura 9.- Comportamiento anual de los promedios mensuales de abundancia total en número y en peso, y del peso promedio (peso/número).

La relación que tienen las lluvias y la abundancia se muestra en la Figura 10, en la cual se puede apreciar que los pulsos más importantes de la abundancia son antecedidos por los máximos de precipitación. Así los aumentos de la abundancia en los meses de julio y octubre podrían ser consecuencia de los pulsos máximos de precipitación durante los meses de junio y septiembre.

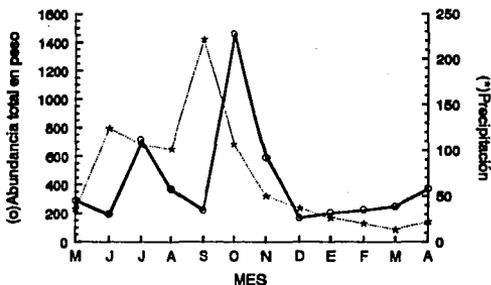


Figura 10.- Comportamiento anual de los promedios mensuales de la abundancia total en peso (g) y de la precipitación (mm).

Para considerar este probable efecto, en la Figura 11 se adelantan las lluvias, es decir, el promedio mensual de precipitación correspondiente al mes de mayo se le asigna al mes de junio, el de junio al de julio y así sucesivamente. Como se observa en la Figura 11, existe una gran concordancia entre las mayores abundancias y los pulsos máximos de la precipitación adelantada, existiendo concordancia también entre los descensos de ambas. Considerando este efecto, existió una correlación directa significativa entre la abundancia total en peso y la precipitación adelantada ( $r=0.2467$ ,  $R^2=6.09\%$ ,  $P=0.0366$ ).

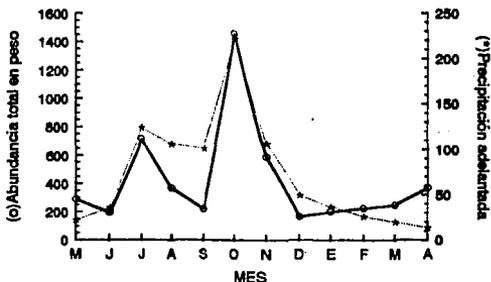


Figura 11.- Relación entre la abundancia total en peso (g) y la precipitación adelantada (mm).

El abatimiento de la abundancia total de peces durante agosto y septiembre, también está relacionado con las condiciones de gran variabilidad que existen en la laguna durante este período (en el cual se presentó el huracán Gilberto). En este mismo sentido, el pulso máximo de abundancia durante octubre, está relacionado con las condiciones de estabilidad ambiental que muestra la laguna en este mes (Figura 5). La relación de la abundancia total de peces (en peso) con la estabilidad y variabilidad ambiental (indicadas por los coeficientes de variación de la salinidad y transparencia %) se muestra en la Figura 12.

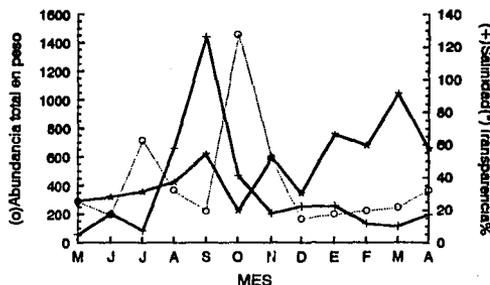


Figura 12.- Relación entre la abundancia total en peso (g) y el grado de variabilidad ambiental indicado por los coeficientes de variación de la salinidad y de la transparencia %.

#### 4.- Análisis temporal de la abundancia de cada especie:

La abundancia promedio en número y en peso por mes, de las 33 especies más frecuentes, se muestra en las Tablas 22 y 23. De éstas, nueve mostraron diferencias significativas en número y/o peso entre meses a un nivel  $P < 0.1$  (seis de las cuales mostraron diferencias a  $P < 0.05$ , Tabla 24), mientras que las restantes 24 especies no mostraron diferencias significativas en la abundancia de acuerdo al mes ( $P's > 0.1$ ).

Como se puede apreciar en las tablas 22 y 23, 17 especies tendieron a ser más abundantes en los meses de la época lluviosa, mientras de las 16 restantes, nueve fueron más abundantes en la época de secas, dos en la época de nortes y cinco presentaron pulsos de abundancia en las tres épocas climáticas.

En la Tabla 25 se muestra que las abundancias de 13 especies mostraron diferencias significativas a  $P < 0.1$  (sólo seis a  $P < 0.05$ ) entre las tres épocas. De estas 13 especies, nueve fueron significativamente más abundantes en la época de lluvias (*A. mitchilli*, *M. martinica*, *D. auratus*, *C. melanopus*, *L. rhomboides*, *Oreochromis sp.*, *C. spilopterus*, *A. felis* y *C. hippos*), tres en la época de secas (*B. gunteri*, *A. hepsetus* y *O. chrysoptera*) y una en la época de nortes (*P. mexicana*).

Especie	mayo	junio	julio	agosto	septiembre	octubre	noviembre	diciembre	enero	febrero	marzo	abril
<i>A. mitchilli</i>	27.17	15.83	69.67	52.67	76.17	231.33	67.67	64.50	47.00	28.33	31.00	42.67
<i>M. martinica</i>	5.00	3.33	13.00	4.67	43.17	15.00	10.50	13.83	3.50	5.67	14.67	37.33
<i>B. chrysoura</i>	40.33	2.50	21.50	21.17	4.83	21.83	10.00	2.00	14.83	5.67	5.83	4.50
<i>D. auratus</i>	4.00	0.50	5.67	5.67	6.50	7.67	3.67	2.67	0.67	0.33	1.17	2.00
<i>C. melanopus</i>	1.83	0.17	83.17	0.83	4.00	23.50	9.00	0	1.50	0.50	1.17	0.17
<i>M. curema</i>	0.50	0	1.50	0.33	0.33	1.50	1.17	0.67	0	0.83	1.50	6.67
<i>L. rhomboides</i>	2.33	1.00	2.00	0.83	0	2.00	0.33	0	0.17	3.67	15.83	6.33
<i>S. notata</i>	0.17	0.33	3.00	0.33	0.50	0.67	0.67	1.33	0.17	0.17	0.17	2.67
<i>S. marina</i>	0	1.50	0.17	0.67	0.83	0.33	0.50	0.67	0.17	0.17	1.00	1.67
<i>O. beta</i>	0.33	0	0.33	0.83	0	1.50	0.67	0	0.17	0.83	0.33	0.67
<i>G. hastatus</i>	0.83	2.50	2.50	0.33	0.17	0.17	0	0.50	0	1.00	5.83	3.83
<i>M. beryllina</i>	1.67	0	1.50	0.17	0	0.17	0.33	0.83	0	1.17	5.33	1.00
<i>Micropogonias sp.</i>	1.00	0.83	1.83	0	0	0.33	0.33	0.17	0.50	0.17	0	1.67
<i>C. spilopterus</i>	0.33	0.33	2.67	2.50	0.17	0.50	0	0	0	0.17	0.83	0
<i>Oreochromis sp.</i>	0	0	0.33	0	0	5.83	1.33	0.67	0	0	0	0
<i>C. undecimalis</i>	0	0	0.33	0	0.17	0.83	0.67	0	0.33	0	0.33	1.17
<i>B. gunteri</i>	5.67	0	0.33	0	0	0	0	0	0	1.33	15.33	10.67
<i>A. felis</i>	0.33	0	0.17	0	0	12.50	0	0	0.83	0	0.17	0.33
<i>H. unifasciatus</i>	0	2.00	1.00	2.00	1.00	0.17	0	0	0.17	0	0	0
<i>A. hepsetus</i>	1.00	0.67	0	0	0.17	0	0.17	0	0.17	0	3.33	12.17
<i>E. melanopterus</i>	2.00	0.67	0.83	0	0.17	0.50	0	0	4.17	0	0	4.67
<i>D. petenense</i>	0	0	2.00	0.17	0.50	0	1.00	0	0	0	0	0.17
<i>F. grandis</i>	0.33	0	0.33	0	0	0	0	0.50	0.17	0.17	0	0.33
<i>C. edentulus</i>	0.50	0	7.33	0	0	1.67	0.17	0.17	0	0	0	0.33
<i>E. lyricus</i>	0.33	0	0	0	0	0.17	0	0.17	0.50	0	0.17	0.33
<i>G. boleosoma</i>	0.33	0	0.17	0	0	0	0	0.17	0.50	0.50	2.50	0
<i>D. cepedianum</i>	0	0.17	2.00	0	0.17	0.17	0	0	0.17	0.17	0	0
<i>S. timucu</i>	0	0	0	0.17	0	0.33	0.17	0	0.17	0	0.17	0.17
<i>C. hippos</i>	0	0.17	0	0.17	0.33	0.33	0	0	0	0	0	0
<i>A. probatocephalus</i>	0.50	0.50	0.17	0.17	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. chrysoptera</i>	0	0.17	0	0	0	0.17	0	0	0	0	0.33	1.33
<i>S. scovelli</i>	0.17	0.17	0.83	0	1.67	0.33	0.50	1.83	0.83	0.33	1.17	0.17
<i>P. mexicana</i>	0	0	0	0	0	0.17	0.67	0.67	0	0.17	0	0

Tabla 22.- Abundancia promedio en número por mes, de las 33 especies más frecuentes en la laguna de Pueblo Viejo.

Especie	mayo	junio	julio	agosto	septiembre	octubre	noviembre	diciembre	enero	febrero	marzo	abril
<i>A. mitchilli</i>	15.16	4.95	32.06	21.07	47.14	156.16	78.72	58.19	42.52	34.28	23.29	19.08
<i>M. martinica</i>	2.51	1.95	11.06	3.40	38.99	12.69	18.72	34.59	7.87	2.35	1.82	9.04
<i>B. chrysourea</i>	56.97	4.59	69.38	133.88	29.17	147.71	65.67	1.57	70.93	25.28	17.63	9.47
<i>D. auratus</i>	32.26	2.08	16.30	9.89	25.89	62.53	13.62	4.11	2.50	0.53	6.52	19.63
<i>C. melanopus</i>	15.73	4.79	140.99	1.78	14.33	212.67	114.84	0	34.67	9.02	19.20	3.28
<i>M. curema</i>	34.59	0	15.25	15.84	8.59	68.92	62.83	13.53	0	39.26	62.82	54.39
<i>L. rhomboides</i>	9.63	11.60	42.16	35.07	0	86.16	10.46	0	0.14	1.18	16.73	16.14
<i>S. notata</i>	1.20	14.97	26.97	9.98	7.72	12.28	5.67	21.76	0.99	0.07	2.32	48.77
<i>S. marina</i>	0	64.57	9.50	32.20	23.02	0.22	1.61	1.97	7.22	9.39	7.20	29.96
<i>O. beta</i>	32.06	0	30.18	41.74	0	107.11	97.03	0	13.59	48.50	0.73	34.19
<i>G. hastatus</i>	9.55	20.16	17.75	0.88	0.12	0.26	0	1.68	0	8.05	63.76	24.90
<i>M. beryllina</i>	1.79	0	2.07	0.53	0	0.50	1.06	1.51	0	0.94	2.79	0.36
<i>Micropogonias sp.</i>	6.69	7.66	23.77	0	0	8.05	10.46	0.39	0.86	14.57	0	23.83
<i>C. spilopterus</i>	1.04	0.77	16.64	16.42	0.59	2.41	0	0	0	0.11	2.12	0
<i>Oreochromis sp.</i>	0	0	87.62	0	0	339.78	81.67	20.08	0	0	0	0
<i>C. undecimalis</i>	0	0	0.08	0	6.17	7.33	3.30	0	2.20	0	3.58	22.34
<i>B. gunteri</i>	18.21	0	16.85	0	0	0	0	0	0	3.77	5.52	6.01
<i>A. felis</i>	37.29	0	3.92	0	0	151.47	0	0	5.22	0	1.83	6.43
<i>H. unifasciatus</i>	0	51.35	25.13	22.32	7.43	2.08	0	0	5.45	0	0	0
<i>A. hepsetus</i>	0.82	0.49	0	0	0.13	0	0.02	0	0.03	0	0.52	3.52
<i>E. melanopterus</i>	0.11	0.21	1.91	0	0.48	0.23	0	0	0.58	0	0	0.55
<i>D. petenense</i>	0	0	8.90	0.10	8.73	0	5.44	0	0	0	0	1.08
<i>F. grandis</i>	2.93	0	5.03	0	0	0	0	3.46	1.43	1.71	0	0.41
<i>C. edentulus</i>	0.31	0	15.16	0	0	0.23	1.54	0.84	0	0	0	7.62
<i>E. lyricus</i>	0.06	0	0	0	0	0.29	0	0.15	0.28	0	0.13	0.31
<i>G. boleosoma</i>	0.02	0	0.01	0	0	0	0	0.01	0.10	0.10	0.42	0
<i>D. cepedianum</i>	0	1.26	21.96	0	2.22	9.85	0	0	1.44	6.16	0	0
<i>S. timucu</i>	0	0	0	4.78	0	4.26	5.55	0	2.91	0	6.25	0.06
<i>C. hippos</i>	0	0.45	0	9.78	0.49	7.35	0	0	0	0	0	0
<i>A. probatocephalus</i>	0.35	1.32	5.14	1.73	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. chrysoptera</i>	0	0.81	0	0	0	7.45	0	0	0	0	0.14	1.05
<i>S. scovelli</i>	0.02	0.02	0.15	0	0.23	0.06	0.05	0.54	0.21	0.17	0.57	0.03
<i>P. mexicana</i>	0	0	0	0	0	0.11	1.38	1.00	0	0.42	0	0

Tabla 23.- Abundancia promedio en peso (g) por mes, de las 33 especies más frecuentes en la laguna de Pueblo Viejo.

Especie	diferencias en número		diferencias en peso	
<i>A. mitchilli</i>		P>0.1	F= 2.249	P=0.0229
<i>M. martinica</i>		P>0.1	F= 1.829	P=0.0687
<i>D. auratus</i>	F= 1.762	P=0.0815	F= 2.437	P=0.0139
<i>C. melanopus</i>	H=18.658	P=0.0675	F= 1.986	P=0.0458
<i>Oreochromis sp.</i>	F= 4.561	P=0.0001	F= 4.341	P=0.0001
<i>B. gunteri</i>	F= 2.264	P=0.0220		P>0.1
<i>A. felis</i>	H=32.244	P=0.0007	F= 6.100	P<0.0001
<i>D. petenense</i>	H=17.618	P=0.0909	H=17.718	P=0.0884
<i>O. chrysoptera</i>	F= 1.697	P=0.0960		P>0.1

Tabla 24.- Especies cuya abundancia en número y/o peso mostró diferencias significativas entre meses. Se señalan los valores de las pruebas de F (ANOVA) y H (Kruskal-Wallis) con su correspondiente nivel de significancia P.

