

40
201



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTO DE LA DEPREDAACION DEL CAMARON
ROSADO *PENAEUS (F) DUORARUM* SOBRE
ANFIPODOS EPIBENTICOS EN CUATRO
HABITATS ESTUARINOS.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A:

ADRIANA CORONA MOTHE



DIR. TESIS DR. ALBERTO L. SANCHEZ MARTINEZ
FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

MEXICO, D. F. 1998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

26 3737



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Efecto de la depredación del camarón rosado Penaeus (F.) duorarum sobre la
abundancia de anfípodos epibénticos en cuatro habitat estuarinos"

realizado por Corona Mothe Adriana

con número de cuenta 8902328-2 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Alberto de Jesús Sánchez Martínez

Alberto Sánchez Martínez

Propietario

Dra. María Luisa Andrea Raz-Guzmán Macbeth
Dr. Fernando Álvarez Noguera

A. Raz-Guzmán M.

Propietario

M. en C. Alicia de la Luz Durán González

Fernando Álvarez Noguera

Suplente

M. en C. Rosa Amanda Florido Araujo

Rosa A. Florido Araujo
FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Suplente

Edna M. Suárez Díaz

Consejo Departamental de Biología

M. Dra. Edna Maríán Suárez Díaz



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

A mis padres, Enrique Corona y Ma. Esther Mothe Romero
porque todo lo que han y hemos pasado juntos nos permite continuar
jugando el interminable e incomprensible juego de la vida ...

A mis hermanos Claudia, Enrique y Brenda
a quienes día con día la vida misma me va enseñado a
entender y querer...

A mi sobrino Enrique Duran Corona
“...mi niño, niño...”

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Luis A. Soto González, responsable del Laboratorio de Ecología del Bentos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, por el apoyo incondicional brindado durante la realización de este trabajo. Por el apoyo otorgado a través del proyecto DGAPA IN211795, del cual es responsable.

Al Dr. Alberto J. Sánchez Martínez por la dirección del presente trabajo y por todo lo aprendido durante este proceso.

A los miembros del comité sinodal: Dra. Andrea Raz-Guzmán Macbeth, M. en C. Alicia Durán González, M. en C. Rosa Florido Araujo, Dr. Fernando Álvarez Noguera.

A la Dra. Andrea Raz-Guzmán por su apoyo incondicional, amistad y por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo.

A los responsables de la estación "El Carmen" del ICMYL-UNAM por las facilidades otorgadas durante la realización de este trabajo. A Andres Reda por el apoyo durante los muestreos en Laguna de Términos.

A la Dra. Guadalupe de la Lanza por las facilidades otorgadas durante el procesamiento de muestras.

A los responsables del laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias por la ayuda brindada.

A mis compañeras y amigas de la Facultad de Ciencias: Yazmín Ramírez Avila, Dulce Ma. Figueroa Castro, Ma. del Carmen Flores Carmona, Claudia Quiroz Rosas.

A todos aquellos que contribuyeron con mi formación. Muy especialmente a Leonardo Velázquez Hernández, mi profesor de sexto año de primaria en el estado de Michoacán. Al Físico y Matemático Noe Velázquez Barrón, profesor de Cálculo en el CCH-UNAM. A la Dra. Ma. Isabel Villaseñor Ruiz, profesora de la Facultad de Ciencias-UNAM. Por enseñarme que la tenacidad y sencillez se porta dentro y fuera del aula. En donde quiera que se encuentren...

A los integrantes del laboratorio de Ecología del Bentos: Carlos, Sherry, Isabel, Patricia, Mauricia, Claudia, Rosa, Everardo, Luis, Antonio, Penélope, Diana, Edgardo, Ricardo. A Margarita, Carmen, Jesús, Víctor.

A Margarita y Emiliano por el tiempo que tuvimos que compartir.

A todos aquellos con quienes mi vida se ha cruzado y que faltan por mencionar .

INDICE

RESUMEN.....	1
I INTRODUCCION	2
II METODO	
II.1 AREA DE ESTUDIO.....	4
II.2 SELECCION DE HABITATS.....	4
II.3 COMPOSICIÓN, ABUNDANCIA, BIOMASA Y DIVERSIDAD DE PRESAS....	6
II.4 SELECCION DE PRESAS Y DEPREDADORES.....	8
II.5 TASA DE CONSUMO DE PRESAS.....	10
II.6 COMPLEJIDAD DEL HABITAT.....	12
III RESULTADOS	
III.1 COMPOSICIÓN, ABUNDANCIA, BIOMASA Y DIVERSIDAD DE PRESAS....	12
III.2 TASA DE CONSUMO	16
III.3 COMPLEJIDAD DEL HABITAT.....	18
IV DISCUSION	
IV.1 VARIACIÓN DE LA COMPOSICIÓN ESPECÍFICA Y ABUNDANCIA DE PRESAS ENTRE HÁBITATS.....	19
IV.2 TASA DE CONSUMO DE PRESAS.....	22
IV.3 COMPLEJIDAD DEL HABITAT.....	23
V CONCLUSIONES.....	26
VI REFERENCIAS.....	26

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

FIG. 1 “EL CAYO”, LAGUNA DE TERMINOS, CAMPECHE, MEXICO.....	5
FIG. 2 MUESTREADORES EMPLEADOS DURANTE EL CENSO EN CAMPO.....	8
FIG. 3 ATRIBUTOS DE LA COMUNIDAD DE ANFIPODOS Y COMPLEJIDAD DEL HABITAT.....	9
FIG. 4 DISEÑO EXPERIMENTAL PARA EVALUAR LA TASA DE CONSUMO DE ANFIPODOS POR EL CAMARON ROSADO <i>Penaeus duorarum</i>	11
FIG. 5 DISEÑO EXPERIMENTAL PARA EVALUAR LA EFICIENCIA DE DEPREDACION DEL CAMARON ROSADO <i>Penaeus duorarum</i>	13
FIG. 6 MORTALIDAD DE ANFIPODOS POR DEPREDACION POR <i>Penaeus duorarum</i> (Mo) EN DIFERENTE DENSIDAD DE PRESAS:	
a) Mo EN TERMINOS DE LA ABUNDANCIA NUMERICA DE ANFIPODOS.....	17
b) Mo EN TERMINOS DE LA BIOMASA DE ANFIPODOS CONSUMIDOS.....	17
FIG. 7 MEDIANA DE LA MORTALIDAD DE ANFIPODOS POR DEPREDACION POR <i>Penaeus duorarum</i> EN RELACION A LA DENSIDAD DE PRESAS.....	17
FIG. 8 TASA DE MORTALIDAD DE ANFIPODOS POR DEPREDACION DE <i>Penaeus</i> <i>duorarum</i> (Mo/N):	
a) Mo/N EN FUNCION DE LA ABUNDANCIA NUMERICA DE ANFIPODOS.....	17
b) Mo/N EN TERMINOS DE LA BIOMASA DE ANFIPODOS CONSUMIDOS EN (mgCOLC).....	17
FIG. 9 TASA DE MORTALIDAD PROMEDIO (Mo/N) DE ANFIPODOS POR DEPREDACION POR <i>Penaeus duorarum</i> :	
a) Mo/N EN RELACION A LA COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL DEL HABITAT (n= 20).....	19
b) Mo/N EN RELACION A LA DENSIDAD DE PRESA (n= 50).....	19
c) Mo/N EN RELACION AL HABITAT Y A LA DENSIDAD DE PRESAS (n=10)..	19

TABLA 1. ABUNDANCIA TOTAL DE ANFIPODOS RECOLECTADOS EN “EL CAYO”.....	14
TABLA 2. ATRIBUTOS DE LA COMUNIDAD DE ANFIPODOS Y SU RELACION CON LA COMPLEJIDAD DEL HABITAT.....	15
TABLA 3. ATRIBUTOS DEL GREMIO DE ANFIPODOS EPIBENTONICOS Y SU RELACION CON LA COMPLEJIDAD DEL HABITAT.....	15
TABLA 4. DENSIDAD Y BIOMASA DE ANFIPODOS Y SU RELACION CON LA COMPLEJIDAD CUANTITATIVA DEL HABITAT.....	16
TABLA 5. MORTALIDAD DE ANFIPODOS (Mo) CONSUMIDOS POR <i>Panaeus (F.) duorarum</i> EN RELACION A LA DENSIDAD DE PRESAS.....	16
TABLA 6. ANDEVA EN FUNCION DE LA COMPLEJIDAD FISICA DEL HABITAT Y DE LA DENSIDAD DE PRESAS.....	18

RESUMEN

La abundancia y diversidad de anfípodos se cuantificaron mediante un muestreo sistematizado en sustratos suaves someros sin vegetación (SSSV), *Thalassia testudinum*, y macroalgas adheridas a *T. testudinum* (VAS). En los muestreos se recolectaron 2192 anfípodos pertenecientes a 16 especies, de las cuales once fueron epibentónicas. El índice de diversidad de anfípodos epibentónicos resultó significativamente mayor en VAS que en *T. testudinum*, mientras que en SSSV no se recolectaron anfípodos. En cambio, la densidad y biomasa de anfípodos, así como su relación con la complejidad cuantitativa de los dos hábitats con vegetación resultaron similares. La tasa de consumo de anfípodos por depredación por *Penaeus (F.) duorarum* se estimó experimentalmente mediante un ANDEVA de un factor que incluyó siete tratamientos de densidad de presas (481, 963, 1444, 1926, 2407, 2888 y 3852 org/ m²). La tasa de consumo mostró una tendencia a incrementarse en función de la densidad de presas. Por último, la tasa de mortalidad debida a la depredación por *P. duorarum* en hábitats con diferente complejidad física se estimó experimentalmente mediante un ANDEVA de dos factores que incluyó cinco tratamientos de hábitat y dos tratamientos de densidades de presas. Los hábitats seleccionados fueron SSSV, troncos hundidos (TH), pastos marinos con 300 y 1200 tallos/m² (P300 y P1200, respectivamente) y macroalgas (MA). Las densidades de presas fueron 962 y 2,406 org/ m². La mortalidad por depredación fue significativamente menor en P1200 que en P300, TH y MA, las cuales a su vez fueron significativamente menores a la registrada en SSSV. La tasa de depredación resultó significativamente mayor en la densidad alta de presas que en la baja. Las diferencias significativas de la mortalidad por depredación en los efectos combinados se debieron a la menor mortalidad registrada en P1200 y en densidades bajas de presas. La aparente contradicción entre las abundancias registradas en campo y las mortalidades por depredación estimadas experimentalmente con respecto a la complejidad de los hábitats es a consecuencia de la posible utilización diferencial del microhábitat por los anfípodos y a la dependencia de los camarones por los pastos marinos. Para los anfípodos las macroalgas y pastos marinos sirven como una alternativa de mayor refugio en contra de la depredación por parte de poblaciones residentes permanentemente en pastos marinos, mientras que las macroalgas representan un hábitat que puede proveer mayor disponibilidad de alimento.

I. INTRODUCCIÓN

Entre los principales mecanismos que intervienen en la estructuración de los sistemas estuarinos y que han permitido explicar su elevada diversidad y abundancia, están su alta productividad primaria, su estabilidad sedimentaria, y la heterogeneidad y complejidad de hábitats que proveen sitios de alimentación y refugio (Young *et al.*, 1976; Young y Young, 1978; Nelson, 1979b; Heck y Thoman, 1981; Gilinsky, 1984; Heck y Thoman, 1984; Orth *et al.*, 1984; Leber, 1985; Heck y Weinstein, 1989; Zieman *et al.*, 1989; Wilson *et al.*, 1990; Downing, 1991; Heck y Crowder, 1991; Perkins-Visser *et al.*, 1996; Sánchez y Raz-Guzmán, 1997). El estudio de los factores que regulan la distribución y abundancia de las poblaciones asociadas a diferentes hábitats estuarinos se han enfocado principalmente a analizar la relación entre la complejidad del hábitat y las interacciones directas e indirectas entre presas y depredadores (Abele, 1974; van Dolah, 1978; Nelson, 1979a y b; Caine, 1983; Stoner, 1983; Stoner *et al.*, 1983; Livingston, 1984a; Orth *et al.*, 1984; Virnstein *et al.*, 1984; Jensen y Jensen, 1985; Leber, 1985; Stoner y Lewis, 1985; Russo, 1987; Downing, 1991; Sebens, 1991; Everett y Ruiz, 1993; Sánchez, 1994b, 1997).