Especie	diferencias en número		diferencias en peso	
<i>A. mitchilli</i>		P>0.1	F= 4.635	P=0.0129
<i>M. martinica</i>		P>0.1	F= 2.432	P=0.0953
<i>D. auratus</i>	F= 7.318	P=0.0013	F= 7.843	P=0.0009
<i>C. melanopus</i>	H= 4.991	P=0.0825		P>0.1
<i>L. rhomboides</i>	H= 5.224	P=0.0734	H= 4.961	P=0.0837
<i>C. spilopterus</i>	H= 5.669	P=0.0587	H= 5.975	P=0.0504
<i>Oreochromis sp.</i>	H= 6.373	P=0.0414	F= 3.239	P=0.0452
<i>B. gunteri</i>	H=13.566	P=0.0011	H=12.733	P=0.0017
<i>A. felis</i>		P>0.1	H= 4.770	P=0.0921
<i>A. hepsetus</i>	H= 8.156	P=0.0169	H= 8.017	P=0.0182
<i>C. hippos</i>	H= 7.530	P=0.0232	H= 7.572	P=0.0227
<i>O. chrysoptera</i>	H= 5.663	P=0.0589		P>0.1
<i>P. mexicana</i>	H= 5.610	P=0.0605	H= 5.717	P=0.0574

Tabla 25.- Especies cuya abundancia en número y/o peso mostró diferencias significativas entre las tres épocas climáticas. Se señalan los valores de las pruebas de F (ANOVA) y H (Kruskal-Wallis) con su correspondiente nivel de significancia P.

Considerando la relación existente entre la abundancia total de peces y la precipitación adelantada, se efectuaron correlaciones de este mismo tipo, con la abundancia de cada una de las especies. Así, se obtuvieron un total de 21 correlaciones significativas a un nivel de  $P<0.1$  (de estas 17 fueron a  $P<0.05$ ), las cuales involucran a 12 especies. De las 21 correlaciones, 15 fueron positivas (directas), involucrando a ocho especies (Tabla 26).

Adicionalmente, en la Figura 13 se pueden apreciar los diferentes pulsos de abundancia, de algunas de las especies más abundantes, a lo largo del año en estudio. En esta figura se puede apreciar que las especies analizadas muestran sus máximos pulsos de abundancia en diferentes meses.

Especie	tipo de abundancia	r	R <sup>2</sup> (%)	P
<i>A. mitchilli</i>	número	0.2857	8.16	0.015
<i>A. mitchilli</i>	peso	0.3232	10.45	0.006
<i>M. martinica</i>	número	0.2660	7.08	0.024
<i>D. auratus</i>	número	0.3466	12.01	0.003
<i>D. auratus</i>	peso	0.2906	8.44	0.013
<i>C. melanopus</i>	número	0.3049	9.30	0.009
<i>C. melanopus</i>	peso	0.2177	4.74	0.066
<i>M. beryllina</i>	número	-0.1972	3.89	0.097
<i>Oreochromis sp</i>	número	0.4378	19.17	0.000
<i>Oreochromis sp</i>	peso	0.4465	19.94	0.000
<i>B. gunteri</i>	número	-0.3992	15.94	0.001
<i>B. gunteri</i>	peso	-0.2464	6.07	0.037
<i>A. felis</i>	número	0.3409	11.62	0.003
<i>A. felis</i>	peso	0.2891	8.36	0.014
<i>A. hepsetus</i>	número	-0.2970	8.83	0.011
<i>A. hepsetus</i>	peso	-0.2850	8.12	0.015
<i>D. petenense</i>	número	0.2158	4.66	0.069
<i>D. petenense</i>	peso	0.1986	3.94	0.095
<i>C. hippos</i>	número	0.2798	7.83	0.017
<i>C. hippos</i>	peso	0.2956	8.74	0.012
<i>O. chrysoptera</i>	número	-0.2391	5.72	0.043

Tabla 28.- Valores de r, R<sup>2</sup> y su nivel P, producto de correlaciones simples significativas (P<0.1), entre la abundancia de las especies y la precipitación adelantada.

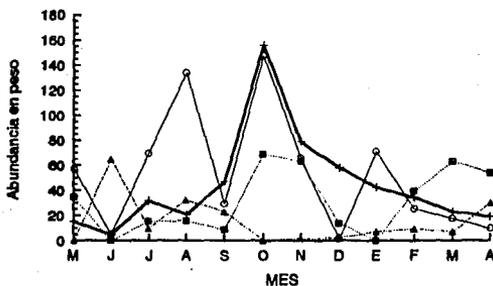


Figura 13.- Sucesión de pulsos de abundancia en peso (g) de cuatro de las especies dominantes. *A. mitchilli* (+), *B. chrysoire* (o), *M. curama* (=) y *S. marina* (Δ).

## B) FACTORES QUE DETERMINAN LOS PATRONES ESPACIALES:

Según varios autores, algunos de los factores que determinan la distribución espacial de las especies son: salinidad, preferencia de alimento, gradientes en el abastecimiento del mismo, abundancia de depredadores y tipo de sustrato (Subrahmanyam, 1985; Stoner, 1986). En el presente trabajo, se consideran a tres como los principales factores que gobiernan la distribución espacial, los cuales podrían estar relacionados con los anteriormente expuestos.

### 1. Relevancia de la vegetación sumergida (*Ruppia maritima*):

La abundancia total, tanto en número como en peso, fue mayor en aquellas localidades que presentan densas praderas de *R. maritima* (Tabla 18 y Figura 8), presentándose diferencias significativas. En cuanto a las abundancias de cada especie, se puede apreciar que también la mayoría fueron mayores en las localidades con vegetación sumergida (Tabla 19).

Además, 12 de las 16 especies que mostraron diferencias significativas entre las localidades (Tablas 20), también mostraron diferencias significativas en la abundancia entre zonas con y sin vegetación sumergida (Tabla 21). De las 16 especies que mostraron diferencias significativas en la abundancia de acuerdo a la presencia o ausencia de vegetación sumergida (Tabla 21), 15 fueron más abundantes (93.75%) en las localidades donde se presenta este tipo de vegetación.

Por lo anterior, se puede deducir que las diferencias que muestran las abundancias entre localidades, están determinadas en parte por la presencia de los lechos de *R. maritima*. Esta influencia de *R. maritima* sobre la abundancia de peces, también ha sido señalada por Kemp *et al.* (1984).

En efecto, muchos estudios realizados en diferentes latitudes, han mostrado que la abundancia de peces tiende a ser mayor en aquellas zonas donde existen mayor densidad de algún tipo de vegetación sumergida (Adams, 1976; Mulligan y Snelson, 1983; Subrahmanyam, 1985; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988). Turner (1977), también encontró que las capturas comerciales de camarones, están relacionadas con la presencia de este tipo de vegetación.

Las mayores abundancias de organismos en zonas con vegetación sumergida, se debe a que estas zonas representan para los peces áreas de alimentación, crianza de juveniles y protección (reduciendo la efectividad de depredadores), como ha sido señalado por varios autores (Adams, 1976; Heck y Orth, 1980; Yáñez-Arancibia *et al.* 1993).

### 2. Alejamiento de la boca de la laguna:

Si bien la abundancia total en número, no mostró diferencias significativas ( $P=0.257$ ) entre las zonas que presentan o no vegetación sumergida, sí mostró una correlación significativa inversa con la distancia a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca ( $R^2=59\%$ ,  $P=0.085$ ). También las abundancias de cada especie, tendieron a ser mayores en las localidades cercanas a la boca (Tabla 19), mostrando la abundancia de 11 especies una correlación significativa ( $P<0.1$ ) con la distancia, 10 de las cuales fueron inversas (90.91%) y sólo una directa. Un patrón de abundancia similar fue encontrado en una laguna tropical por Stoner (1986; 1991).

Para el caso de la laguna de Pueblo Viejo, las mayores abundancias en las localidades cercanas a la boca, parecen estar relacionadas con el gradiente de salinidad de la laguna, el cual va de mayor a menor a medida que aumenta la distancia a la boca (Figura 2). De las 11 especies que mostraron correlación significativa con la distancia, cinco (45.45%) también la mostraron con la salinidad (Tabla 15).

En este sentido, Dahlberg (1972) y Subrahmanyam (1985) discuten que la distribución espacial de las especies parece estar regida por la salinidad. También para la laguna de Pueblo Viejo, Castillo-Rivera y Zamayoá (1994) señalan un patrón de segregación espacial entre especies del género *Brevoortia*, regido por la salinidad.

### 3. Influencia de la estabilidad y/o variabilidad ambiental:

Además del efecto de la vegetación sumergida y del grado de alejamiento de la boca de cada localidad, es importante señalar que la localidad que presentó valores bajos de abundancia total

(Mojonera), fue la localidad que presentó mayor variabilidad ambiental (Tabla 2). En este mismo sentido las localidades identificadas como las de mayor estabilidad ambiental (Barranco Amarillo y Mata de Chávez), tendieron a presentar valores altos en la abundancia total. También la abundancia de la mayoría de las especies tendió a ser mayor en estas localidades.

Aunque muchos organismos acuáticos han desarrollado respuestas anatómicas, fisiológicas y conductuales a la variabilidad física del medio, ésta puede tener importantes efectos sobre las poblaciones (Hughes, 1980). Además, muchos organismos viven regularmente cerca del límite de sus intervalos de tolerancia, pudiendo ser excluidos del sistema por algún estrés adicional (Yáñez-Arancibia, 1986).

### C) FACTORES QUE DETERMINAN LOS PATRONES TEMPORALES:

#### 1. Patrón general del comportamiento de la abundancia:

En la laguna de Pueblo Viejo, la abundancia total mostró diferencias significativas entre meses, mostrando un pulso máximo de abundancia total durante julio-octubre, el cual está relacionado con los pulsos de máxima abundancia 17 especies (Figura 9, Tablas 22 y 23). Particularmente el pulso de abundancia de *A. mitchilli* durante este período parece ejercer una influencia importante sobre la abundancia total. Así, correlaciones simples entre la abundancia total y la de cada especie, muestran que la abundancia total en número está principalmente determinada por *A. mitchilli* ( $R^2=70\%$ ,  $P<0.0001$ ) y en peso por *B. chrysoira* ( $R^2=36.8\%$ ,  $P<0.0001$ ) y *A. mitchilli* ( $R^2=36.6\%$ ,  $P<0.0001$ ). Pulsos de abundancia de *A. mitchilli* durante octubre y su influencia sobre la abundancia total, han sido observados en un amplio intervalo latitudinal (Livingston, 1976; Mulligan y Snelson, 1983; Rozas and Hackney, 1984; Hook, 1991; Castillo-Rivera *et al.*, 1994). Por otro lado, el pulso de abundancia total durante marzo-abril también está relacionado con los pulsos de abundancia de nueve especies (Figura 9, Tablas 22 y 23).

Pulsos de abundancia de peces durante los períodos de julio-octubre y/o marzo-abril, son comunes en otros estuarios de la costa del Atlántico Norte (Nixon y Oviatt, 1973; Oviatt y Nixon, 1973; Adams, 1976; Hoff e Ibarra, 1977), de la parte norte del Golfo de México (Livingston, 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Sheridan, 1983; Deegan y Thompson, 1985; Subrahmanyam, 1985; Hook, 1991) y del caribe (Stoner, 1986; 1991).

Durante el período de diciembre-febrero (época fría), la abundancia total mostró los valores más bajos (sólo dos especies mostraron pulsos de abundancia). Este fenómeno puede estar relacionado con migraciones de peces hacia el mar durante el invierno, donde las temperaturas son más constantes.

Los valores bajos de abundancia de peces durante este período, también han sido observados en otros estuarios de latitud norte (Adams, 1976; Hoff e Ibarra, 1977; Sheridan, 1983; Stoner, 1986). De las nueve especies que mostraron diferencias significativas de la abundancia entre meses (Tabla 24), ocho también las mostraron entre las épocas climáticas analizadas, además de que cinco especies que no mostraron diferencias significativas entre meses, si las mostraron entre épocas (Tabla 25). Por lo anterior, se puede inferir que las diferencias en abundancias entre meses, parecen estar determinadas por las condiciones imperantes en cada una de las épocas climáticas.

## 2. Sucesión de especies:

La dinámica de los ecosistemas estuarinos, es caracterizada por fluctuaciones estacionales de la abundancia de peces (Day *et al.*, 1973, Nixon y Oviatt, 1973; Livingston, 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Subrahmanyam, 1985).

En la laguna de Pueblo Viejo, las fluctuaciones en la abundancia de cada una de las especies, mostraron un reemplazamiento y sucesión de especies dominantes, a lo largo del año (Figura 13).

Este comportamiento en el cual casi todas las especies dominantes tienen un pulso de máxima abundancia en un mes particular, ha sido llamado por diferentes autores como sucesión, progresión, reemplazamiento, programación y reparto estacional de especies. Muchos estudios plantean la noción de una sucesión de especies en aguas estuarinas, tanto en el Atlántico del norte (Rozas y Hackney, 1984; Weinstein, 1985), como en la parte norte y sur del Golfo de México (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Deegan y Thompson, 1985; Livingston, 1985; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988), y algunos de estos patrones de sucesión pueden ser bastante estables, variando poco año con año (Livingston, 1976; 1984a).

Los pulsos de ocurrencia de las especies pueden tener un valor adaptativo en el óptimo aprovechamiento de los recursos disponibles. Cambios estacionales en la abundancia de especies coexistentes les puede permitir un reparto de recursos (tales como alimento y espacio) en diferentes tiempos, reduciendo así la sobreposición de los recursos requeridos (competencia) y a su vez esto permite maximizar la sobrevivencia y producción de cada especie, como lo han señalado varios autores (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Livingston, 1985; Weinstein, 1985; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988).

Así, la progresión de pulsos sucesivos de abundancia de las especies dominantes en la laguna de Pueblo Viejo, representaría una tendencia de la comunidad de peces, en la optimización de los recursos que se encuentran en dicha laguna. Un fenómeno de este tipo ha sido reportado para los clupeidos de la laguna por Castillo-Rivera y Zamayoá (1994).

## 3. Influencia de los patrones de reclutamiento:

Como se ha dicho ya, algunos autores han señalado que los pulsos estacionales de la abundancia en número de las comunidades de peces estuarinos son producto de los patrones reproductivos y de reclutamiento de las especies (Livingston, 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Rozas y Hackney, 1984; Subrahmanyam, 1985; Hook, 1991).

Evidentemente el aumento en la abundancia en número de una especie en un tiempo determinado, se debe en gran medida al periodo de reclutamiento, pero plantear una solución tan simple, deja fuera el análisis de ciertos aspectos ecológicos que podrían tener una importante relevancia. Por ejemplo, aunque un gran número de juveniles se incorpore a la población, es posible que las condiciones ambientales no garanticen la sobrevivencia de éstos, representando este fenómeno sólo un caso puntual y no un patrón de comportamiento definido de la abundancia. En este sentido, resultaría más conveniente analizar el comportamiento de la abundancia en peso, ya que analizar exclusivamente la abundancia en número, puede conducir a un sesgo en la interpretación de los resultados, en favor de los procesos de reclutamiento, como principal causa del aumento de la abundancia. Este sesgo se puede apreciar en la Laguna de Pueblo Viejo, particularmente en el mes septiembre, en el cual se obtuvo un peso promedio de peces muy bajo (en parte debido al reclutamiento de varias especies), siendo la abundancia en número en este mes relativamente alta (Figura 9).

Pero un análisis detenido, nos indica que el mayor peso promedio de peces (en parte debido a un número mayor de individuos adultos de la mayoría de las especies), se obtuvo en julio y octubre, que también fueron los meses cuando se alcanzaron las mayores abundancias, tanto en número como en peso (Figura 9). También se puede observar en el caso de *A. mitchilli*, la especie con mayor abundancia numérica en la laguna de Pueblo Viejo, que el mayor número de individuos se presenta en octubre, mientras que su período de reclutamiento es de abril a junio (Castillo-Rivera *et al.*, 1994).

Por lo anterior, se puede considerar que en el presente estudio, los procesos de reclutamiento de las especies, no son los principales factores en determinar la abundancia.

#### 4. Influencia de las lluvias y factores asociados:

La influencia de la precipitación sobre la abundancia total se puede apreciar en las Figuras 10 y 11. Además, de las 33 especies analizadas, 17 (51.51%) fueron más abundantes durante la época de lluvias y de las 13 especies que mostraron diferencias significativas entre épocas climáticas (Tabla 25), nueve (69.23%) fueron más abundantes en la época de lluvias. Asimismo, de las 21 correlaciones con la precipitación adelantada, 15 (71.43%) fueron directas, involucrando a ocho (66.67%) de 12 especies (Tabla 26).

Pulsos de abundancia de peces, después o durante pulsos de lluvias se pueden observar en otros estuarios, aunque no se haya considerado una relación causal (Livingston, 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Horn y Allen, 1985; Stoner, 1986; 1991). Otros autores, si señalan a las lluvias como responsables directas del incremento de la abundancia de peces (Nordlie y Kelso, 1975; Livingston, 1985; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988). Realmente en ecosistemas acuáticos tropicales, donde la variabilidad de la temperatura y de la radiación solar no es muy grandes, la estacionalidad de las lluvias parece jugar un papel muy importante (Lowe-McConnell, 1977; Stoner, 1986).

La influencia que sobre la abundancia de peces ejercen las lluvias, parece estar determinada por la relación que éstas presentan con otros factores ambientales, como la descarga de ríos y el escurrimiento de las cuencas hacia las lagunas. En Veracruz y en general en el Golfo de México, las mayores descargas de ríos se encuentran relacionadas con las lluvias (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985b).

En este sentido, al incrementarse las lluvias aumenta la descarga de los ríos y el escurrimiento, los cuales a su vez aportan nutrimentos y materia orgánica -detritus- alóctonos al sistema (Post y De la Cruz, 1977; Day y Yáñez-Arancibia, 1982, Mann y Lazier, 1991). Aunque la principal vía de aporte de nutrimentos al estuario son las mareas, ésta también es la principal vía por la que éstos son removidos del mismo, dejando al escurrimiento y a las lluvias como fuentes importantes (Teal, 1980). Los nutrimentos importados estimulan la producción primaria -ruta de herbivoría-, permitiendo mayor abundancia de fitoplancton (Mann y Lazier, 1991), el cual a su vez permite un incremento del zooplancton -copépodos principalmente-, los cuales son una fuente de alimento importante para los peces. Particularmente en la Laguna de Pueblo Viejo, existe un aumento de fitoplancton, clorofilas y producción primaria, durante el período julio-octubre -lluvias- (Cruz-Romero, 1973; Contreras, 1985b; De la Lanza y Cantú, 1986).

La materia orgánica -detritus- importada estimula la producción secundaria -ruta detritívora-, permitiendo mayor abundancia de poblaciones de detritívoros y microbívoros bentónicos -anfípodos y tanaidáceos principalmente-, los cuales también son una fuente importante de alimento en los estuarios. La importancia de la ruta detritívora dentro de las comunidades

estuarinas, ha sido señalada en varios estudios, llegando a representar esta ruta en algunos ecosistemas, hasta el 90% del flujo total de energía (Odum y Heald, 1975; Pomeroy, 1980; Barnes y Hughes, 1988). Para la laguna de Pueblo Viejo, se ha encontrado que el detritus es una fuente importante de alimento para los peces, siendo más frecuente en los contenidos estomacales durante la época de lluvias (Iniestra y Moreno, 1991; Montiel, 1994).

Así, las lluvias estimulan los mecanismos de producción del sistema y estos determinan mayor disponibilidad de alimento, favoreciendo la migración de peces hacia la laguna, lo que explica en parte los patrones estacionales de abundancia, encontrados en la laguna de Pueblo Viejo.

La relación entre el incremento de lluvias, con el aumento correspondiente del fitoplancton, zooplancton y detritus alóctono, y la influencia de estos sobre el aumento de la abundancia de peces, ha sido ampliamente documentada en otros estuarios tropicales (Nordlie y Kelso, 1975; Stoner, 1986; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988; 1993). También se ha encontrado una relación positiva, entre la descarga de los ríos y un incremento en la abundancia de organismos (Sutcliffe, 1972; Nordlie y Kelso, 1975; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985b; 1988; Mann y Lazier, 1991).

De la argumentación anterior se deduce que la influencia de la precipitación sobre la abundancia no es inmediata, existiendo un retraso en los pulsos de la abundancia total con respecto a la máximas precipitaciones (Figuras 10 y 11). Por esta razón, no existe una correlación significativa entre la abundancia total y los valores promedio de la precipitación ( $P's > 0.43$ ), pero si se consideran la precipitación en forma adelantada, la abundancia total en peso, sí muestra una correlación directa significativa con ésta ( $r=0.2467$ ,  $R^2=6.09\%$ ,  $P=0.0366$ ).

A nivel de la abundancia de cada especie sucede algo similar, lo cual se aprecia comparando las correlaciones de la precipitación normal -sin adelantar- y adelantada, con la abundancia de cada especie. Sin adelantar las precipitaciones, a un nivel de  $P < 0.05$  se obtuvieron siete correlaciones directas, con una  $R^2$  máxima de 12.75% (Tabla 15) y considerándolas en forma adelantada se obtuvieron 12 correlaciones directas, con una  $R^2$  máxima de 19.94% (Tabla 26). Además, con precipitación normal sólo cuatro especies mostraron relación directa y con la adelantada siete especies mostraron este tipo de relación. Este fenómeno de retardo, ya ha sido demostrado para *Anchoa mitchilli* en la laguna de Pueblo Viejo por Castillo-Rivera *et al.* (1994). Por lo anterior, se puede concluir que la precipitación adelantada explican de mejor manera el comportamiento estacional de la abundancia.

En términos de alimento para los peces, el efecto de retardo quedaría explicado por el aporte de nutrimentos y detritus, que generan las lluvias hacia la laguna. Por la vía de herbivoría existiría una dilación entre el aporte de nutrimentos, el florecimiento de fitoplancton y el correspondiente aumento del zooplancton. Por la vía detritívora también habría una dilación entre el aporte de detritus, florecimiento bacteriano, incremento del zooplancton y el correspondiente aumento de microbívoros bentónicos. De acuerdo a esto, el retardo entre la precipitación y el aumento en la abundancia de peces, sería aproximadamente de un mes.

##### 5. Patrones de producción primaria no asociados a la precipitación:

Como se ha discutido, las precipitación y los procesos de producción asociados, tienen una influencia sobre la abundancia de peces, pero no tienden a explicar todo el patrón que ésta presentó en la laguna de Pueblo Viejo. Así, la abundancia total presenta un pulso durante abril y la abundancia de nueve de 33 especies (27.27%), mostró máximos de abundancia durante este período -secas-. Además, de las 13 especies que mostraron diferencias significativas en la abundancia entre épocas, tres (23.08%) fueron más abundantes durante el período de secas (Tabla

25), y cuatro de 12 especies (33.33%), mostraron una relación inversa con la precipitación (Tabla 26).

Durante este período de aumento en la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo, también existe un aumento en el número de células fitoplanctónicas y en la producción primaria (Cruz-Romero, 1973; Contreras, 1985b; De la Lanza y Cantú, 1986). Por lo que un aumento en la disponibilidad de alimento debido a éste fenómeno, puede explicar el aumento de peces.

El incremento de la abundancia de peces, determinado por un aumento en los procesos de producción primaria, ha sido señalado por varios autores (Hellier, 1962; Warburton, 1978; Livingston, 1985; Pinto, 1988; Yáñez-Arancibia *et al.* 1988; 1993; Flores-Verdugo *et al.*, 1990).

#### 6. Influencia de la estabilidad y variabilidad ambiental:

Además de la influencia de la precipitación y de los procesos de producción del sistema sobre la abundancia de peces, otro factor importante puede ser la estabilidad y variabilidad ambiental. Durante la época de lluvias la abundancia no siempre muestra valores altos, pues en agosto y septiembre el número y peso total de peces, fueron ligeramente bajos (Figura 9), probablemente debido a que durante estos meses, se halló la variabilidad ambiental mas grande. También los pulsos de abundancia durante octubre y abril, guardan relación con los meses de mayor estabilidad ambiental -octubre y abril- (Figura 12).

De esta manera, las fuertes lluvias durante agosto y septiembre generan una enorme variabilidad ambiental en el sistema, alcanzándose la estabilidad sólo después de una fase de acomodo a los cambios de las condiciones (Figura 5 y 12), permitiendo un incremento en las producciones primaria y secundaria. Un proceso similar a éste, fue reportado en la laguna de Huizache-Caimanero, por Warburton (1978).

## PARÁMETROS Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

### A) COMPORTAMIENTO DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD:

#### 1. Comportamiento general:

El promedio, la desviación patrón, el valor mínimo, el valor máximo y el coeficiente de variación de la riqueza de especies ( $S$ ), la diversidad ( $H'$ ), la equitatividad ( $J$ ) y la dominancia ( $\lambda$ ), se muestran en la Tabla 27.

Parámetro	promedio	desviación	mínimo	máximo	coeficiente
Riqueza ( $S$ )	8.7780	4.9310	0	21	56.18
Diversidad ( $H'$ )	1.3424	0.5316	0	2.335	39.60
Equitatividad ( $J$ )	0.6492	0.1892	0	0.913	29.14
Dominancia ( $\lambda$ )	0.3581	0.1973	0	1	55.10

Tabla 27.- Promedio, desviación patrón, valor mínimo, valor máximo y coeficiente de variación de cada uno de los parámetros de la comunidad.

La menor riqueza de especies, diversidad y equitatividad, se alcanzaron en las localidades de Malagana y Mata de Chávez, durante los meses de agosto y enero. La menor dominancia se alcanzó en la localidad de Barranco Amarillo durante el mes de mayo. Las mayores riqueza, diversidad y equitatividad, se alcanzaron en las localidades de Barranco Amarillo y Cuaya,

durante los meses de mayo, julio y abril. La mayor dominancia se alcanzó en la localidad Mata de Chávez, durante el mes de enero.

A partir de los valores de coeficiente de variación (Tabla 27), se puede apreciar que la riqueza de especies y la dominancia, fueron los parámetros comunitarios que presentaron mayor oscilación a lo largo del período de estudio, siendo la equitatividad el parámetro más estable.

En la Tabla 28, se muestran la riqueza de especies y los intervalos de diversidad y equitatividad de varios estudios de comunidades de peces. Para efectos comparativos, en esta tabla se incluyen sólo los estudios realizadas con chinchorro playero y que utilizaron los índices de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y de equitatividad de Pielou ( $J$ ), empleando en estos logaritmo natural.

Localidad de estudio	latitud	riqueza	diversidad	equitatividad	referencia
Apalachee Bay, Florida	30° N	47	0.1-2.0	0.1-0.8	Subrahmanyam y Coultas (1980)
South Bay, Texas	26° N	80	0.14-3.23	0.03-0.97	Hook (1991)
Laguna de Pueblo Viejo	22° N	66	0 -2.34	0 -0.91	Presente Estudio
Pto. Morelos Q. Roo	20° N	43	0.25-2.30	0.1-1.0	Alvarez-Guillén et al. (1986)
Laguna Dos Patos, Brasil	32° S	42	0.6-2.25	0.2-0.78	Chao et al. (1985)

Tabla 28.- Latitud, riqueza de especies e intervalos de diversidad y equitatividad, de varios estudios. El arte de pesca y los índices empleados fueron similares en todos los estudios.

Cada uno de los parámetros de la comunidad se correlacionó en forma simple con la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, transparencia, transparencia porcentual (%), precipitación y precipitación adelantada. De un total de 32 correlaciones simples (cuatro parámetros comunitarios y ocho variables ambientales), sólo dos fueron significativas, involucrando ambas a la dominancia, la cual presentó una correlación positiva con la transparencia % ( $R^2=6.29\%$ ;  $P=0.0337$ ) y otra negativa con la profundidad ( $R^2=5.14\%$ ;  $P=0.0554$ ). Las restantes 30 correlaciones no fueron significativas ( $P's > 0.11$ ). Con el método de selección de variables ("Stepwise procedure"), sólo una correlación múltiple fue significativa y ésta fue entre la dominancia y las variables predictoras salinidad y transparencia % ( $R^2=9.19\%$ ;  $P=0.0377$ ).

Todas las correlaciones simples entre los parámetros de la comunidad (seis en total), fueron significativas ( $P's < 0.0002$ ). Tres correlaciones fueron positivas (directas), diversidad-riqueza ( $R^2=73.1\%$ ), diversidad-equitatividad ( $R^2=62.2\%$ ) y riqueza-equitatividad ( $R^2=19.4\%$ ); y tres correlaciones fueron negativas, dominancia-diversidad ( $R^2=61.6\%$ ), dominancia-equitatividad ( $R^2=30.9\%$ ) y dominancia-riqueza ( $R^2=29.7\%$ ).

## 2. Variabilidad espacial de los parámetros de la comunidad:

Los valores promedio, que presentó cada uno de los parámetros de la comunidad en cada localidad, se muestran en la Tabla 29.

Localidad	pastos	distancia	S	H'	J	$\lambda$
B. Amarillo (BA)	presentes	3.6	15.08	1.791	0.666	0.227
M. de Chávez (MC)	presentes	7.7	10.58	1.516	0.643	0.328
E. Tamacuil (T)	presentes	12.5	8.08	1.329	0.662	0.359
P. Malagana (PM)	ausentes	2.1	7.42	1.263	0.660	0.319
Mojonera (M)	ausentes	6.0	5.33	0.957	0.594	0.506
Cuaya (C)	ausentes	10.5	6.17	1.199	0.671	0.409

Tabla 29.- Valores promedio de la riqueza (S), diversidad (H'), equitatividad (J) y dominancia ( $\lambda$ ). Se señala la presencia de pastos y la distancia en km a la que cada localidad se encuentra alejada de la boca (distancia).

La riqueza de especies, la diversidad y la dominancia mostraron diferencias significativas entre los valores promedio de cada localidad y sólo la equitatividad no mostró este tipo de diferencias (Tabla 30).

Parámetro	tipo de prueba	valor (F ó H)	P
Riqueza	ANOVA	10.588	0.0000
Diversidad	ANOVA	4.244	0.0021
Equitatividad	Kruskal-Wallis	1.290	0.9360
Dominancia	Kruskal-Wallis	17.385	0.0038

Tabla 30.- Resultados de las pruebas de ANOVA y Kruskal-Wallis entre localidades, para cada parámetro de la comunidad.

El promedio de riqueza de especies de Barranco Amarillo, fue significativamente más grande, que los demás promedios obtenidos en las otras localidades, a excepción de Mata de Chávez - Tukey 95%-. También una prueba de Tukey -95%-, mostró que los promedios de diversidad en las localidades con pastos (BA, MC y T), tendieron a ser significativamente más grandes, que los obtenidos en las localidades sin pastos (PM, M y C).

Considerando lo anterior, un análisis de varianza (Tabla 31) mostró que los promedios de riqueza de especies ( $\bar{X}_s=11.250$ ) y de diversidad ( $\bar{X}_H=1.545$ ), fueron significativamente mayores en las zonas con presencia de vegetación sumergida, que las zonas sin este tipo de vegetación ( $\bar{X}_s=6.306$ ;  $\bar{X}_H=1.140$ ). La dominancia mostró un patrón inverso al anterior, siendo mayor el promedio de este parámetro, en las zonas sin vegetación sumergida ( $\bar{X}_\lambda=0.412$ ), que en las zonas donde existe este tipo de vegetación ( $\bar{X}_\lambda=0.305$ ). La equitatividad, no mostró diferencias significativas entre estos dos clases de zonas ( $\bar{X}_J=0.657$  y  $\bar{X}_J=0.642$ , respectivamente).