Las interacciones depredador-presa son uno de los principales mecanismos que regulan la organización de las comunidades asociadas a la vegetación acuática sumergida (Sih, 1985; Bell *et al.*, 1991). Estas interacciones pueden ejercer efectos estabilizadores o desestabilizadores sobre la dinámica de las comunidades estuarinas, como consecuencia de las características ecomorfológicas y conductuales del depredador y de la presa (van Dolah, 1978; Virnstein, 1980; Heck y Thoman, 1981; Gilinsky, 1984; Orth *et al.*, 1984; Leber, 1985; Sih *et al.*, 1985; West y Williams, 1986; Heck y Wilson, 1987; Begon *et al.*, 1988; Norton, 1991). La marcada variación de la abundancia y riqueza específica registrada entre los hábitats estuarinos más conspicuos (vegetación acuática sumergida, substratos suaves sin vegetación, substratos rocosos y restos de vegetación arbórea) se ha atribuido, entre otras causas, al valor relativo de estos hábitats, a su variación temporal y a su arreglo físico en el espacio (Heck y Wetstone, 1977; Kikuchi y Pérèz, 1977; Nelson, 1979b; Heck y Orth, 1980a y b; Heck y Thoman, 1981; Gilinsky, 1984; Orth *et al.*, 1984; Leber, 1985; Bell y Westoby, 1986a; Wilson *et al.*, 1990; Heck y Crowder, 1991; Worthington *et al.*, 1992; Sánchez *et al.*, 1996; Florido y Sánchez, sometido). El valor relativo de un hábitat está en función del incremento de la disponibilidad de alimento y la disminución de la tasa de mortalidad por depredación (Gotceitas y Colgan, 1989; Minello y Zimmerman, 1991). El valor relativo de un hábitat se relaciona con su complejidad física. La complejidad física de un hábitat está dada por la cantidad de microhábitats disponibles, que en el caso de las macrofitas se cuantifica por medio de la densidad y biomasa de su estructura foliar (Stoner y Lewis, 1985; Virnstein, 1987; McCoy y Bell, 1991). Los substratos suaves sin vegetación albergan abundancias y diversidades de organismos menores que los pastos marinos, macroalgas y troncos hundidos, lo cual es resultado de su menor complejidad física (Bierbaum, 1979; Nelson, 1979a y b, 1981; Stoner, 1979, 1983; Heck y Thoman, 1981; Caine, 1983, 1991; McBane y Croker, 1983; Sainte-Marie y Brunel, 1983; Orth *et al.*, 1984; Virnstein *et al.*, 1984; Lipcius y Hines, 1986; Russo, 1987; Nelson y Coull, 1989; Bushman, 1990; Edgar, 1990a y b; Holmlund *et al.*, 1990; Wilson *et al.*, 1990; Bell *et al.*, 1991; Everett y Ruiz, 1993).

La relación entre la complejidad física y las interacciones depredador-presa en hábitats estuarinos varía en función de la talla, la vulnerabilidad, los patrones etológicos de selectividad, las estrategias de ataque o escape y la forma de utilización del microhábitat de ambas poblaciones, ya que estas interacciones modifican la intensidad y eficiencia de las relaciones depredador-presa para una variedad de invertebrados y peces asociados principalmente con parches de vegetación acuática sumergida (Young *et al.*, 1976; van Dolah, 1978; Young y Young, 1978; Nelson, 1979a, 1980a; Stoner, 1980, 1983; Gore *et al.*, 1981; Iwasa *et al.*, 1981; Edgar, 1983; Yen, 1983; Arnold, 1984; Cook y Steams, 1984; Virnstein *et al.*, 1984; Main, 1985, 1987; Stoner y Lewis, 1985; Lipcius y Hines, 1986; Caine, 1989, 1991; Nelson y Coull, 1989; Edgar, 1990a, b, c, d y e; Holmlund *et al.*, 1990; Wilson *et al.*, 1990; Heck y Crowder, 1991; Everett y Ruiz, 1993; Perkins-Visser *et al.*, 1996). En el caso particular de los anfipodos epibentónicos asociados con pastos marinos, se ha observado una relación positiva entre el incremento de la complejidad del hábitat y la supervivencia de éstos como presas (Nelson, 1979b; Stoner, 1979; Russo, 1987; Holmlund *et al.*, 1990).

Los decápodos y peces juveniles han sido reconocidos entre los depredadores estuarinos dominantes que regulan las poblaciones de anfipodos (Caine, 1979, 1989, 1991; Nelson, 1979a y b, 1981; Stoner, 1979; Edgar, 1983; Russo, 1987; Holmlund *et al.*, 1990). El camarón peneido *Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum* Burkenroad es un componente faunístico dominante en sistemas estuarinos tropicales (Leber, 1985; Sheridan, 1992; Sánchez *et al.*, 1996; Sánchez, 1997), y es considerado como un depredador omnívoro oportunista de moluscos, poliquetos, peces juveniles, pequeños decápodos y anfipodos, en el sureste de E.U. y Golfo de México (Nelson, 1979b, 1981; Livingston, 1984; Leber, 1985).

La heterogeneidad de los sistemas estuarinos está dada por el arreglo físico en el espacio de componentes estructurales bióticos y abióticos con diferente complejidad física (Heck y Crowder, 1991). El valor relativo de estos hábitats con respecto a la relación entre la complejidad física y las interacciones depredador-presa entre decápodos y anfipodos, ha sido estimada para la vegetación acuática sumergida con diferente grado de complejidad cuantitativa (van Dolah, 1978; Nelson, 1979b). Sin embargo, las variaciones en la densidad y biomasa de estos peracáridos detectadas entre los hábitats estuarinos más conspicuos en el Atlántico Occidental con diferentes complejidades físicas, resaltan la diferencia funcional que representan los substratos suaves sin vegetación (SSSV), los troncos hundidos (TH), las macroalgas (MA) y los pastos marinos como sitios de protección, de alimentación o alternativos cuando las condiciones naturales prevalentes son modificadas, ya que como sucedió en la Bahía de Chesapeake, la reducción en la abundancia de pastos marinos y macroalgas se relacionó con la disminución en la identidad y abundancia de su fauna asociada (Southwick y Pine, 1975; Everett y Ruiz, 1993).

La variación en la abundancia de anfipodos distribuidos en diferentes hábitats estuarinos ha sido explicada en función de la relación entre el incremento de la complejidad física de un solo hábitat y el correspondiente decremento de su mortalidad por depredación. El valor relativo de más de un tipo de hábitat ha sido evaluado únicamente para *P. duorarum* y *C. sapidus*. La eficiencia de depredación de estos dos decápodos varía en relación a la complejidad física de diferentes hábitats (Leber, 1985; Wilson *et al.*, 1990; Florido y Sánchez, sometido). Lo anterior sustenta que los hábitats estuarinos con diferente

complejidad física afectan las interacciones depredador-presa entre *P. duorarum* y el gremio de anfípodos epibentónicos, por lo que como objetivo general en este estudio se evaluó el valor relativo de cuatro hábitats para el gremio de los anfípodos epibentónicos mediante el análisis del efecto de la depredación debida al camarón peneido *P. duorarum*.

La investigación se dividió en tres fases. En la primera se registró la composición específica y abundancia natural de anfípodos en substratos suaves sin vegetación (SSSV), en vegetación acuática sumergida representada por macroalgas adheridas a *Thalassia testudinum* Banks ex König (VAS) y en parches de *T. testudinum*. La segunda fase consistió en evaluar la tasa de consumo de anfípodos por el camarón rosado *P. duorarum*. Por último, en la tercera fase se evaluó la hipótesis general que plantea que existe una relación negativa entre la eficiencia de depredación del decápodo sobre anfípodos y el incremento de la complejidad física de los SSSV, troncos hundidos (TH), *T. testudinum* en baja densidad, macroalgas (MA) y *T. testudinum* en alta densidad.

II. MÉTODO

II.1 Área de estudio

La Laguna de Términos, con una extensión de 170,000 ha, es la segunda más grande del país y se localiza frente a la Sonda de Campeche en el suroccidente del Golfo de México, entre los 18°27' y 18°50' latitud Norte y los 91°15' y 91°51' longitud Oeste. Esta laguna se comunica permanentemente con el mar por medio de la Boca de Puerto Real y la Boca del Carmen, a través de las cuales se presenta un flujo neto de este a oeste (Phleger y Ayala-Castañares, 1971; Mancilla y Vargas, 1980). Esta laguna es influida continentalmente por los aportes de los ríos Palizada, Chumpán y Candelaria localizados al suroeste, sur y sureste, respectivamente (Fig. 1). El sistema es somero con profundidades máximas de 3 a 4 m y heterogéneo pues ofrece una amplia variedad de hábitats (Raz-Guzmán y de la Lanza, 1991; Sánchez y Raz-Guzmán, 1997).

Los organismos utilizados en las fases de muestreo en campo y experimental se recolectaron en "El Cayo" que es un bajo de aproximadamente 5.3 ha localizado en el subsistema norcentral-noreste de la Laguna de Términos (Raz-Guzmán y de la Lanza, 1991, Sánchez, 1994a). Este subsistema presenta extensos parches de vegetación acuática sumergida dominada por *T. testudinum* Banks ex König, con *Halodule wrightii* Aschers., *Syringodium filiforme* Kütz y algas rojas (*Gracilaria* spp, *Hypnea* spp y *Acantophora* spp), verdes (*Caulerpa* spp) y cafés (*Dictyota* spp). Además, en este subsistema se encuentran substratos suaves sin vegetación y troncos hundidos provenientes de los bosques de manglar, dominados por el mangle rojo *Rhizophora mangle* L. y palmares que bordean la barrera llamada Isla del Carmen (Fig. 1). En este subsistema se seleccionó la localidad de "El Cayo" por su alta diversidad de fauna y flora. En este subsistema se observa un continuo reclutamiento de fases inmaduras de camarones peneidos (Sánchez, 1994a y b, 1997; Barba, 1995; Alvarez *et al.*, 1996; Sánchez y Raz-Guzmán, 1997).

II.2 Selección de hábitats

Los hábitats muestreados en "El Cayo" para determinar la composición específica y la abundancia natural de la comunidad de anfípodos fueron las praderas del pasto marino *T.*

complejidad física afectan las interacciones depredador-presa entre *P. duorarum* y el gremio de anfípodos epibentónicos, por lo que como objetivo general en este estudio se evaluó el valor relativo de cuatro hábitats para el gremio de los anfípodos epibentónicos mediante el análisis del efecto de la depredación debida al camarón peneido *P. duorarum*.

La investigación se dividió en tres fases. En la primera se registró la composición específica y abundancia natural de anfípodos en substratos suaves sin vegetación (SSSV), en vegetación acuática sumergida representada por macroalgas adheridas a *Thalassia testudinum* Banks ex König (VAS) y en parches de *T. testudinum*. La segunda fase consistió en evaluar la tasa de consumo de anfípodos por el camarón rosado *P. duorarum*. Por último, en la tercera fase se evaluó la hipótesis general que plantea que existe una relación negativa entre la eficiencia de depredación del decápodo sobre anfípodos y el incremento de la complejidad física de los SSSV, troncos hundidos (TH), *T. testudinum* en baja densidad, macroalgas (MA) y *T. testudinum* en alta densidad.

II. MÉTODO

II.1 Área de estudio

La Laguna de Términos, con una extensión de 170,000 ha, es la segunda más grande del país y se localiza frente a la Sonda de Campeche en el suroccidente del Golfo de México, entre los 18°27' y 18°50' latitud Norte y los 91°15' y 91°51' longitud Oeste. Esta laguna se comunica permanentemente con el mar por medio de la Boca de Puerto Real y la Boca del Carmen, a través de las cuales se presenta un flujo neto de este a oeste (Phleger y Ayala-Castañares, 1971; Mancilla y Vargas, 1980). Esta laguna es influida continentalmente por los aportes de los ríos Palizada, Chumpán y Candelaria localizados al suroeste, sur y sureste, respectivamente (Fig. 1). El sistema es somero con profundidades máximas de 3 a 4 m y heterogéneo pues ofrece una amplia variedad de hábitats (Raz-Guzmán y de la Lanza, 1991; Sánchez y Raz-Guzmán, 1997).

Los organismos utilizados en las fases de muestreo en campo y experimental se recolectaron en "El Cayo" que es un bajo de aproximadamente 5.3 ha localizado en el subsistema norcentral-noreste de la Laguna de Términos (Raz-Guzmán y de la Lanza, 1991, Sánchez, 1994a). Este subsistema presenta extensos parches de vegetación acuática sumergida dominada por *T. testudinum* Banks ex König, con *Halodule wrightii* Aschers., *Syringodium filiforme* Kütz y algas rojas (*Gracilaria* spp, *Hypnea* spp y *Acanthophora* spp), verdes (*Caulerpa* spp) y cafés (*Dictyota* spp). Además, en este subsistema se encuentran substratos suaves sin vegetación y troncos hundidos provenientes de los bosques de manglar, dominados por el mangle rojo *Rhizophora mangle* L. y palmares que bordean la barrera llamada Isla del Carmen (Fig. 1). En este subsistema se seleccionó la localidad de "El Cayo" por su alta diversidad de fauna y flora. En este subsistema se observa un continuo reclutamiento de fases inmaduras de camarones peneidos (Sánchez, 1994a y b, 1997; Barba, 1995; Alvarez *et al.*, 1996; Sánchez y Raz-Guzmán, 1997).

II.2 Selección de hábitats

Los hábitats muestreados en "El Cayo" para determinar la composición específica y la abundancia natural de la comunidad de anfípodos fueron las praderas del pasto marino *T.*

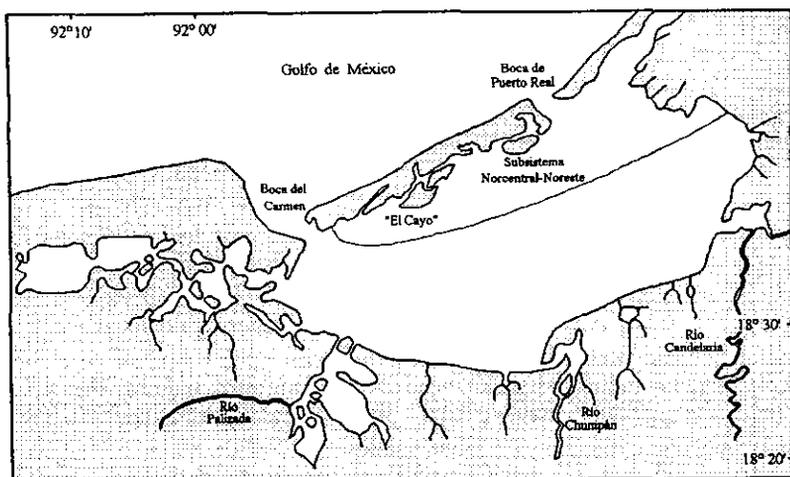


Figura 1: "El Cayo", Laguna de Términos, Campeche, México.

testudinum, parches de macroalgas (*Lawrenzia* spp, *Champia* spp y una rodofita no identificada) adheridas a *T. testudinum* (VAS) y los substratos suaves sin vegetación (SSSV). Estos hábitats se seleccionaron en función de que son los más conspicuos que contribuyen a la heterogeneidad y complejidad del ambiente estuarino, albergan una elevada diversidad de organismos y presentan complejidad cuantitativa y cualitativa contrastante (Heck, 1977; Orth, 1977; Young y Young, 1977; Bierbaum, 1979; Heck y Orth, 1980a y b; McBane y Croker, 1983; Sheridan y Livingston, 1983; Arnold, 1984; Orth *et al.*, 1984; Nichols, 1985; Stoner y Lewis, 1985; Howard, 1987; Virnstein, 1987; Heck y Weinstein, 1989; Buschmann, 1990; Holmlund *et al.*, 1990; Sheridan, 1992; Jordan *et al.*, 1996).

La selección de hábitats durante la aproximación experimental se basó en el hecho de que representan sitios que por su complejidad física proveen refugios que incrementan la supervivencia y favorecen la alimentación de una elevada diversidad faunística estuarina. Sin embargo, la relación positiva entre la supervivencia de presas y la complejidad del hábitat para una variedad de depredadores acuáticos, principalmente peces y decápodos, únicamente se han enfocado a evaluar el valor como refugio de un sólo tipo de hábitat variando su nivel de complejidad (Vince *et al.*, 1976; van Dolah, 1978; Nelson, 1979b, 1981; Stoner, 1979, 1982; Coen *et al.*, 1981; Crowder y Cooper, 1982; West y Williams, 1986; Russo, 1987; Gotceitas y Colgan, 1989; Nelson y Coull, 1989; Nelson y Bonsdorff, 1990; Nelson y Capone, 1990), por lo que en este estudio se buscó representar el gradiente de complejidad ambiental comúnmente encontrado en sistemas estuarinos y evaluar el efecto de ésta sobre la eficiencia de depredación de *P. duorarum* sobre anfípodos. La complejidad física de los hábitats se simuló de la siguiente manera: 1) los SSSV estuvieron representados por arena fina, 2) los troncos hundidos (TH) aparentaron los restos de vegetación arbórea y se construyeron con raíces del mangle rojo *R. mangle*, las cuales se cortaron en troncos con 9.8 cm de longitud y 2.6 cm de diámetro promedio, y se

mantuvieron varios días en agua con el fin de reducir al máximo la concentración de taninos durante el experimento, 3) los pastos marinos (P) con densidad baja se simularon mediante modelos foliares artificiales de *T. testudinum* con una densidad de 300 tallos/m² (P300), 4) las macroalgas (MA) se ejemplificaron con el modelo foliar de *Lawrenzia* spp que es la macroalga más frecuente en “El Cayo”, y 5) los pastos marinos con densidad alta con 1200 tallos/m² (P1200). Esta densidad se encuentra en la densidad umbral reconocida por Gotceitas y Colgan (1989) como la complejidad mínima a la que substratos foliares tipo *Thalassia* spp reducen la eficiencia de depredación. Las condiciones experimentales se homogeneizaron formando cada tallo artificial de *T. testudinum* con tres hojas de polietileno de 1.5 cm de ancho por 9 cm de alto. Cada tallo se engrapó a una rejilla de acrílico. En las estructuras de macroalgas se utilizó en promedio 1.8 g de polietileno previamente cortado de acuerdo al modelo de *Lawrenzia* spp. Esta cantidad de polietileno corresponde a la empleada en P300, razón por la cual se propuso que éste hábitat presenta complejidad arquitectural intermedia entre P300 y P1200. Para fijar los hábitats artificiales, las rejillas de acrílico se cubrieron con el mismo volúmen de arena esterilizada usada en los SSSV. La arena se esterilizó a 80°C durante 2hr. Las características de cada hábitat se mantuvieron constantes durante sus diez repeticiones.

La depredación de anfípodos por el camarón rosado *P. duorarum* se evaluó experimentalmente en función de la complejidad física de los cinco hábitats simulados, que se incrementó de SSSV, a TH, a P300, a MA y a P1200. La complejidad física en este estudio se definió como la cantidad de microhábitats que ofrece un determinado hábitat, y se evaluó cualitativamente en función a su complejidad arquitectural.

II.3 Composición, abundancia, biomasa y diversidad de presas

Los anfípodos epibentónicos se recolectaron en “El Cayo” para conocer su composición y abundancia natural mediante el uso de un nucleador y dos trampas de colonización. El propósito de emplear esta variedad de instrumentos de recolecta fue obtener una muestra representativa de la composición específica del gremio de anfípodos epibentónicos en el área de estudio. La primer trampa, denominada “pasto artificial 1”, fue una modificación de la descrita por Barber *et al.* (1979) para obtener un muestreador cuantitativo de 0.06 m² con tallos artificiales de *T. testudinum* que simularon una densidad de 1200 tallos/m². Los tallos se construyeron en la forma ya mencionada, pero utilizando hojas de polietileno de 1.5 cm de ancho por 35 cm de largo, que es el tamaño foliar promedio de dicha macrofita. Los tallos engrapados a la regilla de acrílico se fijaron a una base de tela de mosquitero circular (Fig. 2). La base circular se dobladilló para fijarla al substrato con grapas metálicas. Para recoger la trampa, se extendió la base circular y se levantó en forma de bolsa. La segunda trampa, denominada “pasto artificial 2”, fue un muestreador cualitativo construido con una botella de PETE (Polietilenterestallato) de 2 litros de uso comercial. Con el fin de permitir el flujo de agua y el acceso de los organismos, se modificaron sus extremos. El extremo superior se cortó y se pego de tal forma que la boca de la botella quedó hacia el interior y, el extremo inferior se cortó y se cubrió con tela de mosquitero plástica de 0.5 mm. Esta trampa se rellenó con tallos artificiales de polietileno para permitir el reclutamiento de los organismos colonizadores, una vez rellena se fijó la tela de mosquitero con una abrazadera metálica para evitar que los

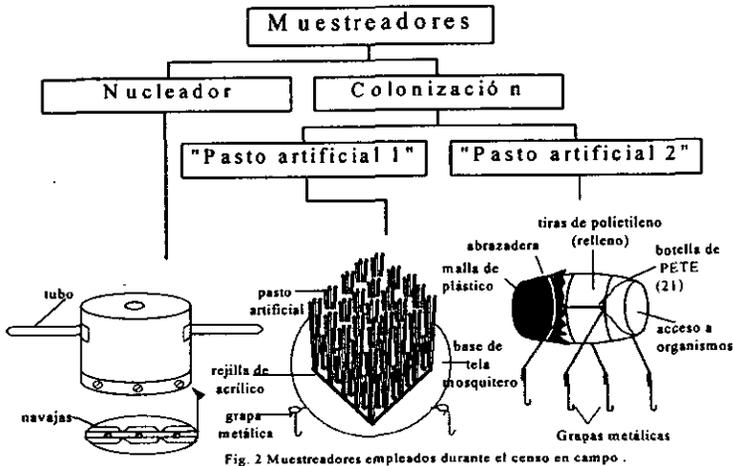
organismos escaparan (Fig. 2). Las dos trampas, con cinco repeticiones cada una, se fijaron al sustrato con grapas metálicas, ente los parches de macroalgas adheridas a *T. testudinum*. Ambos pastos artificiales se sembraron durante 10 días debido a que este es un periodo suficiente para que ocurra la colonización de crustáceos epibentónicos como los anfipodos (Barber *et al.*, 1979; Crowder y Cooper, 1982; Edgar, 1983; Stoner y Lewis, 1985).