Parámetro	tipo de prueba	valor (F ó H)	P
Riqueza	ANOVA	23.946	0.0000
Diversidad	ANOVA	12.121	0.0009
Equitatividad	ANOVA	0.111	0.7436
Dominancia	ANOVA	5.640	0.0203

Tabla 31.- Resultados de las pruebas de ANOVA entre zonas con y sin pastos, para cada parámetro de la comunidad.

De las correlaciones simples entre cada parámetro de la comunidad y la distancia a la cual cada localidad se encuentra alejada de la boca de la laguna, ninguna mostró significancia estadística ( $P's > 0.22$ ).

### 3. Variabilidad espacial de la composición de especies:

Un análisis de discriminantes aplicado a las abundancias en peso de las 33 especies mas importantes, utilizando como variable clasificadora las localidades, señala que existen diferencias significativas en la composición de especies. En la Tabla 32 se presentan los resultados del análisis multivariado, para las dos primeras funciones discriminantes. El número de casos correctamente clasificados por el análisis fue del 84.72%. En la Figura 14 se muestra el mapa de territorios, también producto de este análisis.

Función	% de varianza	$\lambda$ de Wilks	$X^2$	significancia
Primera	61.10	0.0042	282.091	0.0000
Segunda	78.81	0.0395	166.377	0.0127

Tabla 32.- Resultados para la primera y segunda función, producto del análisis de discriminantes por localidad, aplicado a la abundancia de especies.

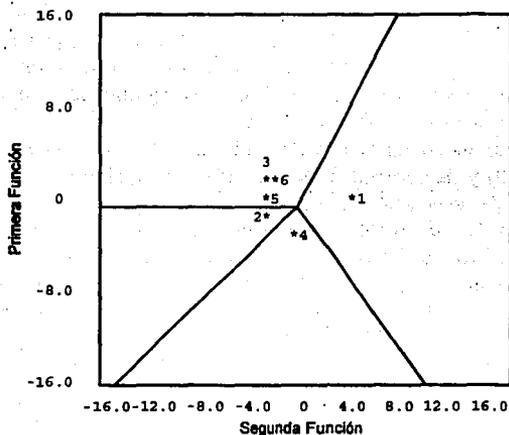


Figura 14.- Mapa de territorios, producto del análisis de discriminantes por localidad. Se señalan los límites y centroides (\*), de los grupos de datos correspondientes a Barranco Amarillo (1), Cuaya (2), Malagana (3), M. de Chávez (4), Mojonera (5) y Tamacuil (6).

Un análisis de discriminantes también señala que existen diferencias significativas en la composición de especies, entre las zonas con vegetación sumergida y las zonas sin este tipo de vegetación ( $\lambda$  de Wilks=0.3269,  $X^2=59.824$ ,  $P=0.0029$ ), siendo correctamente clasificados el 94.44% de los casos.

#### 4. Variabilidad temporal de los parámetros de la comunidad:

Tanto la riqueza de especies, como la diversidad y equitatividad mostraron un comportamiento similar a lo largo del período de estudio y la dominancia presentó un patrón relativamente inverso al de estos parámetros (Figuras 15 y 16).

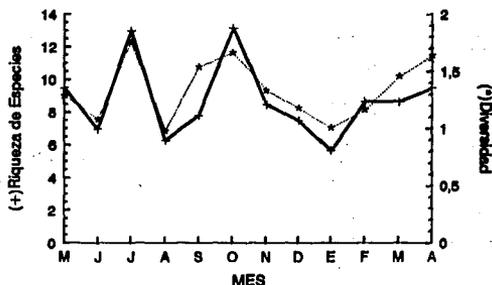


Figura 15.- Comportamiento anual de los promedios mensuales de la riqueza de especies y de la diversidad ( $H'$ ).

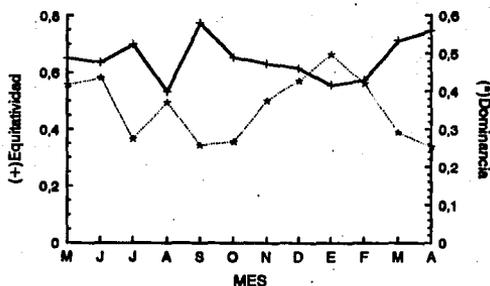


Figura 16.- Comportamiento anual de los promedios mensuales de la equitatividad ( $J$ ) y de la dominancia ( $\lambda$ ).

La riqueza de especies presentó valores altos en los meses de abril-mayo, julio y octubre; y presentó valores bajos en los meses de diciembre-enero, junio y agosto. La diversidad fue alta durante los meses de abril, julio y septiembre-octubre; y baja durante los meses enero-febrero, junio y agosto (Figura 15).

La equitatividad fue alta en los meses de abril-marzo y septiembre, y baja en los meses de agosto y de diciembre a febrero. La dominancia fue alta de diciembre a febrero y en junio y baja durante los meses abril y septiembre-octubre (Figura 16).

A pesar de estas diferencias, ninguno de los cuatro parámetros ambientales mostró diferencias significativas entre meses (ANOVA,  $P's > 0.1$ ; Kruskal-Wallis,  $P's > 0.12$ ).

En cuanto al análisis por épocas, el valor de la dominancia en la época de nortes ( $\bar{X}_\lambda = 0.4313$ ) fue significativamente mayor al valor alcanzado en la época de lluvias ( $\bar{X}_\lambda = 0.2931$ , ANOVA,  $P = 0.0489$ ). La riqueza de especies, diversidad y equitatividad, no mostraron diferencias significativas entre las tres épocas analizadas (ANOVA, Kruskal-Wallis,  $P's > 0.1$ ).

### 5. Variabilidad temporal de la composición de especies:

Un análisis de discriminantes aplicado a las abundancias en peso de las 33 especies más importantes, utilizando como variable clasificadora el mes, señala que sólo la primera función discriminante mostró diferencias significativas entre meses en la composición de especies ( $\lambda$  de Wilks = 0.0002,  $X^2 = 415.195$ ,  $P = 0.0303$ ). El porcentaje de variabilidad contenido en esta función fue de 37.97%. Las restantes 10 funciones discriminantes no fueron significativas ( $P's > 0.54$ ). El número de casos correctamente clasificados por el análisis fue del 83.33% y en la Figura 17 se muestra el mapa de territorios, producto de este análisis.

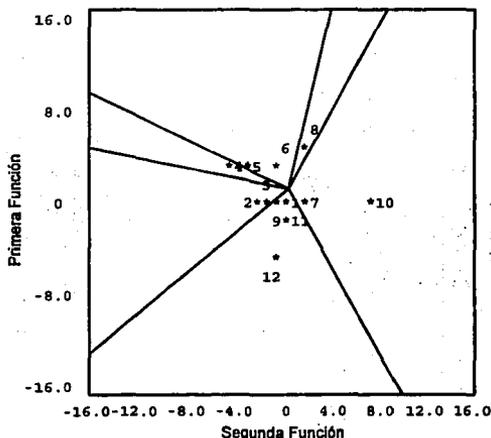


Figura 17.- Mapa de territorios, producto del análisis de discriminantes por mes. Se señalan los límites y centroides (\*), de los grupos de datos correspondientes a enero (1), febrero (2), marzo (3), abril (4), mayo (5), junio (6), julio (7), agosto (8), septiembre (9), octubre (10), noviembre (11) y diciembre (12).

Un análisis de discriminantes por época, también mostró que sólo la primera función señala diferencias significativas en la composición de especies entre épocas ( $\lambda$  de Wilks=0.1912,  $X^2=87.677$ ,  $P=0.0384$ ). El porcentaje de variabilidad contenido en esta función fue de 56.72%. La otra función discriminante no fue significativa ( $P>0.16$ ). El número de casos correctamente clasificados por este análisis fue del 87.50%.

## **B) COMPORTAMIENTO GLOBAL DE LOS PARÁMETROS DE LA COMUNIDAD:**

### **1. Comportamiento general:**

Existen pocos estudios sobre parámetros de las comunidades de peces en la parte oeste y noroeste del Golfo de México (Hook, 1991), aunque en la parte norte y noreste si abundan los trabajos con este tipo de información (Subrahmanyam y Coultas, 1980). En la parte sur destacan los trabajos realizados en la laguna de Términos (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1980; 1982; 1985a; 1985d; 1988).

Aunque es difícil comparar los parámetros de la comunidad reportados en diferentes estudios, debido a la variación en heterogeneidad ambiental, diferencias ambientales físicas y/o químicas, y diferentes artes de pesca y esfuerzos empleados (Stoner, 1986), se puede considerar que la riqueza y diversidad de especies de peces en la laguna de Pueblo Viejo, es relativamente alta, como se puede apreciar en la Tabla 28.

En cuanto a la oscilación total de los parámetros de la comunidad, los coeficientes de variación señalan (Tabla 27), que la mayor variabilidad la presentó la riqueza de especies (56.18%), lo cual se debe en buena medida a la variación de las condiciones espacio-temporales de la laguna. La variabilidad de la diversidad (39.60%) y de la equitatividad (29.14%) fue relativamente baja, sobre todo si se compara con la variabilidad reportada en otros estudios, como el caso de la bahía Apalachee (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Subrahmanyam, 1985), donde el coeficiente de variación de la diversidad llega a más del 100%. Estos nos indica una mayor estabilidad en la composición de la comunidad de peces en la laguna de Pueblo Viejo, comparado con lo que sucede a latitudes mayores.

### **2. Influencia directa de las variables ambientales sobre los parámetros de la comunidad:**

De las correlaciones simples entre los parámetros de la comunidad y las variables ambientales, sólo el 6.25% fueron significativas a  $P<0.1$  y el 3.13% a  $P<0.05$ , siendo bajo también el porcentaje de variabilidad explicada ( $R^2$ ), que como máximo fue de 6.29%. De esto se podría inferir que las variables ambientales evaluadas en la laguna de Pueblo Viejo, también tienen poca influencia sobre los parámetros de la comunidad de peces. Resultados similares, donde ni la temperatura ni la salinidad presentaron correlación significativa con los parámetros de la comunidad, son reportados por Stoner (1986), para una laguna de Puerto Rico.

Contrariamente a lo anterior, en otros estudios (principalmente los desarrollados en latitudes templadas), se ha señalado que la temperatura tiene una influencia importante sobre estos parámetros. Así, varios autores han encontrado una relación directa entre el aumento de la temperatura y los parámetros de la comunidad (Hoff e Ibarra, 1977; Ross y Epperly, 1985; Hook, 1991), llegándose a reportar en algunos estudios correlaciones significativas, en las cuales la temperatura explica entre el 14 y 71% de la variabilidad de la riqueza y hasta un 83% de la variabilidad de la diversidad y la equitatividad (Adams, 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1980; Rozas y Hackney, 1984; Chao *et al.*, 1985; Horn y Allen, 1985; Subrahmanyam, 1985; Hook, 1991).

También se ha encontrado que los parámetros de la comunidad se ven afectados directamente por otras variables ambientales, tales como la salinidad (Dahlberg, 1972; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1980; Subrahmanyam, 1985; Hook, 1991), el oxígeno (Rozas y Hackney, 1984) y la profundidad (Kushlan, 1976).

### 3. Relaciones entre los parámetros de la comunidad:

En el presente estudio todas las correlaciones entre los parámetros de la comunidad fueron significativas ( $p < 0.0002$ ), siendo particularmente altas las tres correlaciones que involucran a la diversidad ( $R^2 > 0.61$ ). Otros autores también han encontrado que la diversidad se ve positivamente afectada por la riqueza y/o la equitatividad (Hoff e Ibarra, 1977; Ross y Epperly, 1985; Subrahmanyam, 1985; Pinto, 1988) y negativamente afectada por la dominancia de algunas especies, como el caso de *Anchoa mitchilli* (Livingston, 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980). Indudablemente las correlaciones altas entre estos parámetros son producto de las características de los modelos utilizados, dado que la propiedad del índice de diversidad de Shannon-Wiener, es que sus valores aumentan si aumenta la riqueza de especies y la equitatividad, y disminuyen si aumenta la dominancia (Pielou, 1975).

Particularmente en algunos estuarios el incremento de la diversidad es producto de un aumento en la riqueza de especies, el cual a su vez es debido a procesos biológicos -como el ingreso de juveniles al sistema- y por respuestas tróficas -como el ingreso de depredadores carnívoros-, durante una determinada época del año (Oviatt y Nixon, 1973; Kushlan, 1976; Livingston, 1976). Contrariamente a lo que sucede en estuarios de latitudes altas, donde la equitatividad tiene mayor influencia sobre la diversidad (Livingston 1976; Hoff e Ibarra, 1977; Chao *et al.*, 1985), en la laguna de Pueblo Viejo, la riqueza de especies ejerce una influencia más importante sobre ésta ( $R^2 = 0.731$ , Figura 15), lo cual puede estar relacionado con el hecho de que en los ambientes tropicales existe un número mayor de especies (Moyle y Cech, 1988), lo que permitiría que la riqueza jugara un papel mas relevante que la equitatividad en la determinación del comportamiento de la diversidad, además de que la equitatividad fue el parámetro de la comunidad mas estable en la laguna de Pueblo Viejo (Tablas 27, 30 y 31).

### 4. Análisis de la composición de especies:

En el presente trabajo se considera la composición de la comunidad, como el número de especies y la abundancia que registran cada una de ellas. Esto implica que la descripción de la comunidad requiera la utilización de técnicas multivariadas, por lo que algunos autores han utilizado análisis de conglomerados (Horn y Allen, 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Horn y Allen, 1985; Subrahmanyam, 1985) y de correspondencia (Felley, 1989).

Adicionalmente, para evaluar las similitudes o diferencias en la composición de especies entre muestras, se han utilizado diversos índices (Whittaker, 1975; Krebs, 1989). A pesar de que se han discutido las ventajas y desventajas de estos índices de similitud (Linton *et al.*, 1981; Smith y Zaret, 1982), en general presentan los inconvenientes de ser bivariados, comparar sólo entre parejas de muestras y carecer regularmente de una prueba de significancia estadística.

En este sentido, una buena evaluación de la significancia en la formación de grupos de lotes multivariados e interpretación de esta separación, se logra con un análisis de discriminantes (Green y Vascotto, 1978), el cual se empleó en el presente análisis, tanto espacial como temporalmente. Esta técnica también ha sido aplicado en estudios de comunidades de peces por Yoshiyama *et al.* (1982) y por Ross y Epperly (1985).

## **C) FACTORES QUE DETERMINAN LA VARIACIÓN ESPACIAL:**

### **1. Presencia de *Ruppia maritima*:**

En relación a los parámetros de la comunidad, en la laguna de Pueblo Viejo la riqueza de especies y diversidad presentaron valores significativamente mas altos en las zonas con vegetación sumergida, que en zonas sin este tipo de vegetación (Tablas 29 y 31). En cuanto a la composición de especies, el análisis de discriminantes mostró que existen diferencias significativas ( $P's < 0.02$ ) entre las localidades analizadas (Tabla 32). De acuerdo a las lambdas de Wilks ( $\lambda's < 0.04$ ), alrededor del 96% de la variabilidad espacial en la composición de la fitofauna, es debida a las diferencias entre localidades. En la Figura 14 se observa el mapa de territorios, donde las localidades con *R. maritima* (Barranco Amarillo, Mata de Chávez y Tamacuil) se separan (del lado derecho), de las localidades sin esta vegetación (Cuaya, Mojонера y Malagana, lado izquierdo). Un análisis de discriminantes también mostró que existen diferencias significativas entre las composiciones de especies de las zonas con *R. maritima* y las zonas que no presentan esta vegetación. Esto indica la importancia de este tipo de vegetación sobre la dinámica de la comunidad de peces, en la laguna de Pueblo Viejo.