El tercer recolector fue un nucleador de 0.05 m², el cual se diseñó para cortar la porción emergida de la vegetación acuática sumergida al girarlo una vez que los primeros cinco centímetros de su base penetran en el sustrato. Se obtuvieron cinco repeticiones en sustratos suaves sin vegetación (SSSV), parches del pasto marino *T. testudinum* y en parches de macroalgas adheridas a dicho pasto (VAS). Las muestras se tamizaron en el sitio de colecta en un tamiz de 0.5 mm de abertura de malla y se fijaron en formol al 10%. Los organismos se separaron de la vegetación y se transfirieron a alcohol al 70% (Fig. 3). La identificación de los anfipodos separados se basó en Bousfield (1973) y Ledoyer (1986).

Para expresar la abundancia de organismos recolectados durante el censo natural y de los experimentales en términos de biomasa, se obtuvo el peso promedio de los anfipodos expresado en carbono orgánico libre de cenizas (COLC). Esta biomasa se obtuvo a partir de cinco lotes de 100 anfipodos medianos capturados en el área de estudio mediante arrastres manuales con red Renfro sobre parches de pastos. Los organismos frescos se secaron durante 48 hr a 80°C ± 10 °C, y se quemaron a 550°C/1hr en una mufla. La complejidad cuantitativa de los sustratos naturales con vegetación se calculó mediante el contenido de carbono orgánico libre de cenizas de las macroalgas y pastos colectados con el nucleador. La biomasa se obtuvo secando las muestras durante 72 hr a 80°C ± 10 °C. Posteriormente, las epifitas de las hojas de *T. testudinum* se eliminaron con HCl al 10% durante 24 hr. Por último las hojas se secaron a 80°C durante 24 hr y el material seco se quemó a 550°C/1hr (Fig. 3).

La composición específica de la comunidad de anfipodos en el área de estudio se obtuvo en base a la información de los tres muestreadores. A partir de la información recolectada con el nucleador se calculó el valor de los atributos de la comunidad y del gremio de anfipodos epibentónicos. Los atributos calculados a partir de los registros en *T. testudinum* y VAS fueron la abundancia relativa, riqueza específica, densidad (ind/m²), biomasa (mgCOLC) y diversidad (H') mediante el índice de diversidad de Shannon (Magurran, 1988) para cada hábitat. La biomasa en mgCOLC de los anfipodos registrada en las diferentes unidades de muestreo se estimó en base al peso promedio en mgCOLC por anfipodo. La relación entre la complejidad cuantitativa de los hábitats con vegetación (*T. testudinum* y VAS) y los atributos de la comunidad y gremio de anfipodos se obtuvo dividiendo el valor de cada atributo sobre la complejidad cuantitativa del hábitat. Las relaciones biomasa de anfipodos* complejidad cuantitativa del hábitat⁻¹ (mgCOLOCorg*mgCOLCveg⁻¹), densidad de anfipodos* complejidad cuantitativa del hábitat⁻¹ (org*mgCOLCveg⁻¹), y diversidad de anfipodos* complejidad cuantitativa del hábitat⁻¹ (H'*(mgCOLCveg/m²)⁻¹) se calcularon para comparar el efecto de ambos hábitats con vegetación sobre la estructura del gremio de anfipodos epibentónicos.

En las comparaciones entre los tres hábitats los datos de abundancia, densidad y biomasa de anfípodos por unidad de muestreo se transformaron a $\log(x+1)$. La biomasa de los componentes estructurales del hábitat y su arquitectura fueron las variables cuantitativas y cualitativas de la complejidad del hábitat con las cuales se efectuaron las comparaciones entre los atributos de la comunidad y el gremio de anfípodos epibentónicos mediante pruebas de t-student entre pares de medias, con la transformación $\log(x+1)$ de los datos (Sokal y Rohlf, 1995).



II.4 Selección de presas y depredadores

Penaeus duorarum es un macroinvertebrado de importancia comercial (Rothschild y Brunenmeister, 1984; Sánchez y Soto, 1987; Stoner y Zimmerman, 1988; Minello y Zimmerman, 1991; Rosas *et al.*, 1995; Pattillo *et al.*, 1997), dominante entre la fauna asociada a macrofitas estuarinas (Gore *et al.*, 1981; Leber, 1985; Flores *et al.*, 1996; Sánchez *et al.*, 1996; Pattillo *et al.*, 1997), y particularmente en los parches de *T. testudinum* en Laguna de Términos (Sánchez, 1997). Este peneido ha sido reconocido como un depredador omnívoro oportunista que consume poliquetos, moluscos, macrocrustáceos, peces y detrito (Nelson, 1981; Leber, 1985; Nelson y Capone, 1990; Pattillo *et al.*, 1997). Este peneido fue seleccionado como depredador en base a que entre los macrocrustáceos que consume destacan los anfípodos (Nelson, 1979a, 1981).

La selección del gremio de los anfipodos como presas se sustentó en su dominancia numérica en pastos marinos, marismas, macroalgas y manglares en sistemas estuarinos (Ware, 1972; Fenchel y Kolding, 1979; Nelson, 1979a y b, 1980a y b; Stoner, 1980, 1983; Lewis y Hollingworth, 1982; Nelson *et al.*, 1982; Lewis y Stoner, 1983; Stoner *et al.*, 1983; Stoner y Lewis, 1985; Ledoyer, 1986; Solís-Weiss y Carreño, 1986; Holmlund *et al.*, 1990; Alvarez *et al.*, 1996). Dicha dominancia numérica permite el acoplamiento espacio-temporal entre las redes detritívora y de forrajeo en sistemas estuarinos, en donde su elevada abundancia y riqueza específica, aunada a sus hábitos alimenticios los sitúa como presas con elevado potencial nutricional para algunas fases ontogenicas de depredadores estuarinos como camarones peneidos (Nicotri, 1977, 1980; van Dolah, 1978; Bierbaum, 1979; Zimmerman *et al.*, 1979; Nelson, 1980a y b, 1981; Nelson *et al.*, 1982; Price y Hylleberg, 1982; Leber, 1985; Poovachiranon *et al.*, 1986; Fry *et al.*, 1987; Howard, 1987; Minello y Zimmerman, 1991; Edgar, 1993; Coyle y Highsmith, 1994).

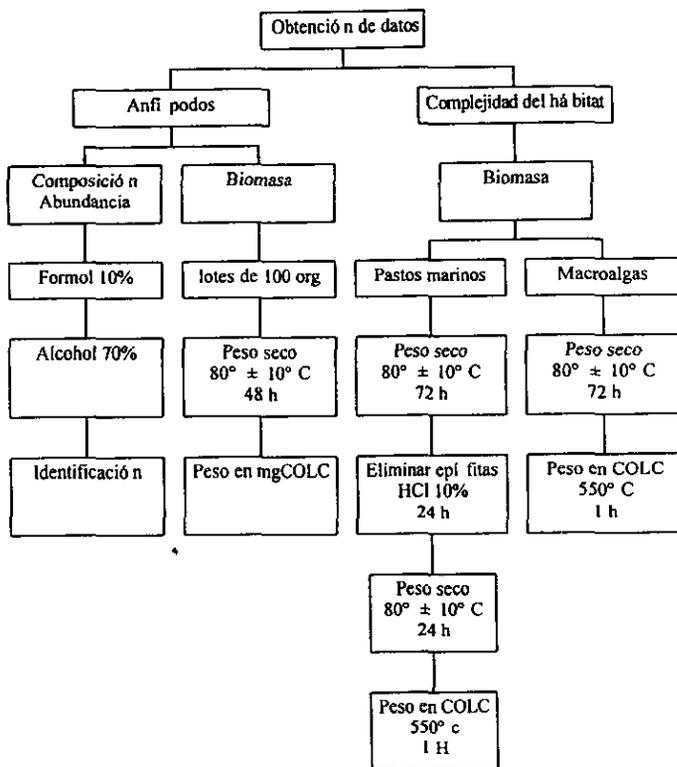


Fig. 3 Atributos de la comunidad de anfipodos y Complejidad del hábitat.

II.5 Tasa de consumo de presas

Para probar experimentalmente la hipótesis de la segunda fase, en relación a que la tasa de consumo de anfipodos por el camarón rosado varía en función de la disponibilidad de presas, se incluyó como depredador a la fase estuarina de *P. duorarum* y al gremio de anfipodos como presas. Los organismos utilizados en las repeticiones se recolectaron con una red de barra tipo Renfro con 2 m de boca y 1 mm de abertura de malla (Renfro, 1962) sobre parches de *T. testudinum*. Los anfipodos y camarones peneidos recolectados se trasladaron a acuarios de mantenimiento de 40 y 700 litros, respectivamente, en el laboratorio de la estación "El Carmen" del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México. En los acuarios de mantenimiento la mortalidad fue menor al 1%.

En esta serie experimental se emplearon acuarios cilíndricos con capacidad de un litro que se mantuvieron aereados y desprovistos de cualquier estructura. Los camarones utilizados se aislaron y hambreadon 24 horas previas al inicio del experimento, y su longitud cefalotorácica (LC en cm) se midió a partir de la inserción del pedúnculo ocular al margen medio posterior del caparazón, con el fin de conocer el intervalo de tallas presente en el área de estudio. El diseño incluyó siete tratamientos de densidad de anfipodos con quince repeticiones cada uno, 5, 10, 15, 20, 25, 30 y 40 anfipodos por acuario, y que simularon 481, 963, 1444, 1926, 2407, 2888 y 3852 org/m², respectivamente. Dichas densidades de presas fueron seleccionadas de acuerdo a los intervalos de densidades registrados en sistemas estuarinos del Atlántico Occidental y en Laguna de Términos, previamente y en la primera fase de este estudio (Barber *et al.*, 1979; Nelson, 1979a y b, 1980a; Stoner, 1980, 1982; Alvarez *et al.*, 1996). Todas las repeticiones incluyeron un camarón y se efectuaron en el periodo de penumbra (18:00 a 22:00 hr) por presentarse la máxima actividad de este depredador (Hughes, 1968; Subrahmanyam, 1976; Sánchez, 1997). Las repeticiones tuvieron una duración de tres horas, al cabo de las cuales se extrajo al depredador y se contó el número de presas que sobrevivieron. Para analizar gráficamente el efecto del incremento de presas disponibles se utilizó la mortalidad por depredación (Mo) definida como la diferencia entre la densidad inicial de presas (Di) y el número de sobrevivientes (Df) (Fig. 4). También, la Mo fue calculada en términos de biomasa en mgCOLC de anfipodos consumidos, a partir del peso promedio por anfipodo (ver II.3). La tasa de mortalidad por depredación (Mo/N) se cuantificó mediante el cociente de la mortalidad por depredación sobre la densidad inicial de presas (N). Este diseño permitió probar el modelo lineal $Y_{ij} = \mu + \tau_i + \epsilon_{ij}$, en donde Y_{ij} es la respuesta a medir que fue la Mo/N de anfipodos por *P. duorarum*, μ es una constante de la media del consumo, τ_i es el efecto de la densidad de anfipodos empleada (tratamiento con $i=1, \dots, 7$) y ϵ_{ij} es el error experimental (con $j=1, \dots, 15$ repeticiones) para un modelo de efectos fijos ($\sum \tau_i = 0$). Este modelo se analizó mediante un ANDEVA de una vía Modelo I (Sokal y Rohlf, 1995) para una función logit mediante una distribución binomial en donde la variable de respuesta tuvo como denominador binomial la densidad inicial de presas (N) (Healy, 1988; Aitkin *et al.*, 1989). La Mo/N se analizó mediante el paquete estadístico GLIM (GLIM 3.77, 1985), en donde las comparaciones entre los tratamientos se efectúan contrastando valores de t-student. El valor de t calculado se obtuvo mediante el cociente entre el valor estimado y el error estándar de cada tratamiento dados por el análisis (Healy, 1988; Aitkin *et al.*, 1989).