En este sentido, se ha señalado la influencia que tiene *R. maritima* sobre la composición de especies de peces (Kemp *et al.*, 1984), así como también la de otros tipos de vegetación sumergida (Heck y Orth, 1980; Horn y Allen, 1985; Weinstein, 1985; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988; Hook, 1991).

La importancia de esta vegetación sobre la estructura de la comunidad, es debida a que ésta genera una heterogeneidad espacial y por consecuencia una diversificación de habitats (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Hook, 1991), lo cual permite que exista un mayor riqueza, diversidad y equitatividad de especies. La relevancia de la heterogeneidad de hábitats como un factor que permite el aumento en la riqueza y diversidad de especies es señalado por Pianka (1988).

### **2. Grado de alejamiento de la boca:**

Además de la influencia de la vegetación sumergida, también se puede apreciar que la riqueza y la diversidad, presentaron valores más altos en localidades mas cercanas a la boca y valores bajos en localidades alejadas de ésta (Tabla 29). En la Figura 14 las localidades cercanas a la boca (Barranco Amarillo y Malagana, parte superior) tienden a separarse de las restantes. Esto puede deberse a que para muchas especies, los recursos localizados en las primeras localidades son suficientes, descartando así las localidades más alejadas. También puede deberse a que de la boca de la laguna (Malagana) hasta la localidad más lejana (Tamacuil), se forma un gradiente de salinidad (Figura 2, Tabla 2), provocando probablemente esto que muchas especies no soporten los cambios osmóticos y sólo lleguen a las primeras localidades.

Patrones similares, donde la riqueza y diversidad de especies son mayores en localidades cercanas a la boca, han sido reportados por Oviatt y Nixon (1973) y Stoner (1986).

### **3. Estabilidad ambiental:**

Por último es necesario señalar la influencia que puede tener la estabilidad ambiental sobre el incremento de los parámetros ambientales. En la laguna de Pueblo Viejo, de acuerdo con los coeficientes de variación de las variables ambientales evaluadas (Tabla 2), las localidades que mostraron menor variabilidad (y por consecuencia las de mayor estabilidad) fueron las

localidades de Barranco Amarillo y Mata de Chávez, que son las localidades que presentan mayor riqueza y diversidad de especies. Contrariamente las localidades que presentaron mayor variabilidad y por lo tanto menor estabilidad fueron las localidades Malagana, Mojonera y Cuaya, que fueron las que menor riqueza y diversidad de especies presentaron (Tabla 29). En este sentido se ha señalado que la estabilidad ambiental permite que aumenten los parámetros de la comunidad (Krebs, 1985; Pianka, 1988). Particularmente para ecosistemas acuáticos, la relación entre la estabilidad ambiental y un incremento en la riqueza y diversidad de la fauna ha sido señalada por Sanders (1968) y Mann (1980a; 1980b).

## **D) FACTORES QUE DETERMINAN LA VARIACIÓN TEMPORAL:**

### **1. Comportamiento estacional:**

En la laguna de Pueblo Viejo, la estructura de la comunidad guardó cierta estabilidad a lo largo del año de estudio, lo cual se puede apreciar en el comportamiento de los parámetros de la comunidad y de la composición de especies, tanto por mes como por época.

Así entre meses, ninguno de estos parámetros mostró diferencias significativas ( $P's < 0.1$ ) y la composición de especies, también fue relativamente estable, ya que de las 11 funciones derivadas del análisis de discriminantes, sólo una mostró diferencias significativas ( $P=0.0002$ ), la cual comprendió sólo el 37.38% de la variabilidad total. En cuanto al análisis por épocas, sólo la dominancia mostró diferencias significativas ( $P=0.0489$ ) y la composición de especies, también fue relativamente estable, ya que sólo primera función discriminante fue significativa ( $P=0.0384$ ), incluyendo ésta el 56.72% de la variabilidad total.

De esta manera, los parámetros y composición de la comunidad de peces en la laguna de Pueblo Viejo, no mostraron fuertes cambios en el año de estudio, esto probablemente debido al reemplazo estacional de especies -sucesión de especies-, fenómeno que ya ha sido señalado por Deegan y Thompson (1985). Contrariamente, en otros estuarios se han reportado cambios importantes en los parámetros de la comunidad a lo largo de un ciclo anual (Horn y Allen, 1985; Yáñez Arancibia *et al.*, 1988), llegando éstos a mostrar diferencias significativas entre meses y épocas (Subrahmanyam y Coultas, 1980; Subrahmanyam, 1985).

De acuerdo con lo anterior, la estructura de la comunidad de peces de la laguna de Pueblo Viejo, tiende a ser más estable estacionalmente y a mostrar mayores variaciones espacialmente, a pesar que las variables ambientales evaluadas mostraron diferencias significativas entre meses, pero no entre localidades. Por un lado, esto se puede deber a la baja influencia directa que presentaron las variables evaluadas sobre la estructura de la comunidad de peces, como ya se ha señalado. Por otro lado, esto implica que los factores que principalmente influyen a la comunidad espacialmente, como la presencia de vegetación sumergida, juegan un papel más importante en la determinación de la estructura de la comunidad de peces, que aquellos que tienen una incidencia estacional.

### **2. Influencia de algunos factores ambientales:**

A pesar de lo anterior, en la laguna de Pueblo Viejo tanto la riqueza, como la diversidad de especies, mostraron dos pulsos; el primero -el más grande- durante los períodos de julio y septiembre-octubre; y el segundo durante el período de marzo a mayo. Los valores más bajos de riqueza y diversidad de especies, se presentaron en agosto y de diciembre a febrero.

Valores grandes de la riqueza y diversidad durante el período de julio a septiembre, y bajos de diciembre a febrero, son comunes en ambientes de latitud norte, desde los estuarios templados

fríos -mayores a 35° N- (Oviatt y Nixon, 1973; Adams, 1976; Hoff e Ibarra, 1977) hasta los estuarios templados cálidos -menores a 35° N- (Livingston, 1976; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Rozas y Hackney, 1984; Ross y Epperly, 1985) y estuarios tropicales y subtropicales (Warburton, 1978; Castro-Aguirre, 1982; Hook, 1991).

En otros estuarios, al igual que como sucede en la laguna de Pueblo Viejo, se presenta otro pulso más entre los meses de marzo y mayo (Deegan y Thompson, 1985; Horn y Allen, 1985; Pinto, 1988; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988). Ambos pulsos (uno durante la época de secas y otro durante la de lluvias), se pueden mantener constantes a través de varios años, como lo demuestran los trabajos realizados en la laguna de Términos, México (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1980; 1982; 1988; 1993).

Particularmente en la laguna de Pueblo Viejo, factores tales como la temperatura, precipitación, procesos de producción del sistema y estabilidad ambiental, pueden ejercer una influencia conjunta sobre la estructura de la comunidad de peces.

Así, el descenso de la riqueza y diversidad de especies de diciembre a febrero, se puede deber a que muchas especies salen del sistema durante este período, como sucede en la bahía Apalachicola (Livingston, 1984a), posiblemente dirigiéndose a ambientes más cálidos; de hecho la dominancia fue significativamente mayor durante esta época -nortes-. Aún así, el grado de influencia que ejerce la temperatura sobre la estructura de la comunidad en la laguna de Pueblo Viejo, evidentemente es menor en comparación a lo que sucede en los estuarios templados, sobre todo si se considera que la temperatura fue el factor ambiental más estable en el área de estudiada (Tabla 1) y que no se correlacionó significativamente con ningún parámetro de la comunidad.

La precipitación puede influenciar de manera importante el comportamiento anual de los parámetros de la comunidad, pues el pulso mayor de estos parámetros coincide con la época de lluvias, aunque las correlaciones practicadas entre estas variables no fueron significativas. El efecto de la precipitación, como ya se ha visto, está ligado a un incremento en la disponibilidad de recursos alimentarios, lo cual favorece el ingreso de muchas especies de peces al sistema. De hecho la dominancia fue significativamente mas baja durante esta época -lluvias-. Similarmente en South Bay, Texas y en la laguna de Huizache-Caimanero, en el Pacífico Mexicano, los valores altos de riqueza y diversidad de especies de julio a octubre, coinciden con los máximos de precipitación de junio a septiembre (Warburton, 1978; Hook, 1991).

Otro factor importante es el patrón de comportamiento de los procesos de producción del sistema, que en el caso de la laguna de Pueblo Viejo muestra dos pulsos, uno en durante marzo-mayo y otro durante septiembre-octubre (Contreras, 1985b; De la Lanza y Cantú, 1986), los cuales son comunes con los pulsos de latitudes templadas (Raymont, 1980). Estos pulsos de producción coinciden con los pulsos máximos de los parámetros de la comunidad. En este sentido, se ha señalado para la laguna de Términos, México, que el aumento de peces está relacionada a los patrones de producción primaria (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988; 1993).

Por último hay que señalar, que la estabilidad ambiental es un factor que permite el incremento de la diversidad de especies (Krebs, 1985; Pianka, 1988). En este sentido en la laguna de Pueblo Viejo, uno de los meses con mayor variabilidad ambiental fue el de agosto y uno de los meses con menor variabilidad ambiental fue octubre (Figura 5). En el mes de agosto los valores de riqueza y diversidad de especies fueron bajos y durante el mes de octubre se alcanzaron los valores más altos (Figura 15). De igual manera, Kushlan (1976) encontró que a mayor estabilidad temporal, mayor riqueza y diversidad de especies.

## **E) FACTORES BIÓTICOS O FACTORES ABIÓTICOS:**

Como ya se ha discutido, en torno a la importancia de los factores ambientales que determinan la abundancia de las especies y por consecuencia la estructura de las comunidades, se han planteado dos teorías, que hasta hace poco más que como complementarias, se han visto como opuestas. La teoría abiótica establece que los factores ambientales abióticos (temperatura, salinidad, etc.), son los principales determinantes de la estructura de la comunidades (Nicholson, 1933; Andrewartha y Birch, 1954), mientras que la teoría biótica (Lack, 1954) sostiene que los factores bióticos (competencia, depredación, etc.), son los principales determinantes (Begon y Mortimer, 1986; Galindo, 1987).

En la laguna de Pueblo Viejo, las variables ambientales evaluadas tienen poca incidencia directa sobre la estructura de la comunidad de peces, tanto a nivel de la abundancia de peces, como al nivel de los parámetros de la comunidad. Los factores abióticos que en alguna medida parecen ejercer una influencia sobre la estructura de la comunidad, son la precipitación (con su correspondiente aporte de materia orgánica y nutrimentos), el grado de alejamiento de cada localidad con respecto a la boca y la estabilidad ambiental, tanto espacial como temporal. Otros elementos dentro de la laguna de Pueblo Viejo, como la presencia de *R. maritima* y los procesos de producción del sistema, también son importantes.

Indudablemente, los factores bióticos como la competencia, también pueden influenciar directa o indirectamente la estructura de la comunidad, aunque su grado de incidencia no fue evaluado en el presente estudio. En otros sistemas estuarinos el papel de estos factores, ha sido señalado como importante (Livingston, 1984a, Heck y Orth, 1980) y particularmente para la Laguna de Pueblo Viejo, se ha observado que la competencia parece jugar un papel importante en el comportamiento espacio-temporal de la abundancia de las lachas (Castillo-Rivera y Zamayoa, 1994).

Es importante señalar que los factores abióticos pueden tener un efecto regulatorio sobre los factores bióticos, afectando indirectamente la estructura de la comunidad. Además, ambos tipos de factores pueden actuar sinérgicamente en la estructuración de la comunidad de peces de la laguna de Pueblo Viejo. De esta manera, bajo condiciones de estabilidad ambiental, probablemente la competencia y depredación tenderían a adquirir mayor importancia, mientras que bajo condiciones de inestabilidad ambiental los factores abióticos tenderían a ser los más importantes.

## CONCLUSIONES

De acuerdo con los valores promedios de las variables ambientales evaluadas, se puede considerar que la laguna de Pueblo Viejo presenta el comportamiento de un sistema tropical ( $\bar{x}=27.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), mesohalino ( $\bar{x}=13.6\text{ }^{\circ}\text{‰}$ ), somero ( $\bar{x}=102.8\text{ cm}$ ), con valores medios de transparencia ( $\bar{x}=39.9\text{ cm}$ ) y oxígeno disuelto ( $\bar{x}=5.0\text{ mg/L}$ ).

Espacialmente las variables ambientales analizadas no mostraron ninguna división marcada ni vertical ni horizontal. Sin embargo, éstas si presentaron una fuerte oscilación estacional, principalmente determinada por las condiciones ambientales durante las épocas climáticas de lluvias, nortes y secas, jugando la precipitación un papel importante en la dinámica ambiental.

La mayor estabilidad ambiental se manifestó en las localidades que presentan vegetación sumergida y durante los meses de mayo, octubre y noviembre.

En la laguna se presentaron 67 especies, 53 géneros, 31 familias y 12 ordenes de peces y del elenco sistemático reportado, 17 géneros y/o especies representan nuevos registros para la Laguna de Pueblo Viejo, los cuales fueron *Ophichthus gomesii*, *Anchovia sp.*, *Astyanax mexicanus*, *Poecilia mexicana*, *Syngnathus louisiana*, *Centropomus undecimalis*, *Mycteroperca sp.*, *Orthopristis chrysoptera*, *Pomadasyd croco*, *Bairdiella sp.*, *Cynoscion arenarius*, *Chaetodipterus faber*, *Oreochromis sp.*, *Dormitor maculatus*, *Eleotris pisonis*, *Gobiomorus dormitor* y *Gobiosoma bosci*.

De acuerdo a estos nuevos registros y a otros inventarios, el número de especies de peces reportadas para la laguna de Pueblo Viejo se eleva a 79, de las cuales, tres especies extienden su amplitud de distribución (*Cetengraulis edentulus*, *Anchovia sp.* y *Chasmodes bosquianus*).

Si bien las condiciones ambientales de la laguna de Pueblo Viejo son típicamente tropicales, su ictiofauna guarda más relación con la región carolineana, la cual corresponde con ambientes templados cálidos. Esta aparente contradicción podría deberse al criterio de ubicar artificialmente la porción norte del Golfo de México, dentro del extremo meridional de esta provincia.

Para evaluar la jerarquización de la importancia de las especies, se propone el índice de Importancia Relativa Total, el cual considera la importancia relativa en peso y la amplitud de nicho espacial de las especies. De esta manera el índice propuesto permite: 1) darle importancia a las especies cuyas poblaciones presentan mayor biomasa (debida al peso o número de individuos), 2) darle importancia a las especies con mayor frecuencia de captura, y 3) restarle importancia a las especies grandes pero raras.

De acuerdo con este índice, las diez especies mas importantes fueron *Bairdiella chrysoura*, *Anchoa mitchilli*, *Cathorops melanopus*, *Mugil curema*, *Opsanus beta*, *Oreochromis sp.*, *Diapterus auratus*, *Lagodon rhomboides*, *Strongylura marina* y *Membras martinica*.

La comparación del índice propuesto, con otros que con el mismo fin se utilizan frecuentemente en los estudios ictiológicos, indica que la medida formulada, se puede considerar como la mas resistente y adecuada, ya que refleja de mejor manera el orden de importancia de las especies, por lo menos bajo los criterios de evaluación empleados.