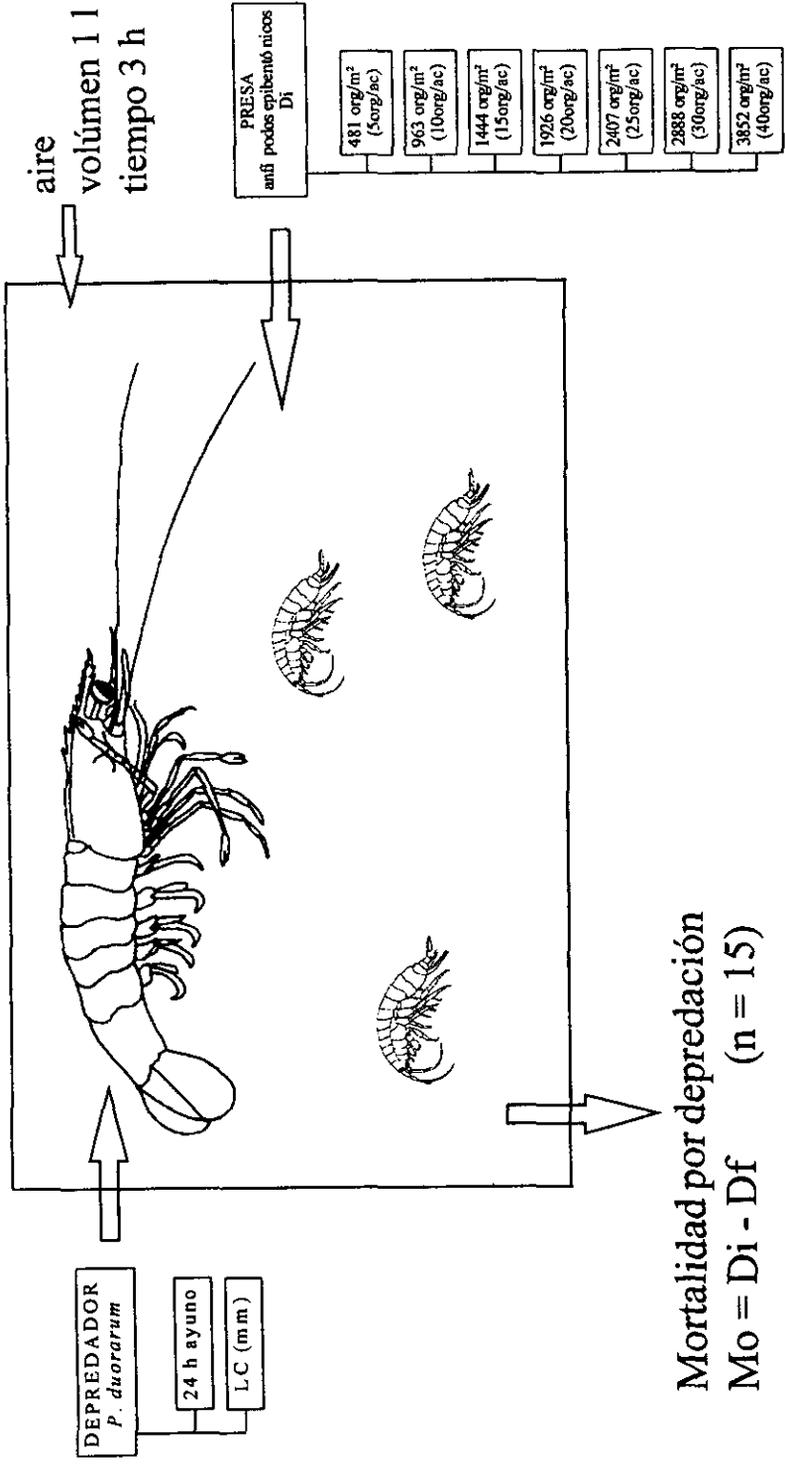


Fig. 4 Diseño experimental para evaluar la tasa de consumo de anfipodos por el camarón rosado *Penaeus duorarum*.

II.6 Complejidad del hábitat

La hipótesis general planteada en la tercera fase del estudio fue que la eficiencia de la depredación por el camarón rosado *P. duorarum* sobre anfipodos epibentónicos se relaciona negativamente con el incremento en la complejidad física del hábitat. Esta hipótesis se evaluó experimentalmente. El intervalo de tallas de 6.5 a 7.5 mm de LC del depredador se seleccionó debido a que es la clase de talla más frecuente en el área de estudio. La población presa incluida fue el gremio de anfipodos epibentónicos con dos densidades, 10 y 25 organismos por acuario (963 y 2407 ind/m²), por ser las densidades en las que se observó menor variación durante la segunda fase. Los métodos de colecta y mantenimiento de ambas poblaciones fueron iguales a los de la fase anterior. Los camarones se aislaron y hambreadon durante el mismo tiempo que en el diseño anterior, asignando un depredador y una densidad de presas a cada acuario (1 litro) acondicionado con uno de los cinco hábitats durante tres horas en el periodo de penumbra, y con diez repeticiones por combinación (Fig. 5).

La hipótesis se evaluó experimentalmente mediante un diseño basado en un ANDEVA de dos factores Modelo I (Sokal y Rohlf, 1995) que incluyó cinco tratamientos de complejidad física del hábitat (SSSV, TH, P300, MA y P1200) y dos tratamientos de densidad de presas. El modelo lineal fue $Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \epsilon_{ijk}$, en donde Y_{ij} , la variable respuesta, es la tasa de mortalidad por depredación (Mo/N), μ es la constante de la media de Mo/N, α_i es el efecto del factor hábitat (con $i=1, \dots, 5$), β_j es el efecto del factor densidad (con $j=1, 2$), $(\alpha\beta)_{ij}$ es la interacción entre ambos factores y ϵ_{ijk} es el error experimental que explica la variabilidad debida al efecto del hábitat (α_i), de la densidad de presa (β_j) y de su interacción (con $k=1, \dots, 10$ repeticiones), para un diseño balanceado. El ANDEVA se analizó por medio del paquete estadístico GLIM (GLIM 3.77, 1985) mediante el mismo procedimiento descrito en la fase de consumo. El efecto de la complejidad del hábitat, de la densidad de presas y su interacción se evaluó utilizando pruebas X^2 a partir de la devianza, término que en el GLIM siempre significa algo análogo a la suma de cuadrados residual. Las comparaciones dentro de tratamientos se efectuaron con pruebas t-student dividiendo el valor esperado entre el error estándar (Healy, 1988; Aitkin *et. al.*, 1989).

III. RESULTADOS

III.1 Composición, abundancia, biomasa y diversidad de presas

Un total de 2192 anfipodos gamarideos pertenecientes a 16 especies fueron recolectados en "El Cayo" con los tres muestreadores, de los cuales se registraron once especies epibentónicas, tres pertenecientes a la infauna y dos indefinidas, *Corophium* sp1 y *Dulichella* sp1. La familia dominante en términos de la riqueza específica fue Melitidae con seis especies. La familia Corophiidae tuvo dos especies, y las restantes ocho familias estuvieron representadas por una sola especie (Tabla 1). El total de las especies recolectadas con las trampas de colonización fueron epibentónicas. *Dulichella* sp1 (Say, 1818) fue la única especie no capturada con nucleador en los hábitats naturales (Tabla 1). La comunidad de anfipodos fue definida por las quince especies recolectadas con el nucleo en *T. testudinum* y VAS, mientras que las especies *Melita nitida*, *Melita planaterga*, *Elasmopus*

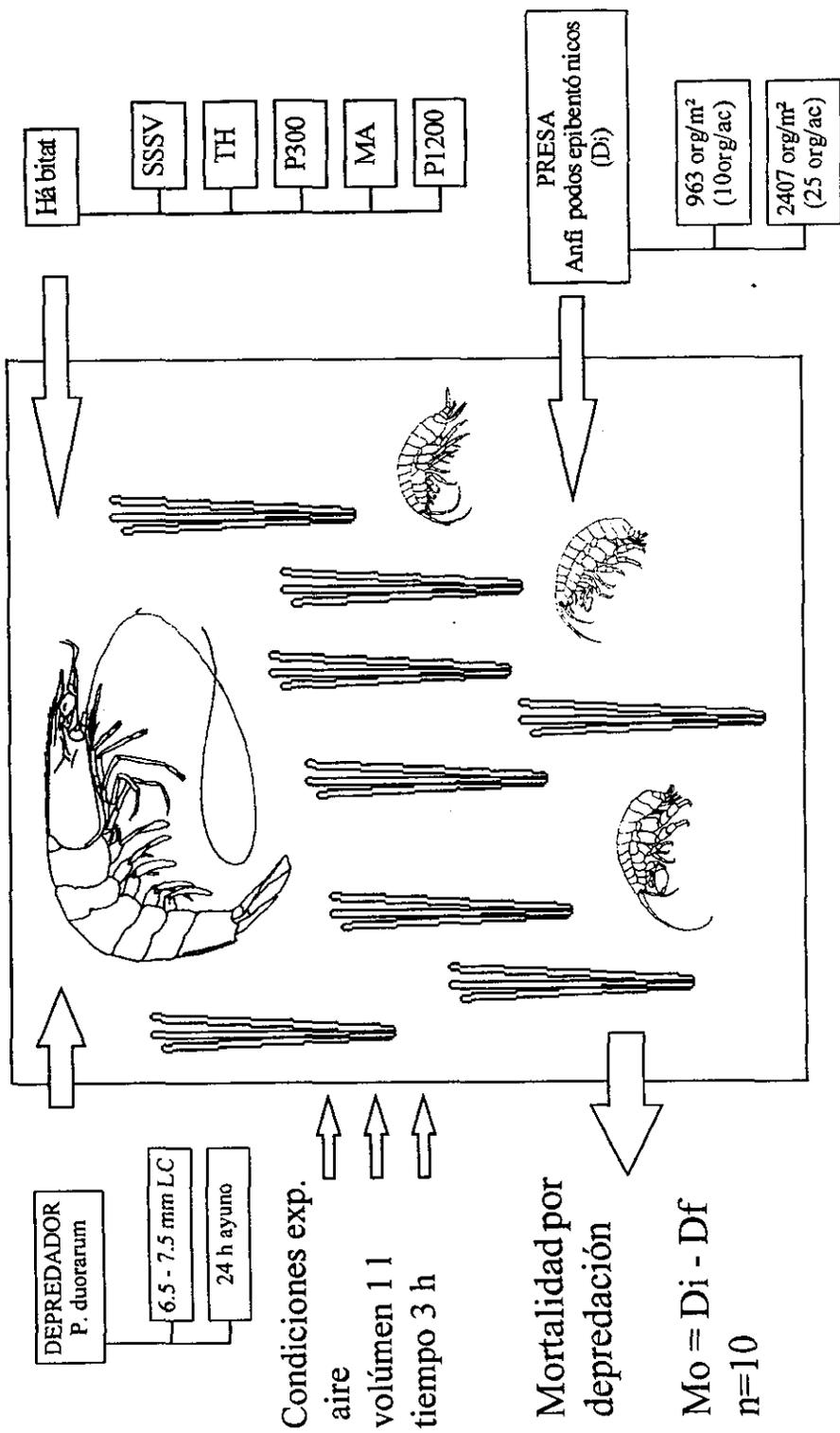


Fig. 5 Diseño experimental para evaluar la eficiencia de depredación del camarón rosado *Penaeus duorarum*.

levis, *Maera quadrimana*, *Nasagenia yucatanensis*, *Gitanopsis laguna*, *Grandidierella bonnieroides*, *Cymadusa compta* y *Gammaropsis togoensis*, además de los géneros *Melita* Leach, 1813-14 y *Elasmopus* Costa, 1853 con una especie no determinada fueron las registradas como epibentónicas en VAS y *Thalassia testudinum* (Tabla 1), y conformaron al gremio de anfipodos epibentónicos.

Tabla 1: Abundancia total de anfipodos recolectados en diferentes hábitats de la Laguna de Términos, con diferentes recolectores. (* epifauna, ** infauna, *** microhábitat no definido). Las especies están ordenadas taxonómicamente según lo propuesto por Bousfield (1973).				
Familia	N U C L E O		T R A M P A S	
	<i>Thalassia testudinum</i>	V A S	Pasto artificial 1	Pasto artificial 2
Gammaridae				
<i>Dulichieilla sp1***</i>	0	0	0	1
Melitidae				
<i>Melita nitida*</i>	2	4	0	0
<i>Melita planaterga*</i>	73	49	653	234
<i>Melita sp1*</i>	0	3	0	0
<i>Elasmopus levis*</i>	42	60	10	62
<i>Elasmopus sp1*</i>	7	13	0	0
<i>Maera quadrimana*</i>	0	19	0	3
Eusiridae				
<i>Nasagenia yucatanensis*</i>	1	0	0	0
Amphilocheidae				
<i>Gitanopsis laguna*</i>	28	53	1	4
Phoxocephalidae				
<i>Paraphoxus spinosus**</i>	0	63	0	0
Ampeliscaidae				
<i>Ampelisca vadorum**</i>	0	3	0	0
Aoridae				
<i>Grandidierella bonnieroides*</i>	38	4	34	25
Amphithoidae				
<i>Cymadusa compta*</i>	47	70	42	3
Photidae				
<i>Gammaropsis togoensis*</i>	61	474	0	0
Corophiidae				
<i>Cerapus benthophilus**</i>	0	5	0	0
<i>Corophium sp1***</i>	0	1	0	0
Total	299	821	740	332
Número total de especies	9	14	5	7

El análisis de la comunidad de anfipodos indicó que la abundancia de anfipodos fue significativamente mayor en VAS que en *T. testudinum* ($t = 2.33$, $p < 0.05$). Las máximas abundancias de *Gammaropsis togoensis* (Schellenberg, 1925) (47.8%), *Melita planaterga* Kunkel, 1910 (10.9%), *Cymadusa compta* (Smith, 1873) (10.4%), *Elasmopus levis* Smith, 1873 (9.1%) y *Gitanopsis laguna* McKinney, 1978 (7.2%) sumaron el 55% y 36% del total de especies registradas en *T. testudinum* y VAS, respectivamente. *G. togoensis* fue la especie con mayor abundancia en VAS, mientras que *M. planaterga* fue la más abundante en *T. testudinum* y en las dos trampas con pastos artificiales. Las tres especies de la infauna, *Paraphoxus spinosus* Holmes, 1905, *Ampelisca vadorum* Mills, 1963 y *Cerapus benthophilus* Thomas y Heard, 1979 solamente se registraron en VAS. Estas tres especies contribuyeron a la mayor riqueza observada en VAS con respecto a *T. testudinum* (Tablas 2 y 3). Sin embargo, la diversidad fue significativamente mayor en *T. testudinum* con respecto a VAS ($t = 2.06$, $p < 0.05$).

Tabla 2: Valores promedio de los atributos de la comunidad de anfipodos (a) y su relación con la complejidad de dos hábitats de Laguna de Términos. Entre paréntesis se indica el promedio \pm desviación estándar de los datos transformados en $\log(x+1)$, (* $p < 0.05$ y ** $p < 0.01$).

Atributo de la comunidad/relación entre atributos	<i>Thalassia testudinum</i>	V A S
Abundancia promedio	59.80 (4.78 \pm 1.92)	164.20 (8.42 \pm 2.91) *
Densidad de anfipodos (ind/m ²)	1220.41 (97.57 \pm 39.19)	3351.02 (171.87 \pm 59.42) *
Biomasa de anfipodos (mgCOLCorg/m ²)	625.68 (17.54 \pm 7.04)	1718.00 (30.90 \pm 10.68) *
Complejidad del hábitat (mgCOLCveg/m ²)	205931.43 (5.29 \pm 0.14)	133108.16 (5.11 \pm 0.12)
Diversidad (H')	1.86	1.54
Equitatividad (J)	0.85	0.58
Diversidad/complejidad (H'*(mgCOLCveg/m ²) ⁻¹ x 10 ⁻⁰⁵)	0.64 (0.30 \pm 0.005)	1.29 (0.42 \pm 0.03) **
Densidad/Complejidad (org*mgCOLCveg ⁻¹ x 10 ⁻⁰⁵)	673.53 (18.42 \pm 7.43)	2570.09 (33.60 \pm 0.56) *
Biomasa a/Complejidad (mgCOLCorg*mgCOLCveg ⁻¹ x 10 ⁻⁰⁵)	345.31 (3.31 \pm 1.33)	1318.06 (6.04 \pm 2.08) *

El valor de biomasa promedio por anfipodo calculado fue de 0.513 ± 0.082 mg COLC, y se empleó para expresar la densidad de anfipodos en términos de biomasa.

La densidad, biomasa y diversidad de especies de anfipodos resultaron significativamente mayores en VAS que en *Thalassia testudinum* ($t = -2.33$, $p < 0.05$; $t = -2.33$, $p < 0.05$ y $t = -3.8$, $0.005 < p < 0.01$, respectivamente). El intervalo de densidades fluctuó entre 326 org/m² y 9499 org/m². La densidad total máxima registrada en VAS fue 2.7 y 1.4 veces mayor que la obtenida en *T. testudinum* y en el pasto artificial 1. Estas diferencias se relacionan inversamente con la complejidad cuantitativa del hábitat, ya que aunque esta no resultó significativamente diferente ($t = 2.24$, $p > 0.05$), fue 1.6 veces mayor en VAS que en *T. testudinum* (Tabla 4). Las relaciones diversidad* complejidad cuantitativa del hábitat⁻¹ ($H'*(mgCOLCveg/m^2)^{-1} \times 10^{-5}$), biomasa* complejidad cuantitativa del hábitat⁻¹ ($mgCOLCorg * mgCOLCveg^{-1} \times 10^{-5}$) y densidad* complejidad cuantitativa del hábitat⁻¹ ($org * mgCOLCveg^{-1} \times 10^{-5}$) fueron significativamente mayores en VAS que en *T. testudinum* (Tabla 2).

Tabla 3: Valores promedio de los atributos del gremio de anfipodos epibentónicos (a) y su relación con la complejidad de dos hábitats de Laguna de Términos. Entre paréntesis se indica el promedio \pm la desviación estándar de los datos transformados con el $\log(x+1)$, indicando diferencias significativas (* $p < 0.05$) entre las medias.

Atributo de la comunidad/relación entre atributos	<i>Thalassia testudinum</i>	V A S
Abundancia promedio	59.8 (4.78 \pm 1.92)	149.8 (6.95 \pm 2.48)
Densidad de anfipodos (ind/m ²)	1220.41 (97.57 \pm 39.19)	3057.14 (141.81 \pm 50.65)
Biomasa de anfipodos (mgCOLCorg/m ²)	625.68 (17.54 \pm 7.04)	1567.34 (25.49 \pm 9.11)
Complejidad del hábitat (mgCOLCveg/m ²)	205931.43 (5.29 \pm 0.14)	133108.16 (5.11 \pm 0.12)
Diversidad (H')	1.85*	1.32
Equitatividad (J)	0.85	0.57
Diversidad/complejidad (H'*(mgCOLCveg/m ²) ⁻¹ x 10 ⁻⁰⁵)	0.64 (0.29 \pm 0.06)	1.12 (0.37 \pm 0.03)
Densidad/Complejidad (org*mgCOLCveg ⁻¹ x 10 ⁻⁰⁵)	673.53 (18.42 \pm 7.43)	2355.06 (27.74 \pm 9.89)
Biomasa a/Complejidad (mgCOLCorg*mgCOLCveg ⁻¹ x 10 ⁻⁰⁵)	345.31 (3.31 \pm 1.33)	1207.39 (4.99 \pm 1.78)

Para el caso del gremio de los anfipodos epibentónicos, los valores de abundancia, densidad y biomasa de anfipodos resultaron 2.5 veces mayores en VAS que en *T. testudinum* (Tabla 3). La diversidad fue significativamente mayor en *T. testudinum* ($t = 9.88$, $p < 0.001$), a pesar de que *Maera quadrimana* (Dana, 1853) y *Melita* sp1 fueron recolectadas exclusivamente en VAS (Tabla 1). La diferencia en la diversidad observada en los dos hábitats es a consecuencia de que en *T. testudinum* la equitatividad fue mayor (Tabla 3).

La relación diversidad* complejidad cuantitativa del hábitat⁻¹ fue 1.7 veces menor en *T. testudinum* en comparación a la observada en VAS y, las relaciones densidad* complejidad cuantitativa del hábitat⁻¹ y biomasa* complejidad cuantitativa del hábitat⁻¹

fueron 3.4 veces mayores en VAS (Tabla 3). No obstante, estas comparaciones no resultaron ser estadísticamente significativas para el gremio de anfípodos epibentónicos ($p > 0.05$).

Tabla 4: Densidad en ind/m² y Biomasa en mgCOLC/m² promedio de las especies de anfípodos (**epibentónicos, ***infusora, ****microhábitas no definido) y su relación con la complejidad cuantitativa del hábitat (CH) en mgCOLC/m²E-04. Las especies siguen el orden taxonómico propuesto por Boussfield (1973).

Especie	Thalassia testudinum					V A S				
	Anfípodos		CH	anfípedo-complejidad del hábitat		Anfípodos		CH	anfípedo-complejidad del hábitat	
	(ind/m ²)	(mg/m ²)	(mg/m ²)	(ind/m ² CH ⁴)*E-05	(mg/m ² CH ⁴)*E-05	(ind/m ²)	(mg/m ²)	(mg/m ²)	(ind/m ² CH ⁴)*E-05	(mg/m ² CH ⁴)*E-05
<i>Adelta nitida</i> *	8.16	4.19		0.39	0.20	16.33	8.37		1.23	0.63
<i>Melita planicosta</i> *	297.96	152.76		14.47	7.42	200.00	102.54		15.03	7.70
<i>Melita sp1</i> ***	0	0		0	0	12.24	6.28		0.92	0.47
<i>Elasmopus levis</i> *	171.43	87.89		8.32	4.27	244.90	125.55		18.39	9.43
<i>Elasmopus sp1</i> ***	28.57	14.65		1.39	0.71	53.06	27.20		3.99	2.04
<i>Micra quadrimana</i> *	0	0		0	0	77.55	39.76		5.83	2.99
<i>Nasanea jucatensis</i> ***	4.08	2.09		0.19	0.10	0	0		0	0
<i>Citronopsis longus</i> *	114.29	58.59	205,931.43	5.55	2.84	212.24	108.81	133,108.16	15.94	8.17
<i>Paraphoxus spinosus</i> **	0	0		0	0	257.14	131.83		19.32	9.90
<i>Ampelisca vadorum</i> **	0	0		0	0	12.24	6.28		0.92	0.47
<i>Granditelleria bonnieroides</i> *	155.10	79.52		7.53	3.86	16.33	8.37		1.23	0.63
<i>Cymadusa conyia</i> *	191.84	98.35		9.31	4.77	277.55	142.30		20.85	10.69
<i>Gammaropsis togensis</i> *	248.98	127.65		12.09	6.19	1918.37	983.51		144.12	73.89
<i>Cerapus benthophilus</i> **	0	0		0	0	20.41	10.46		1.53	0.79
<i>Corophium sp1</i> ***	0	0		0	0	4.08	2.09		0.31	0.16

III.2 Tasa de consumo

La mortalidad por depredación (M_o) de anfípodos epibentónicos por *P. duorarum* observada en los experimentos de tasa de consumo durante la fase dos, se relacionaron positivamente con el aumento de la disponibilidad numérica de presas (Fig. 6a), lo cual permitió distinguir una diferencia en la M_o promedio de 8.2 a 12.5 individuos entre los tratamientos correspondientes a 1926 org/m² y 2407 org/m², respectivamente (Tabla 5). Este aumento en la M_o por *P. duorarum* también se detectó en las medianas y permitió distinguir dos grupos (Fig. 7), con una diferencia en la M_o de 2.6 veces mayor en el segundo. Dicha relación también se observó en la M_o expresada en términos del promedio de biomasa de anfípodos consumidos de 1.16 a 4.20 mgCOLC en el primer grupo y de 6.42 a 7.45 mgCOLC en el segundo (Fig. 6b). El análisis estadístico de la tasa de mortalidad por depredación (M_o/N) también mostró variaciones no significativas ($X^2 = 5524$, $p > 0.05$), ya que el promedio de la M_o/N fluctuó entre 35% y 55% de la densidad de presas disponibles tanto numéricamente como en términos de biomasa (Figs. 8a y b).