La mayoría de las especies fueron capturadas en un amplio intervalo de las condiciones ambientales y de acuerdo con los valores extremos presentados por las variables evaluadas, se

puede considerar que éstas difícilmente pueden actuar como factores limitantes para las poblaciones de peces.

En este sentido, también se observó una baja frecuencia de correlaciones significativas, entre la abundancia y las variables ambientales evaluadas. Además de esta baja frecuencia, estas variables como máximo explicaron el 25%, de la variabilidad de la abundancia de peces. A pesar de lo anterior, la precipitación parece jugar un papel importante en la determinación de la abundancia de peces.

De acuerdo al análisis de correlación, y debido a las adaptaciones de las especies y la relativa estabilidad ambiental de la laguna de Pueblo Viejo, se puede considerar que las variables analizadas en raras ocasiones determinan directamente la abundancia de peces. No obstante lo anterior, es indudable que éstas condiciones pueden influenciar indirectamente la abundancia de peces, regulando ciertos procesos biológicos como la alimentación, reproducción, reclutamiento, competencia y depredación.

Con base en el análisis espacio-temporal, se consideran que los tres factores más importantes en determinar la abundancia y distribución espacial de peces, fueron la presencia de vegetación sumergida, la cercanía de las localidades a la boca de la laguna y la estabilidad ambiental de las variables.

Estacionalmente, existe una sucesiva progresión de pulsos de abundancia de las especies dominantes, lo cual estaría relacionado con la optimización de los recursos que se encuentran en la laguna.

La precipitación y los procesos de producción primaria del sistema, pueden determinar una mayor disponibilidad de alimento, favoreciendo la migración de peces hacia la laguna. En este sentido, los principales factores que determinan los patrones estacionales de la abundancia fueron la precipitación, los procesos de producción y la estabilidad ambiental.

A nivel de la comunidad, las variables ambientales evaluadas también presentaron poca influencia directa sobre los parámetros de la comunidad de peces.

Espacialmente, la riqueza y diversidad de especies, fueron mayores en las zonas con *R. maritima* y cercanas a la boca de la laguna, y bajo condiciones de estabilidad ambiental. Contrariamente a esto, los mismos parámetros permanecieron relativamente estables a lo largo del año de estudio, presentando tan sólo una ligera influencia sobre ellos, la temperatura, precipitación, procesos de producción del sistema y estabilidad ambiental.

La composición de especies de la laguna de Pueblo Viejo, tiende a ser más estable estacionalmente y a mostrar mayores variaciones espacialmente, a pesar que las variables evaluadas mostraron diferencias significativas entre meses, pero no entre localidades. Esto se debe en parte, a la poca influencia de estas variables sobre los parámetros de la comunidad y en parte a que los factores que principalmente influyen a la comunidad espacialmente, como la presencia de vegetación sumergida, juegan un papel mas importante en la determinación de la estructura de la comunidad de peces, que aquellos que tienen una incidencia estacional.

## **AGRADECIMIENTOS**

En el desarrollo de la presente tesis, se contó con la asesoría y colaboración de varias personas e instituciones, a las cuales deseo expresar mi agradecimiento.

En cuanto a la colaboración en la identificación de especies no-ícticas, se desea agradecer a F. González-Medrano del Instituto de Biología, UNAM, por la identificación de la vegetación lefosa del mezquital y las herbáceas asociadas al manglar; a S. Gómez-Aguirre del Instituto de Biología, UNAM, y a M. Lara-Villa, del Laboratorio de Ficología, UAMI, por la identificación de las especies fitoplanctónicas; a C. Álvarez, del Laboratorio de Biología de Cuencas Hidrológicas, UAMI, por la identificación de las especies zooplanctónicas; a A. Ávila y a K. Drekmann del laboratorio de Ficología, UAMI, por la identificación de las macroalgas; por último agradecer a A. Gamboa del Laboratorio de Ictiología y Ecología Costera, UAMI, por la bibliografía y la colaboración prestada en la identificación de los invertebrados bentónicos.

En cuanto a las especies ícticas se desea agradecer a B. Chernoff de la Universidad de Chicago, a S. Contreras-Balderas de la Universidad Autónoma de Nuevo León, a M. Tapía-García del Laboratorio de Ictiología y Ecología Costera, UAMI; y a J. Arredondo-Figueroa del Laboratorio de Producción Acuícola, UAMI; por su colaboración en la identificación de especies y por sus comentarios sobre taxonomía y aspectos zoogeográficos de varios grupos de peces. En este sentido se desea agradecer también a V. Zamayoa, por su colaboración desinteresada en la colecta del material biológico.

También deseo agradecer a los revisores de la presente tesis, X. Chiappa de la Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, UNAM; J. García-Calderon del Laboratorio Geología y Limnología, UAMI; a J. Arredondo-Figueroa del Laboratorio de Producción Acuícola, UAMI; a A. Zavala, del Laboratorio de Ecología de Zonas Áridas, UAMI; P. Fuentes Mata de la Secretaría de Pesca y a A. Durán del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

Institucionalmente, agradezco a la Cooperativa de Pescadores de la Laguna de Pueblo Viejo, por las facilidades logísticas prestadas durante el ciclo de muestreos. A la Universidad Autónoma Metropolitana, a la DGICSA -SEP- y al CONACYT, que gracias al financiamiento económico otorgado a diferentes proyectos de investigación, permitieron el desarrollo de la presente Tesis.

Por último, deseo agradecer al director y revisor de Tesis, R. López-Wilchis por su colaboración, asesoramiento y comentarios. Especialmente deseo agradecer al Maestro Abraham Kobelkowsky, por el apoyo y asesoría brindados, tanto a nivel académico, como a nivel material y personal.

## LITERATURA CITADA

- Adams, S.M. 1976. The ecology of eelgrass, *Zoostera marina* (L.), fish communities. I. structural analysis. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 22:269-291.
- Alvarez del Villar, J. 1970. Peces Mexicanos (Claves). Ser. Inv. Pesq. Inst. Nal. Inv. Biol. Pesq., Mexico. 1:1-166.
- Alvarez-Guillén, H.; A. Yáñez-Arancibia y A. Lara-Domínguez. 1985. Ecología de la boca del Carmen, Laguna de Términos. El habitat y estructura de las comunidades de peces. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal., Autón., México*, 12(1):107-144.
- Alvarez-Guillén, H.; M.C. García-Abad; M. Tapia-García; G. Villalobos y A. Yáñez-Arancibia. 1986. Prospección ictioecológica en la zona de pastos marinos de la laguna arrecifal en Puerto Morelos, Quintana Roo, Verano 1984. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal., Autón., México*, 13(3):317-336.
- Alvarez-Rubio, B.; F. Amezcua-Linares y M. Alvarez-Rubio. 1990. Análisis de la diversidad, amplitud y traslape de nicho, en la comunidad de peces del Sistema Teacapán-Agua Brava, Nayarit, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México*, 17(2):215-240.
- Amezcua-Linares, F. y A. Yáñez-Arancibia. 1980. Ecología de los sistemas fluvio-lagunares asociados a la laguna de Términos. El habitat y la estructura de las comunidades de peces. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México*, 7(1):69-118.
- Andrewartha, H.G. and L.C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press. Chicago. 782 p.
- APHA, AWWA and WPCF. 1971. Standard methods for the examination of water and waste water. 13rd. Ed. American Public Health Association. Washington. 874 pp.
- Arredondo-Figueroa, J.L. y M. Guzmán-Arroyo. 1985. Actual situación taxonómica de las especies de la tribu Tilapiini (Pisces:cichlidae) introducidas en México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. Mex., ser. zool.* 56(2):555-572.
- Arredondo-Figueroa, J.L. y M. Tejada-Salinas. 1989. El hueso faríngeo, una estructura útil para la identificación de especies de la tribu Tilapiini (Pisces:Cichlidae), introducidas en México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 16(1):59-68.
- Ayala-Castañares, A. y F. Phleger (Eds.). 1969. LAGUNAS COSTERAS, UN SIMPOSIO. Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras. UNAM-UNESCO, Nov. 28-30, 1967. México.
- Barnes, R. K. and R. N. Hughes. 1988. AN INTRODUCTION TO MARINE ECOLOGY. 2nd. Ed., Blackwell Sci. Pub. Oxford. 351p.
- Begon, M. and M. Mortimer. 1986. POPULATION ECOLOGY. A unified study of animals and plants. 2nd. Ed., Blackwell Sci. Pub., Oxford. 220p.
- Begon, M.; J. Harper and C. Townsend. 1990. ECOLOGY. Individuals, Populations and Communities. 2nd. Ed., Blackwell Sci. Pub. U.S.A. 945p.
- Berenson, M. ; D. Levine and H. Goldstein. 1983. INTERMEDIATE STATISTICAL METHODS AND APPLICATIONS. Prentice Hall, New Jersey.
- Blaber, S.J. 1985. The ecology of fishes of estuaries and lagoons of the Indo-Pacific with particular reference to Southeast Africa, Chap. 12:247-266. In: A. Yáñez-Arancibia (Ed), **Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration**, UNAM Press, México. 654 p.
- Bozada, L. y Z. Chávez. 1986. La fauna acuática de la Laguna del Ostión. Centro de

- Ecodesarrollo, Universidad Veracruzana. **Serie Medio Ambiente Coatzacoalcos**. 9:1-121.
- Bravo-Núñez, E. y A. Yáñez-Arancibia. 1979. Ecología en la boca de Puerto Real, laguna de Términos I. Descripción del área y análisis estructural de las comunidades de peces. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México*, 6(1):125-182.
- Brett, J.R. 1973. Temperature, Animals, Fishes, Chap. 3:515-560. In: O. Kinne (Ed.), **Marine Ecology. A comprehensive, integrated Treatise on life in ocean and coastal waters**, John Wiley, Great Britain.
- Briggs, J.C. 1974. **MARINE ZOOGEOGRAPHY**. McGraw-Hill. U.S.A.
- Britton, C. and B. Morton. 1989. **SHORE ECOLOGY OF THE GULF OF MEXICO**. University Texas Press, Austin. 387p.
- Brock, M. 1982. Biology of salinity tolerant genus *Ruppia* in saline lakes in south Australia II. *Aquatic Botany*, 13:249-268.
- Cárdenas, P.S.; L. Méndez e I. Ramírez. 1990. Estudio preliminar de algunos aspectos biológicos y de contaminación para las especies *Mugil curema Valenciennes*, *Cathorops melanopus Gunter* y *Brevoortia patronus Goode* (Pisces:Teleostei) en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. Tesis Profesional, ENEP-Zaragoza, UNAM. México.
- Carranza-Edwards, A., M. Gutiérrez y R. Rodríguez. 1975. Unidades morfotectónicas continentales de las costas mexicanas. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón Mex.*, 2(1):81-88.
- Castillo-Rivera, M. y A. Kobelkowsky. 1993. Comportamiento ambiental de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Biotam*, 5(2):11-12.
- Castillo-Rivera, M. y V. Zamayo. 1994. Dinámica poblacional y patrones de reparto de recursos entre dos especies de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Temas de Investigación y Posgrado*, III(4):19-24.
- Castillo-Rivera, M.; G. Moreno y R. Iniestra. 1994. Spatial, seasonal, and diel variation in abundance of the Bay Anchovy, *Anchoa mitchilli* (Teleostei:Engraulidae) in a tropical coastal lagoon of México. *Southwestern Naturalist*, 39(3):263-268.
- Castro-Aguirre, J. 1978. Catalogo de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Instituto Nacional de Pesca, serie científica No. 19, 300p.
- 1982. Los peces de las lagunas Oriental y Occidental, Oaxaca, México, y sus relaciones con la temperatura y la salinidad. II Análisis multifactorial. *An. Esc. nac. Cienc. biol., Méx.* 26:85-100.
- Castro-Aguirre, J.; R. Torres-Orozco; M. Ugarte y A. Jiménez. 1986. Estudios ictiológicos en el sistema estuarino-lagunar Tuxpam-Tampamachoco, Veracruz. I. Aspectos ecológicos y elenco sistemático. *An. Esc. nac. Cienc. biol., Méx.* 30:155-170.
- Chao, L.N. 1978. A basis for classifying Western Atlantic Sciaenidae (Teleostei:Perciformes). NOAA Tech. Rep., NMFS. Tech. Circ. 415:1-64.
- Chao, L.; L. Pereira and J. Vieira. 1985. Estuarine fish community of the Dos Patos Lagoon, Brazil. A baseline study, Chap. 20:429-450. In: A. Yáñez-Arancibia (Ed), **Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration**, UNAM Press, México. 654 p.
- Chatterjee, S. and B. Price. 1977. Regression analysis by examples. John Wiley and Sons. New York. 228p.
- Chávez, H. 1963. Contribución al conocimiento de la biología de los robalos, chucumite y

- constantino (*Centropomus spp.*) del estado de Veracruz. *Ciencia, Mex.*, XXII (5):141-161.
- Chávez, E. 1972. Notas acerca de la ictiofauna del río Tuxpam y sus relaciones con la temperatura y la salinidad. *Mem. IV Congr. Nal. de Oceanografía, México*. 177-199 pp.
- Colwell, R. K. and D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52(4):567-576.
- Contreras, F. 1981. Algunos índices de la productividad primaria en la Laguna de Tamiahua, Ver., México. *Mem. VII Simp. Latinoam. Oceanogr. Biol., México*, 183-200 pp.
- 1983. Variaciones en la hidrología y concentración de nutrientes en el área estuarino-lagunar de Tuxpam-Tampamachoco, Ver., México. *Biotica* 8(2):201-213.
- 1984. MANUAL DE TÉCNICAS HIDROBIOLÓGICAS. Universidad Autónoma Metropolitana. México. 149p.
- 1985a. LAS LAGUNAS COSTERAS MEXICANAS. Centro de Ecodesarrollo, SEPESCA, México. 253p.
- 1985b. Comparación hidrológica de tres lagunas costeras del estado de Veracruz, México. *Universidad y Ciencia*, 2(3):47-56.
- 1993. ECOSISTEMAS COSTEROS MEXICANOS. CONABIO-Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. México.
- Cruz-Romero, M. 1973. Análisis parcial del microplancton de la laguna de Pueblo Viejo, Ver., México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 24:327-368.
- Dahlberg, M. 1972. An ecological study of Georgia coastal fishes. *Fish. Bull.*, 70:323-352.
- Daniel, W. 1987. BIOESTADÍSTICA. Base para el análisis de las ciencias de la salud. 3ra. Ed. Limusa. México. 667p.
- Darnell, R. M. 1961. Trophic spectrum of an estuarine community, based on studies of lake Pontchartrain, Louisiana. *Ecology*, 42(3):553-568.
- 1962. Fishes of the río Tamesí and related coastal lagoons in east central México. *Publ. Inst. Mar. Sci. Tex.*, 8:199-365.
- Dawes, J.C. 1986. BOTÁNICA MARINA. Limusa. México. 673p.
- Dawson, C. 1969. Studies on the Gobies of Mississippi Sound and adjacent waters II. An illustrated Key to the gobioid fishes. *Publ. Gulf. Coast. Res. Lab. mus.*, 1:1-59.
- Day Jr, J.W. and A. Yáñez-Arancibia. 1982. Coastal lagoons and estuaries, ecosystem approach. *Ciencia Interamericana (Mar. Sci.)*, 22:11-26.
- Day Jr, J.; W. Smith; P. Wagner and W. Stowe. 1973. Community structure and carbon budget of a salt marsh and shallow bay estuarine system in Louisiana. Louisiana State University. Sea Grant Publication LSU-SG-72-04. 79 p.
- Deckert, G.D. and D.W. Greenfield. 1987. A review of the Western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). *Copeia*, 1987(2):182-194.
- Deegan, L. A. and B. A. Thompson. 1985. The ecology of fish communities in the Mississippi River deltaic plain, Chap. 4:35-56. In: A. Yáñez-Arancibia (Ed.), **Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal lagoons: Towards an Ecosystem Integration**, UNAM Press, México. 654pp.
- De la Lanza, G. y M. Cantú. 1986. Cuantificación de clorofilas y aplicación del índice de diversidad de pigmentos ( $D^{430}/D_{665}$ ) para estimar el estado biótico de la Laguna de Pueblo Viejo, Ver. *Universidad y Ciencia*, 3(5):31-42.
- De la Lanza, G. y C. Tovilla. 1986. Una revisión sobre taxonomía y distribución de pastos marinos. *Universidad y Ciencia*, 3(6):17-38.

- den Hartog, C. 1970. THE SEA-GRASSES OF THE WORLD. North Holland Pub. Amsterdam.
- , 1977. Structure, function, and classification in seagrass communities, 89-121 p. In: C. McRoy and C. Helfferich (Eds.), *Seagrasses Ecosystems. A scientific perspective*. M. Dekker. New York.
- De Sylva, D.P. 1975. Nektonic food webs in estuaries, 420-447 p. In: L. E. Cronin (Ed.), *Estuarine Research*. Academic Press, New York. 1:420-447.
- Dunton, K.H. 1990. Production ecology of *Ruppia maritima* L. s.l. and *Halodule wrightii* Aschers, in two subtropical estuaries. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 143:147-164.
- Eddy, S. and J. Underhill. 1978. HOW TO KNOW FRESHWATER FISHES. 3rd. Ed. Wm. C. Brown Co. Publ. USA. 215p.
- Edwards, R. 1978. Ecology of a coastal lagoon complex in México. *Estuar. Coast, Mar. Sci.*, 6:75-92.
- Emmel, T. 1975. ECOLOGÍA Y BIOLOGÍA DE LA POBLACIONES. Interamericana, México.
- Espinosa-Pérez, H.; P. Fuentes; M. Gaspar and V. Arenas. 1993. Notes on mexican ichthyofauna, Chap. 6:229-251. In: T. P. Ramamoorthy; R. Bye; A. Lot and J. Fa (Eds.), *Biological diversity of México: origins and distribution*. Oxford University Press. New York.
- Felder, D. L. 1973. An annotated key to crabs and lobsters (Decapoda:Reptantia), from coastal waters of the Northwestern Gulf of Mexico. Louisiana State Univ., Sea Grant Publ. LSU-SG-73-02. Louisiana. 103p.
- Felley, J. 1989. Nekton assemblages of the Calcasieu estuary. *Contrib. Mar. Sci.*, 31:95-117.
- Fenchel, T. 1970. Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass *Thalassia testudinum*. *Limnol. Oceanogr.*, 15:14-20.
- Fischer, W. (Ed.). 1978. FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishery Area 31). Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Flores-Verdugo, F.; F. González-Farías; O. Ramírez-Flores; F. Amezcua-Linares; A. Yáñez-Arancibia; M. Alvarez-Rubio and J. Day Jr. 1990. Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapán-Agua Brava lagoon-estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries*, 13(2):219-230.
- Fraser, T. 1968. Comparative osteology of the Atlantic Snooks (Pisces, *Centropomus*). *Copeia* 1968(3):433-460.
- Fuentes, P. 1991. Diversidad ictiofaunística en sistemas lagunares de México, 66-73. In: M.G. Figueroa, C. Alvarez, A. Esquivel y E. Ponce (Eds.), *Fisicoquímica y Biología de las Lagunas Costeras Mexicanas*. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.
- Fuentes, P.; H. Espinosa y J. Luna. 1989. Nuevos registros de peces en la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México. *An. Inst. Biol. Ser. Zool. Univ. Nal. Autón. México*, 60(2):257-262.
- Galindo, C. 1987. La teoría de la competencia y la estructura de las revoluciones científicas. *Acta Zool. Mex. (ns)*, 19:1-22.
- García, E. 1988. MODIFICACIONES AL SISTEMA DE CLASIFICACIÓN CLIMÁTICA DE KÖPPEN. Inst. Geograf. Univ. Nal. Auton. Mexico. 4ta. ed., Mexico.
- García-Cubas, A. 1981. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, Publ. Esp., 5:1-182.
- García-Cubas, A. y M. Reguero. 1990. Moluscos del sistema lagunar Tupilco-Ostión, Tabasco,

- México: Sistemática y Ecología. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México*, 17(2):309-343.
- García-Sandoval, S. 1972. Dinámica de los bancos ostrícolas en relación con factores del ambiente y el control ejercido mediante obras hidráulicas de la laguna de Pueblo Viejo, Ver., México. *Mem. IV Congr. Nal. de Oceanografía*. México. 429-442.
- Garside, E.T. 1973. Temperature, Animals, Fiches. Structural Response, Chap. 3:561-573. In: O. Kinne (Ed.), *Marine Ecology. A Comprehensive, integrated Treatise on life in ocean and coastal waters*, John Wiley, Great Britain.
- González, M. 1977. Observaciones sobre un comportamiento atípico de *Ruppia maritima* L., en una laguna costera tropical. *Bol. Soc. Bot. México*, 37:53-68
- González-Medrano, F. 1972. La vegetación del noreste de Tamaulipas. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México., Ser. Bot.*, 43:11-50.
- Gosner, K. L. 1971. GUIDE TO IDENTIFICATION OF MARINE AND ESTUARINE INVERTEBRATES. Cape hatteras to the bay of fundy. John Wiley, USA. 693p.
- , 1978. A FIELD GUIDE TO THE ATLANTIC SEASHORE. Houghton Mefflin Co. Boston. 329p.
- Green, R. H. and G. L. Vascotto. 1978. A method for the analysis of environmental factors controlling patterns of species composition in aquatic communities. *Water Res.*, 12:583-590.
- Heck, K and R. Orth. 1980. Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages, 449-464. In: V.S. Kennedy (Ed.), *Estuarine Perspectives*, Academic Press, New York. 534 p.
- Hellier, T. R. 1962. Fish production and biomass studies in relation to photosynthesis in the Laguna Madre de Texas. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex.*, 8:1-22.
- Hildebrand, H. 1958. Estudios biológicos preliminares sobre la laguna Madre de Tamaulipas. *Ciencia (México)*, 17:151-173.
- , 1969. Laguna Madre, Tamaulipas: Observations on its hydrography and fisheries, 679-686 pp. In: A. Ayala-Castañares y F. Phleger (Eds.) *Lagunas Costeras*, un simposio. *Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras*. UNAM-UNESCO, Nov. 28-30, 1967. México.
- Hoese, D. and R. Moore. 1977. FISHES OF THE GULF OF MEXICO. Texas, Louisiana and adjacent waters. Texas A&M University Press. U.S.A.
- Hoff, J. G. and R. M. Ibarra. 1977. Factors affecting the seasonal abundance, composition and diversity of fishes in a southeastern New England estuary. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 5:665-678.
- Holliday, F.G. 1973. Salinity, Fishes, Chap. 4:997-1083. In: O. Kinne (Ed.), *Marine Ecology. A comprehensive, integrated Treatise on life in ocean and coastal waters*, John Wiley, Great Britain.
- Hook, J. 1991. Seasonal variation in relative abundance and species diversity of fishes in South Bay. *Contrib. Mar. Sci.*, 52:127-141.
- Horn, M. and L. Allen. 1976. Numbers of species and faunal resemblance of marine fishes in California Bays and estuaries. *Bull. South. Cal. Acad. Sci.*, 75(2):159-170.
- , 1985. Fish Community Ecology in Southern California Bays and Estuaries, Chap. 8:169-190. In: A. Yáñez-Arancibia (Ed.), *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal lagoons: Towards an Ecosystem Integration*, UNAM Press, México. 654 pp.
- Hughes, R. N. 1980. Strategies for survival of aquatic organisms, Chap. 9:162-184. In: R.S.K. Barnes and K.H. Mann (Eds.), *Fundamentals of aquatic ecosystems*, Blackwell Sci. Pub., Oxford.

- INEGI, 1989. Carta Topográfica-F14B84, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informatica. SPP. México.
- Iniestra, R. y G. Moreno. 1991. Contribución al conocimiento de aspectos biológicos y ecológicos de *Anchoa mitchilli* (Osteichthyes:Engraulidae), en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. Tesis Profesional, ENEP-Zaragoza, UNAM. México.
- Jordan, D.S. and B.W. Evermann. 1896-1900. **The Fishes of North and Middle America**. Bull. U.S. Nat. Mus., 47(1-4):1-3313, 392 lams.
- Jordan, D. S. and J. D. Snyder. 1851. Notes on a collection of fishes from the rivers of Mexico, with description of twenty new species. U.S. Commission of fish and fisheries, Doc. 4361, 115-147 pp. Washington.
- Kemp, W. M.; W. R. Boynton; R. R. Twilley; J. C. Stevenson and L. G. Ward. 1984. Influence of sunmersed vascular plants on ecological processes in upper Chesapeake Bay, 367-394 pp. *In*: V.S. Kennedy (Ed.), **The estuary as a filter**, Academic Press, U.S.A.
- Kinne, O. 1973. Temperature, General Introduction, Chap. 3:321-346. *In*: O. Kinne (Ed.), **Marine Ecology. A comprehensive, integrated Treatise on life in ocean and coastal waters**, John Wiley & Sons, Great Britain.
- Kobelkowsky, A. 1985. Los peces de la Laguna de Tampamachoco, Veracruz, México. *Biotica* 10(2):145-156.
- , 1991. Ictiofauna de las lagunas costeras del estado de Veracruz, 74-93 pp. *In*: M. G. Figueroa, C. Alvarez, A. Esquivel y E. Ponce (Eds.), **Fisicoquímica y Biología de las Lagunas Costeras Mexicanas**. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.
- Krebs, C. 1985. **ECOLOGY**. The experimental analysis of distribution and abundance. 3rd. Ed., Harper Collins Pub. New York. 800p.
- , 1989. **ECOLOGICAL METHODOLOGY**. Harper-Collins, Pub. Chicago.
- Kushlan, J. 1976. Environmental stability and fish community diversity. *Ecology*, 57:821-825.
- Lack, D. 1954. **THE NATURAL REGULATION OF ANIMAL NUMBERS**. Oxford University Press. London.
- Lankford, R. 1977. Coastal Lagoon of México. Their origin and Classification. *In*: M. Wiley (Ed), **Estuarine Processes**, Academic Press., 2:182-215.
- Linton, L. R., R. W. Davies and F. J. Wrona. 1981. Resource utilization indices: an assessment. *J. Anim. Ecol.*, 50:283-392.
- Livingston, R. J. 1976. Diurnal and seasonal fluctuations of organisms in north Florida estuary. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 4:373-400.
- , 1982. Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Mar. Biol. Prog. Ser.*, 7:1-12.
- , 1984a. The relationship of physical factors and biological response in coastal seagrass meadows. *Estuaries*, 7:377-390.
- , 1984b. Trophic response of fishes to habitat variability in coastal seagrass systems. *Ecology*, 65:1258-1275.
- , 1985. Organization of fishes in coastal seagrass system: The response to stress, Chap. 16: 367-382. *In*: A. Yáñez-Arancibia (Ed), **Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration**, UNAM Press, México. 654 p.
- Livingston, R.; G. Kobylnski; F. Lewis III and P. Sheridan. 1976. Long-term fluctuations of epibenthic fish and invertebrate populations in Apalachicola Bay, Florida. *Fish. Bull.*, 74:311-321.

- López, E.R. 1979. GEOLOGÍA DE MÉXICO. Tomo II. México. 454p.
- Lowe-McConnell, R.H. 1977. ECOLOGY OF FISHES IN TROPICAL WATERS. Edward Arnold Pub. Great Britain.
- Mann, K.H. 1980a. Benthic Secondary Production, Chap. 6:103-118. In: R.S.K. Barnes and K.H. Mann (Eds.), *Fundamentals of aquatic ecosystems*, Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- Mann, K.H. 1980b. The total aquatic system, Chap. 10:185-200. In: R.S.K. Barnes and K.H. Mann (Eds.), *Fundamentals of aquatic ecosystems*, Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- Mann, K.H. 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 33(4 part 2):910-930.
- Mann, K. H. and J.R. N. Lazier. 1991. DYNAMICS OF MARINE ECOSYSTEMS. Biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Sci. Pub. Boston. 466p.
- McHugh, J. 1967. Estuarine nekton, 581-620. In: G. H. Lauff (Ed.), *Estuaries*. American Association for the Advancement of Science, Publication 83.
- Meek, S. E. 1904. The freshwater Fishes of México north of the Isthmus of Tehuantepec. *Publ. Field Columbian Mus., Zool. ser.*, 5:1-252.
- Meek, S. E. and S. F. Hildebrand. 1923-1928. The Marine Fishes of Panama. *Publ. Field Mus. Nat. Hist., Zool. ser.*, 15(1-4):1-1045.
- Méndez-Ramírez, I. 1989. La ubicación de la estadística en la metodología científica. *Ciencia*, 40(1):39-48.
- , 1993. Uso y abuso de la estadística en investigación. *Tópicos de Investigación y Posgrado*, 3(2):3-8.
- Mercader, Y. y G. Waller. 1980. LA PESCA EN MÉXICO. Análisis de la producción bibliográfica. Departamento de Pesca. México.
- Miller, R. R. 1960. Systematics and Biology of the Gizzard Shad (*Dorosoma cepedianum*) and related fishes. *Fish. Bull.* 6(173):371-392.
- , 1983. Checklist and key to the mollies of Mexico (Pisces: Poeciliidae: *Poecilia*, subgenus *Mollienesia*). *Copeia* (3):817-822.
- , 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An. Esc. Nat. Cienc. Biol. México*, 30:121-153
- Miranda, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación, Vol.2:215-271. In: Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento, Inst. Méx. Rec. Nat. Renov. México.
- Montiel, M. 1994. Biología y ecología de los gerreidos (Pisces:Gerreidae), de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. Tesis Profesional, FES-Zaragoza, UNAM. México.
- Morales, A. 1974. El cultivo de la Tilapia en México: Datos biológicos. Instituto Nacional de Pesca. INP/si:24-25 pp.
- Moyle, P.B. and J.J. Cech, Jr. 1988. FISHES. An Introduction to Ichthyology. 2nd. Ed. Prentice Hall. U.S.A.
- Mulligan, T.J. and F.F. Snelson. 1983. Summer-season populations of epibenthic marine fishes in the Indian river lagoon system Florida. *Florida Sci.*, 46(3/4):250-276.
- Musick, J.; J. Colvocoresses and E. Foell. 1985. Seasonality and distribution, availability and composition of fish assemblages in Chesapeake Bight, Chap. 21:451-474. In: A. Yañez-Arancibia (Ed.), *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem integration*, UNAM Press, México, 654p.
- Nelson, J.S. 1984. FISHES OF THE WORLD. John Wiley. New York.
- Nicholson, A.J. 1933. The balance of animal populations. *J. Animal Ecol.*, 2:131-178.