Tabla 5: Mortalidad por depredación (M_o) promedio \pm d.e. de anfípodos por el camarón rosado *Penaeus (F.) duorarum*.

tratamiento	No.	Densidad de presa (org/m ²)	Mortalidad por depredación	
			Abundancia (org)	Biomasa (mgCOLC)
1	481		2.26 \pm 1.71	1.16 \pm 0.88
2	963		5.47 \pm 2.92	2.80 \pm 1.50
3	1444		5.47 \pm 3.02	2.80 \pm 1.55
4	1926		8.20 \pm 5.79	4.20 \pm 2.97
5	2407		12.53 \pm 5.19	6.42 \pm 2.66
6	2888		14.53 \pm 6.85	7.45 \pm 3.51
7	3852		14.00 \pm 9.18	7.18 \pm 4.71

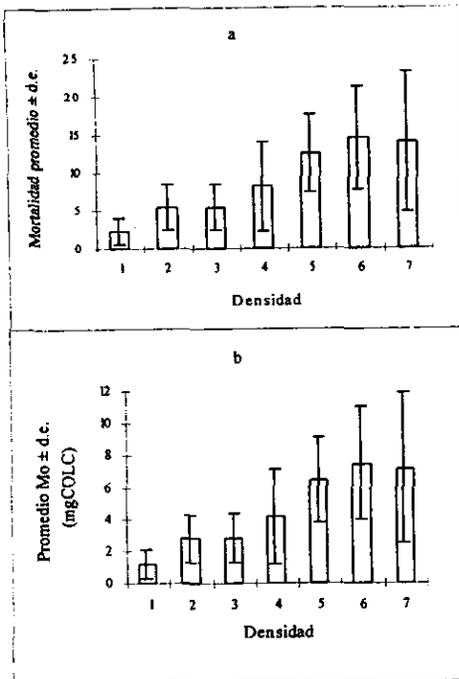


Fig. 6: Mortalidad de anfipodos por depredación por *Penaeus duorarum* (Mo) en diferente densidad de presas: a) Mo en términos de la abundancia numérica de anfipodos; b) Mo en términos de la biomasa de anfipodos consumidos (mgCOLC).

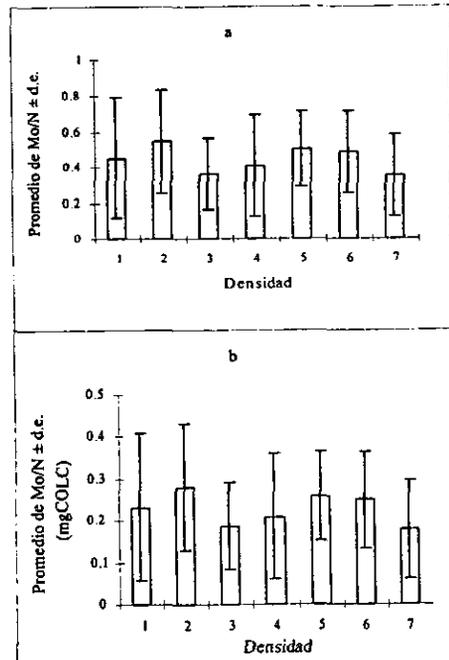


Fig. 8: Tasa de mortalidad de anfipodos por depredación de *Penaeus duorarum* (Mo/N): a) Mo/N en función de la abundancia numérica de anfipodos; b) Mo/N en términos de la biomasa de anfipodos consumidos (mgCOLC).

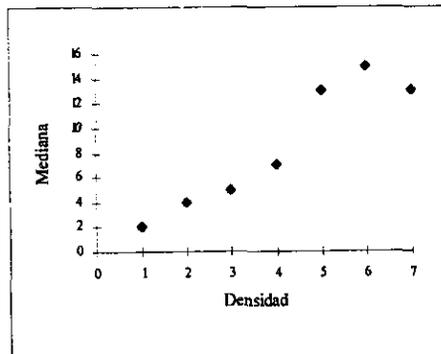


Fig. 7: Mediana de la mortalidad de anfipodos por depredación por *Penaeus duorarum* en relación a la densidad de presas.

III.3 Complejidad del hábitat.

La tasa de mortalidad de anfipodos por depredación (Mo/N) por el camarón rosado *P. duorarum* decreció significativamente ($X^2= 187.77$, $p<0.001$) con respecto al incremento en la complejidad de los cinco hábitats incluidos en los experimentos. Sin embargo, en el caso de las MA, la Mo/N promedio del 33 % de anfipodos fue similar a la observada en SSSV, que es el hábitat con menor complejidad física y en el cual se cuantificó la Mo/N máxima ($t= -5.4714$, $p<0.001$) (Fig. 9a). En los hábitats MA, TH y P300 se observó una disminución no significativa en el promedio de la Mo/N en comparación con los SSSV. La reducción en el consumo fue significativamente mayor en P1200 ($t= -4.2621$, $p<0.001$), que es el hábitat con la complejidad física máxima (Tabla 6).

La Mo/N fue afectada significativamente por la disponibilidad de presas ($X^2= 207.20$, $p<0.001$), lo cual se reflejó en que la Mo/N en baja densidad de presas ($t= -0.4097$, $p<0.001$) fue menor a la obtenida en densidad alta (Fig. 9b). La Mo/N promedio fue del 26 y 31 % de anfipodos, respectivamente.

El efecto combinado de ambos factores mostró un carácter multiplicativo ($X^2= 179.13$, $p<0.001$), lo cual permitió detectar diferencias estadísticas significativamente menores en la Mo/N en SSSV* baja densidad de presas ($t= -2.9532$, $0.005<p<0.002$) en comparación con las MA* alta densidad de presas (Tabla 6). Este grupo fue seguido por SSSV* alta densidad de presas, P300* alta densidad de presas, TH* alta densidad de presas, MA* baja densidad de presas y TH* baja densidad de presas, en donde las tasas de consumo disminuyeron no significativamente (Tabla 6), en comparación con P300* baja densidad de presa ($t= -2.0225$, $0.05<p<0.02$), P1200 alta densidad ($t= -3.4525$, $p<0.001$) y P1200* baja densidad de presa ($t= -2.5182$, $0.02<p<0.01$). En esta última combinación se obtuvo la Mo/N mínima (Fig. 9c).

Factor	org/m ³	Mo/N	t	p
Tratamiento		(promedio ± d. e.)		
Hábitat				
SSSV	a + b	0.351 ± 0.152	-5.4714	P<0.001
TH	a + b	0.274 ± 0.105	-1.7811	n.s.
P300	a + b	0.268 ± 0.145	-1.7811	n.s.
MA	a + b	0.332 ± 0.209	0.0791	n.s.
P1200	a + b	0.201 ± 0.131	-4.2621	P<0.001
Densidad				
baja (b)	963	0.256 ± 0.168	-10.4097	p<0.001
alta (a)	2407	0.314 ± 0.144	2.4094	0.00<p<0.02
Hab*Den				
MA	a	0.384 ± 0.115	0.5934	n.s.
SSSV	b	0.350 ± 0.158	2.9532	0.002<p<0.005
SSSV	a	0.352 ± 0.155	0.0295	n.s.
P300	a	0.316 ± 0.148	0.6130	n.s.
TH	a	0.308 ± 0.116	0.7603	n.s.
MA	b	0.280 ± 0.270	1.0640	n.s.
TH	b	0.240 ± 0.084	1.6982	n.s.
P300	b	0.220 ± 0.132	2.0225	0.02<p<0.05
P1200	a	0.212 ± 0.147	2.5181	0.01<p<0.02
P1200	b	0.190 ± 0.120	2.6647	0.01<p<0.02

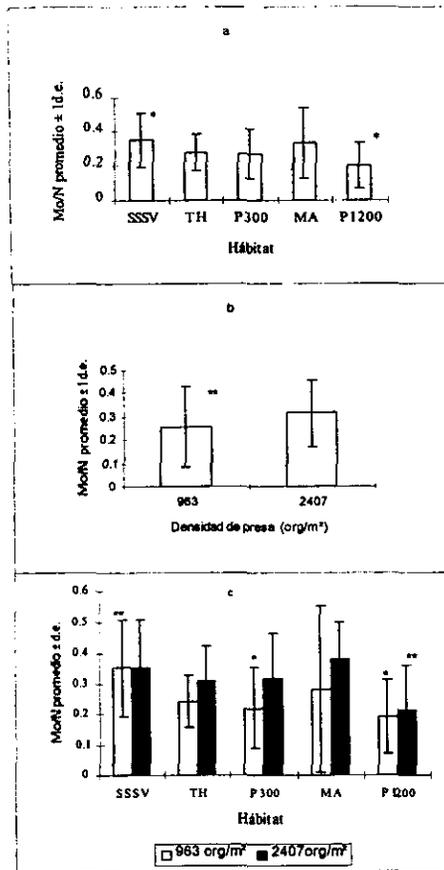


Fig. 9: Tasa de mortalidad promedio (Mo/N) de anfipodos por depredación por *Penaeus duorarum*: a) Mo/N en relación a la complejidad estructural del hábitat (n=20); b) Mo/N en relación a la densidad de presa (n=50); c) Mo/N en relación al hábitat y a la densidad de presa (n=10).

DISCUSIÓN

IV.1 Variación en la composición específica y abundancia de presas entre hábitats

La riqueza específica de 16 especies de anfipodos registradas en los parches de pastos marinos en la localidad de El Cayo, es similar a la de 17 especies registrada para toda la Laguna de Términos (Ledoyer, 1986). Asimismo, el número de especies identificadas se incrementó con respecto al obtenido previamente con redes de arrastre en la misma localidad (Alvarez *et al.*, 1996). La comparación entre este estudio y otros anteriores sugiere que la composición específica de los anfipodos recolectados con el nucleador es representativa, ya que con este muestreador se capturó el 94% de las especies de anfipodos

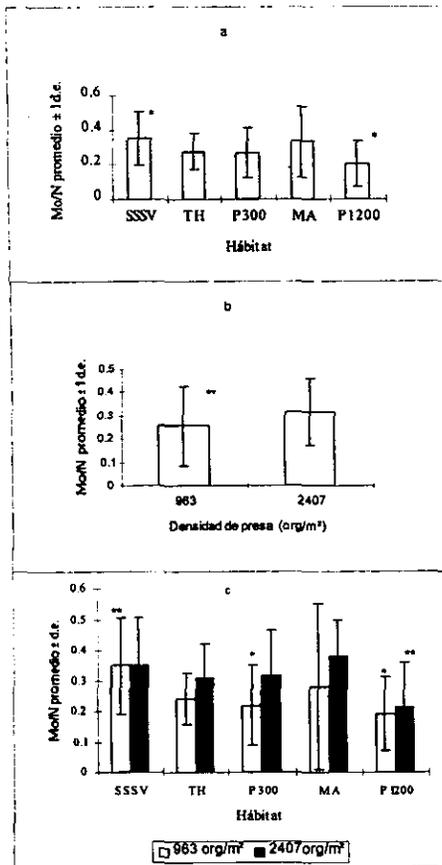


Fig. 9: Tasa de mortalidad promedio (Mo/N) de anfipodos por depredación por *Penaeus duorarum*: a) Mo/N en relación a la complejidad estructural del hábitat (n=20); b) Mo/N en relación a la densidad de presa (n=50); c) Mo/N en relación al hábitat y a la densidad de presa (n=10).