- Nixon, S. W. and C. A. Oviatt. 1973. Ecology of a New England salt marsh. *Ecol. Monogr.* 43: 463-498.
- Nordlie, F. G. and D. O. Kelso. 1975. Trophic relationships in a tropical estuary. *Revue Biol. Trop.*, 23:77-99.
- Norusis, M.J./SPSS Inc. 1988. SPSS/PC+ Advance Statistics V 2.0 for the IBM PC/XT/AT and PS2. Statistics Guide. Chicago. B1-B40pp.
- Novello, A. 1978. La vegetación de la estación biológica El Morro de La Mancha, Veracruz. *Biotica*, 3(1):9-23.
- Odum, E.P. 1971. FUNDAMENTALS OF ECOLOGY. W.B. Sanders Co., U.S.A.
- , 1980. The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt marsh estuaries: Tidal subsidy, outwelling, and detritus-bases food chains, 485-495 p. In: V. S. Kennedy (Ed.), *Estuarine Perspectives*. Academic Press. New York. 534 p.
- Odum, W. E. and E. J. Heald. 1975. The detritus based-food web and estuarine mangrove community, 1:265-286. In: L.E. Cronin (Ed.), *Estuarine Research*. Academic Press. New York.
- Ogren, L. and H. Brusher. 1977. The distribution and abundance of fishes caught with a trawl in the St. Andrew Bay system, Florida. *Northeast Gulf Sci.*, 1:83-105.
- Oviatt, C. and S. Nixon. 1973. The demersal fish of Narragansett Bay. An analysis of community structure, distribution and abundance. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 1:361-378.
- Perkins, E. J. 1974. THE BIOLOGY OF ESTUARIES AND COASTAL WATERS. Academic Press. London.
- Phillips, R. and E. Meñez. 1988. SEAGRASSES. Smithsonian contributions to the marine sciences. No. 34. U.S.A. 104p.
- Pianka, E. R. 1988. EVOLUTIONARY ECOLOGY. 4th. Ed., Harper Collins Pub. New York. 468p.
- Pielou, E.C. 1974. POPULATION AND COMMUNITY ECOLOGY. Principles and methods. Gordon & Breach Sci. Pub., USA.
- , 1975. ECOLOGICAL DIVERSITY, John Wiley. USA.
- , 1977. MATHEMATICAL ECOLOGY. 2nd. Ed., John Wiley. USA.
- , 1984. THE INTERPRETATION OF THE ECOLOGICAL DATA. A primer on Classification and Ordination. John Wiley. USA.
- Pinto, L. 1988. Populations dynamics and community structure of fish in the mangroves of Pagbilao, Philippines. *J. Fis. Biol.*, 33(Supplement A):35-43.
- Pomeroy, L. R. 1980. Detritus and its role as a food source, Chap. 5:84-102. In: R.S.K. Barnes and K.H. Mann (Eds.), *Fundamentals of aquatic ecosystems*, Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- Poole, R.W. 1974. AN INTRODUCTION TO QUANTITATIVE ECOLOGY. McGraw-Hill. USA.
- Post, H. A. and A. A. De la Cruz. 1977. Litterfall, litter decomposition, and flux of particulate organic material in a coastal plain stream. *Hydrobiologia*, 55:201-207.
- Raymont, G.E. 1980. PLANKTON AND PRODUCTIVITY IN THE OCEANS. Phytoplankton, Vol. I. 2nd. Ed., Pergamon, Oxford. 479p.
- Reséndez-Medina, A. 1970. Estudio de los peces de la laguna de Tamiahua, Veracruz, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México* 41, Ser. Cienc. del Mar y Limnol. (1):79-149.
- , 1971. Peces colectados en el arrecife La Blanquilla, Veracruz, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México, Ser. Cienc. del Mar y Limnol.*, 1:7-30.
- , 1973. Estudio de los peces de la laguna de Alvarado, Veracruz, México. *Rev. Soc. Mex.*

- Hist. Nat.* 34:183-281.
- 1979. Estudios ictiofaunísticos en lagunas costeras del Golfo de México y Mar Caribe, entre 1966 y 1978, México. *Anal. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool.*, 50(1):633-644.
- 1981a. Peces colectados en el sistema lagunar El Carmen-Machona-Redonda, Tabasco, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México* 51, *Ser. Zool.* (1):477-504.
- 1981b. Estudio de los peces de la laguna de Términos, Campeche, México. I. *Biotica*, 6(3): 239-291.
- 1981c. Estudio de los peces de la laguna de Términos, Campeche, México. II. *Biotica*, 6 (4):345-430.
- 1983. Hidrología e ictiofauna de la laguna de Zontecomapan, Veracruz, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser Zool.* 53(1):385-417.
- Reséndez-Medina, A. y A. Kobelkowsky. 1991. Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del Golfo de México, México. *Universidad y Ciencia*, 8(15):91-110.
- Robins, C. R. and G. R. Ray. 1986. A FIELD GUIDE TO ATLANTIC COAST FISHES OF NORTH AMERICA. The Petersen field guide series; 32. U.S.A.
- Ross, S. W. and S. P. Epperly. 1985. Utilization of shallow estuarine nursery areas by fishes in Pamlico sound and adjacent tributaries, North Carolina, Chap. 10:207-232. In: A. Yáñez-Arancibia (Ed), *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration*, UNAM Press, México. 654 p.
- Rozas, L. and C. Hackney. 1984. Use of oligohaline marshes by fishes and macrofaunal crustaceans in North Carolina. *Estuaries*, 7:213-224.
- Rzedowski, J. 1983. VEGETACIÓN DE MÉXICO. Limusa. México. 432p.
- Salvadores-Baledón, M. y A. Reséndez-Medina. 1990. Modificaciones en la composición ictiofaunística del sistema lagunar El Carmen-Machona, Tabasco, por la apertura de la boca panteones. *Universidad y Ciencia*, 7(14):5-13.
- Sánchez-Hidalgo, H. 1974. Diatomeas planctónicas de la laguna de Pueblo Viejo, Ver., México. Tesis Profesional. Esc. Nal. Cienc. Biol., IPN. México.
- Sanders, H. L. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay III. The structure of the soft-bottom community. *Limnol. Oceanog.*, 5:138-153.
- 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat.*, 102:243-282.
- Sarukhán, J. 1981. México, Chap. 3:17-30 pp. *Irr.* E. J. Kormondy and J.F. McCormick (Eds.), *Handbook of contemporary developments in world ecology*. Greenwood Press. U.S.A.
- Schelske, C. and E. Odum. 1961. Mechanisms maintaining high productivity in Georgia Estuaries. *Proc. Gulf. Carib. fish. Inst.*, 14:75-80.
- Sevilla, M. L. 1977. INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA MARINA. Instituto Politécnico Nacional. México. 218p.
- Sheridan, P. 1983. Abundance and distribution of fishes in the Galveston bay system, 1963-1964. *Contrib. Mar. Sci.*, 26:143-163.
- Siegel, S. 1972. ESTADÍSTICA NO PARAMÉTRICA. 2da. Ed. Trillas. México. 344p.
- Simmons, E. G. 1957. An ecological survey of the upper Laguna Madre of Texas. *Contrib. Mar. Sci.*, 4:156-200.
- Smith, E.P. and T.M. Zaret. 1982. Bias in estimating Niche Overlap. *Ecology*, 63(5):1248-1253.
- Sokal, R. and F. Rohlf. 1981. BIOMETRY. 2nd. ed, Freeman. New York. 859p.
- Steel, R. G. y J. H. Torrie. 1985. BIOESTADÍSTICA PRINCIPIOS Y PROCEDIMIENTOS.

- McGraw-Hill, México.
- Stevenson, J.C. 1988. Comparative ecology of submersed grass beds in freshwater, estuarine, and marine environments. *Limnol. Oceanogr.* 33(4 part 2):867-893.
- Stoner, A. W. 1986. Community structure of the demersal fish species of laguna Joyuda, Puerto Rico. *Estuaries*, 9:142-152.
- 1991. Diel variation in the catch of fishes and penaid shrimp in a tropical estuary. *Estuarine Coast. Shelf Sci.*, 33:57-69.
- Subrahmanyam, C. B. 1985. Fish community of a bay estuarine-marsh system in North Florida, Chap. 9:191-206. In: A. Yáñez-Arancibia (De), **Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration**, UNAM Press, México. 654 p.
- Subrahmanyam, C. B. and C. Coultas. 1980. Studies of the animal communities in two north Florida salt marshes. Part III. Seasonal fluctuations of fish and macroinvertebrates. *Bull. Mar. Sci.*, 30:790-818.
- Sutcliffe, W. H. 1972. Some relations of land drainage nutrients, particulare material, and fish catch in two eastern Canadian bays. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 29:357-362.
- Tatsuoka, M. M. 1988. MULTIVARIATE ANALYSIS<sup>2</sup>. Techniques for educational and psychological research. McMillan, Pub. New York. 479p.
- Teal, J. M. 1980. Primary production of benthic and fringing plant communities, Chap. 4:67-83. In: R. S. K. Barnes and K. H. Mann (Eds.), **Fundamentals of aquatic ecosystems**, Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- Thorson, G. 1957. Botton communities, 463-534 pp. In: J. Hedgepeth (Ed.), **Treatise on Marine Ecology and Paleoecology**. Vol. I. Ecology Geol. Soc. Am., Mem. 67.
- Topp, R. and F. Hoff. 1972. Flatfishes (*Pleuronectiformes*). *Mem. of the hourglass cruises*, 4:1-135.
- Trewavas, E. 1982. Generic groupings of Tilapiini used in Aquaculture. *Aquaculture*, 27:79-84.
- Turner, R. E. 1977. Intertidal vegetation and commercial yields of penaid shrimps. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 106(5):411-416.
- Vernberg, F. J. 1973. Dissolved gases: Animals, Chap. 9:1491-1596. In: O. Kinne (Ed.), **Marine Ecology. A comprehensive, integrated Treatise on life in ocean and coastal waters**, John Wiley, Great Britain.
- Warburton, K. 1978. Community structure, abundance and diversity of fish in a Mexican coastal lagoon system. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 7:497-519.
- 1979. Growth and production of some important species of fish in a Mexican coastal lagoon system. *J. Fish. Biol.*, 14:449-464.
- Weinstein, M. P. 1985. Distributional ecology of fishes inhabiting warm-temperate and tropical estuaries: Community relationships and implications, Chap. 14:285-309. In: A. Yáñez-Arancibia (Ed), **Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration**, UNAM Press, México. 654 p.
- Westman, W. E. 1980. Gaussian analysis: identifying environmental factors influencing bell-shaped species distributions. *Ecology*, 61:733-739.
- Whitehead, P. J. P. 1985. FAO species catalogue. Vol. 7. *Clupeoid* fishes of the world (Suborder *Clupeoide*). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf herrings. Part I-*Chirocentridae*, *Clupeidae* and *Pristigasteridae*. **FAO Fish Synop.**, (125) Vol. 7, Pt.1:304 p.
- Whitehead, P. J. P., G. J. Nelson and T. Wongratana. 1988. FAO species catalogue. Vol. 7.

- Clupeoid* fishes of the world (*Engraulidae*). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf herrings. Part 2 - *Engraulidae*. **FAO Fish Synop.**, (127) Vol. 7, Pt.2:305-579 p.
- Whittaker, R. 1975. **COMMUNITIES AND ECOSYSTEMS**. 2nd. Ed., MacMillan Publ., U.S.A. 387p.
- Wilber, C. G. 1973. Turbidity: Animals, Chap. 6:1181-1194. *In*: O. Kinne (De.), **Marine Ecology. A comprehensive, integrated Treatise on life in ocean and coastal waters**, John Wiley, Great Britain.
- Wilhm, J.L. 1968. Use of biomass units in Shannon's formula. *Ecology* 49:153-156.
- Yáñez-Arancibia, A. 1978. Patrones ecológicos y variación cíclica de la estructura trófica de las comunidades nectónicas en lagunas costeras del Pacífico de México. *Rev. Biol. Trop.*, 26(Supl. 1):191-218.
- , 1986. **ECOLOGÍA DE LA ZONA COSTERA**. AGT Editor, México.
- 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. Nal. Autón. México*, 4(1):107-114.
- Yáñez-Arancibia, A. and J. W. Day Jr., 1982. Ecological characterization of Términos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in southern Gulf of México. *In*: P. Lasserre and H. Postma (Eds.) **Coastal Lagoons, Oceanologica Acta**. Vol. Spec., 5(4):431-440.
- Yáñez-Arancibia, A.; F. Amezcua-Linares and J. Day, Jr. 1980. Fish community structure and function in Terminos Lagoon, a tropical estuary in the southern Gulf of México, 465-482 p. *In*: V.S. Kennedy (Ed.), **Estuarine Perspectives**. Academic Press. New York. 534 p.
- Yáñez-Arancibia, A.; A. Lara-Domínguez and H. Alvarez-Guillén. 1985a. Fish community ecology and dynamic in estuarine inlets. Chap. 7:127-168. *In*: A. Yáñez-Arancibia (Ed.), **Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem integration**. UNAM Press, México. 654p.
- Yáñez-Arancibia, A.; G. Soberón-Chávez and P. Sánchez-Gil. 1985b. Ecology of control mechanisms of natural fish production in the coastal zone, Chap. 27:571-594. *In*: A. Yáñez-Arancibia (Ed), **Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration**, UNAM Press, México. 654 p.
- Yáñez-Arancibia, A.; A. L. Lara-Domínguez and J. W. Day Jr. 1993. Interactions between mangrove and seagrass habitats mediated by estuarine nekton assemblages: coupling of primary and secondary production. *Hydrobiología*, 264:1-12.
- Yáñez-Arancibia, A.; A. Lara-Domínguez; P. Chavance and D. Flores-Hernández. 1983. Environmental behavior of Términos Lagoon ecological system, Campeche, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México.*, 10(1):137-176.
- Yáñez-Arancibia, A.; A. Lara-Domínguez; J. Rojas-Galaviz; P. Sánchez-Gil; J. Day Jr. and G. Madden. 1988. Seasonal biomass and diversity of estuarine fishes coupled with tropical habitat heterogeneity (Southern Gulf of Mexico). *J. Fish. Biol.*, 33(Supplement A):191-200.
- Yáñez-Arancibia, A.; A. Lara-Domínguez; A. Aguirre-León; S. Díaz-Ruiz; F. Amezcua-Linares; D. Flores-Hernández y P. Chavance. 1985c. Ecología de poblaciones de peces dominantes en estuarios tropicales: Factores ambientales que regulan las estrategias biológicas y la producción. Chap. 15:311-366. *In*: A. Yáñez-Arancibia (Ed.), **Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem integration**. UNAM Press, México. 654p.
- Yáñez-Arancibia, A.; A. Lara-Domínguez; P. Sánchez-Gil; I. Vargas-Maldonado; P. Chavance;

- F. Amezcua-Linares; A. Aguirre-León y S. Díaz-Ruíz. 1982. Ecosystem dynamics and nichthemeral and seasonal programming of fish community structure in a tropical estuarine inlet, Mexico. In: P. Lasserre and H. Postma (Eds.), Coastal Lagoons, *Oceanologica Acta*, Vol. Spec., 5(4):417-429.
- Yáñez-Arancibia, A.; A. Lara-Domínguez; P. Sánchez-Gil; I. Vargas-Maldonado; M. García-Abad; H. Alvarez-Guillén; M. Tapia-García; D. Flores-Hernández and F. Amezcua-Linares. 1985d. Ecology and evaluation of fish community in coastal ecosystem: Estuary-shell interrelationships in the Southern Gulf of México. Chap. 22:475-498. In: A. Yáñez-Arancibia (Ed.), **Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem integration**. UNAM Press, México. 654p.
- Yoshiyama, R.; J. Holt; S. Holt; R. Godbout and D. Wohlschlag. 1982. Abundance and distribution patterns of demersal fishes on the south Texas outer continental shelf: a statistical description. *Contrib. Mar. Sci.*, 25:61-84.