DISCUSIÓN

IV.1 Variación en la composición específica y abundancia de presas entre hábitats

La riqueza específica de 16 especies de anfipodos registradas en los parches de pastos marinos en la localidad de El Cayo, es similar a la de 17 especies registrada para toda la Laguna de Términos (Ledoyer, 1986). Asimismo, el número de especies identificadas se incrementó con respecto al obtenido previamente con redes de arrastre en la misma localidad (Alvarez *et al.*, 1996). La comparación entre este estudio y otros anteriores sugiere que la composición específica de los anfipodos recolectados con el nucleador es representativa, ya que con este muestreador se capturó el 94% de las especies de anfipodos

recolectadas en el área de estudio con diversos artes de pesca (Ledoyer, 1986; Alvarez *et al.*, 1996).

Las trampas de colonización se han sugerido para obtener información representativa de organismos que colonizan los pastos marinos en menos de diez días, como es el caso del orden Amphipoda (Barber *et al.*, 1979; Edgar, 1983; Stoner y Lewis, 1985; Virmstein y Curran, 1986). La riqueza específica y las densidades de anfípodos en las trampas resultaron menores que las de los parches naturales de *Zostera marina* (Barber *et al.*, 1979), mientras que la riqueza específica en los parches de *T. testudinum* con *Halimeda opuntia* fue mayor que en las trampas (Stoner y Lewis, 1985). El resultado de Stoner y Lewis (1985) puede atribuirse a la variación temporal en la composición de especies debido a que periodos cortos de muestreo con trampas pueden causar una subestimación del registro de especies con frecuencia estacional. Esta subestimación la sugirieron Costello y Myer (1996) ya que del 33 al 44% de las 36 especies de anfípodos que recolectaron en las trampas de colonización fueron especies con reclutamiento estacional. Sin embargo, la menor riqueza específica recolectada con las trampas de colonización que en los pastos adyacentes en este estudio concuerdan con la publicada por Stoner y Lewis (1985), ya que en las dos trampas se registraron únicamente especies epibentónicas y solamente se obtuvieron densidades mayores a las naturales para *Melita planaterga*. En este estudio el periodo de colonización en las trampas artificiales fue de diez días, periodo similar al propuesto por Barber *et al.* (1979) y Stoner y Lewis (1985).

La asignación de los anfípodos como especies pertenecientes a la infauna o a la epifauna en este estudio presenta algunas inconsistencias con respecto a los registros previos, debido principalmente a que la repartición de las especies en microhábitats generalmente se define posteriormente al muestreo y es fundamentada en una distribución excluyente con respecto a la epifauna o la infauna (Howard, 1987). Los problemas de asignación se registraron para *Grandidierella bonnieroides* y para el corófidio *Cerapus benthophilus* (Thomas, 1976; Nelson, 1980a; Stoner, 1983) que aquí se consideraron epibentónicas, mientras que en otros estudios varió su inclusión en la epifauna o en la infauna (Thomas, 1976; Nelson, 1979a, 1980a; Stoner, 1980, 1983; Howard, 1987). Los corófidios construyen tubos en la interfase agua-sedimento, por lo que su asignación funcional no puede estar limitada a uno u otro de los microhábitats, ya que su repartición microespacial en la vegetación acuática puede variar temporalmente entre epifauna o infauna (Nelson, 1980b). En este estudio se asignó a *Nasageneia yucatanensis*, la única especie de la familia Eusiiridae registrada en Laguna de Términos, como epibentónica en base al hecho de que Ledoyer (1986) efectuó un muestreo selectivo para dicho gremio. Este mismo criterio se empleó para *Gammaropsis togoensis* cuyo único registro en el Atlántico Occidental corresponde a la Laguna de Términos (Ledoyer, 1986).

A la especie *Gitanopsis laguna* se le ubicó como epibentónica ya que se le consideró un equivalente geográfico de *G. tortugae*, la cual ha sido registrada como epibentónica con una distribución desde Florida hasta Venezuela en la costa oeste del Atlántico (Nelson, 1979a, 1980a; Stoner, 1980, 1983; Lewis y Stoner, 1983; Stoner *et al.*, 1983; Stoner y Lewis, 1985). Los únicos registros de *G. laguna* en el Atlántico Occidental pertenecen a Ledoyer (1986) y a este trabajo, ambos en la Laguna de Términos. La asignación del microhábitat a especies del mismo género fue un criterio utilizado para los géneros *Cerapus* y *Gitanopsis* en Barataria Bay (Thomas, 1976), sin embargo, dicho

criterio no es considerado como una característica inherente a todas las especies de un género (Bousfield, 1973).

La asignación del microhábitat utilizado por especies de anfipodos con distribución amplia varía en función de sus patrones de actividad diarios, ya que la mayoría de la epifauna móvil no son específicas del dosel de la vegetación, ni de un solo tipo de vegetación (Thomas, 1976; Nelson, 1979a; Lewis y Stoner, 1983; Howard, 1987). No obstante, los problemas relacionados con la asignación de algunas especies de anfipodos a algún microhábitat, los anfipodos epibentónicos son considerados un componente trófico relevante en función de su dominancia numérica en comparación con los de la infauna (Zimmerman *et al.*, 1979; Nelson *et al.*, 1982; Stoner, 1983).

Las densidades de anfipodos calculadas en los pastos marinos en "El Cayo" concuerdan con las de otros autores en hábitats con vegetación estuarina (Barber *et al.*, 1979; Nelson, 1979a, 1980a; Stoner, 1979, 1980; Caine, 1991; Costello y Myers, 1996; Nelson, 1996). Sin embargo, la ausencia de anfipodos en substratos suaves sin vegetación (SSSV) contrastó con las densidades de 842 anfipodos/m² registradas en Florida (Lewis y Stoner, 1983). Esta amplia variación detectada en la densidad de anfipodos es a consecuencia de los métodos de recolecta (Young y Young, 1977; Nelson, 1979a; Stoner, 1983; Stoner y Lewis, 1985) y la variación natural relacionada con su distribución en parches (Nelson, 1980a; Cook *et al.*, 1984; Stoner y Lewis, 1985). La información recabada en el presente trabajo, más la registrada previamente en los sistemas estuarinos del Atlántico Occidental, se utilizó como referencia para definir las densidades utilizadas en los tratamientos en los experimentos.

La variación marcada en la composición específica de anfipodos asociados a diferentes hábitats en la naturaleza se ha relacionado con la dominancia temporal de alguna especie, con la distribución en parches y con las diferencias registradas entre pastos marinos. La variación entre VAS y *T. testudinum* se debió a que *Gammaropsis togoensis* llegó a representar hasta el 48% de la abundancia, mientras que la contribución de las restantes especies fue similar en los dos hábitats con vegetación acuática.

La variación en el número de especies entre hábitats obtenida en este estudio indica que la riqueza específica de anfipodos se relacionó directamente con la complejidad estructural cualitativa e inversamente con la complejidad cuantitativa de *T. testudinum* y VAS. Esta última relación se observó al cuantificar el efecto de la complejidad cuantitativa sobre la diversidad de anfipodos ($H^*(\text{mgCOLCveg/m}^2)^{-1}$), en donde el número de especies y abundancia de anfipodos en VAS fue mayor que en *T. testudinum* aunque la biomasa de la segunda fue mayor que la correspondiente a VAS. Esta relación inversa entre la diversidad y la complejidad cuantitativa del hábitat indica que VAS representa un sitio de refugio más favorable para los anfipodos epibentónicos que los parches de *T. testudinum*. A pesar de que estos resultados son contrarios a otros estudios en donde se han observado relaciones positivas entre la biomasa vegetal con las mayores abundancias y diversidad de invertebrados (Stoner, 1983; Stoner y Lewis, 1985; Leber, 1985; Heck y Crowder, 1991), coinciden con otros que: 1) sugieren que la presencia de varios hábitats contiguos puede ser el factor crítico que permite la coexistencia de un mayor número de especies mediante el uso diferencial de cada uno, y 2) concluyen que tanto aspectos cuantitativos como cualitativos del hábitat afectan la abundancia y composición de crustáceos en praderas tropicales de pastos marinos (Abele, 1974; Caine, 1983; Virnstein *et al.*, 1984; Stoner y

Lewis, 1985; Holmlund *et al.*, 1990; Downing, 1991; Heck y Crowder, 1991; Sebens, 1991). Ambos aspectos se han relacionado con la presencia de especies de anfipodos epibentónicos que seleccionan algún tipo de pasto en función de su área foliar (Heck y Wetstone, 1977; Edgar, 1983; Stoner y Lewis, 1985).

La relación entre la complejidad de los parches de pastos marinos y la abundancia y composición específica de anfipodos es afectada por la talla y movilidad de los mismos, así como por la intensidad de depredación (Nelson, 1982; Edgar, 1983; Caine, 1989, 1991). Esta relación entre la composición específica y la complejidad de parches de pastos varió con respecto a la dominancia de anfipodos de la infauna sobre los epibentónicos en parches de *Halodule wrightii* en Florida. Dicha dominancia se explicó en función de la elevada intensidad de depredación sobre las especies epibentónicas, en contraste, en los registros en praderas de *T. testudinum* y *S. filiforme* dominaron los anfipodos epibentónicos, lo cual se asocia a la variación arquitectural de estos pastos (Stoner, 1983). En la Laguna de Términos la riqueza faunística en *T. testudinum* fue mayor tanto en abundancia de anfipodos como en el número de especies con distribución restringida a este pasto en comparación con *H. wrightii* (Ledoyer, 1986).

La distribución de invertebrados en los hábitats estuarinos es debida al diferente valor que estos representan para las distintas especies asociadas, y en función del uso diferencial de estos hábitats como sitios de refugio y alimentación en diferentes escalas de espacio y de tiempo (Zimmerman *et al.*, 1979; Nelson, 1980b; Lewis y Hollingworth, 1982; Kitting, 1984; Kitting *et al.*, 1984). Esta variación en la repartición específica se encontró para anfipodos distribuidos en macroalgas, en donde su mayor abundancia puede asociarse a disponibilidad de alimento y a un mayor refugio (Edgar, 1983; McBane y Croker, 1983; Bushmann, 1990; Holmlund *et al.*, 1990). Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la distribución de peracáridos en VAS y pastos marinos dependió de su composición específica, relacionada principalmente con el tipo de microhabitat de cada especie. La relación entre la densidad y biomasa de las especies del gremio de anfipodos epibentónicos y la complejidad cuantitativa del hábitat fue mayor en VAS que en *T. testudinum* para la mayoría de las especies, incluso para *Melita planaterga* que fue la especie numéricamente dominante en *T. testudinum*. La VAS provee un hábitat alternativo para especies de la infauna pues les permite ampliar su microdistribución a las frondas, ya que en este hábitat las especies de la infauna no restringen su distribución al rizoma (Stoner y Lewis, 1985).

IV.2 Tasa de consumo de presas

La tasa de depredación estimada experimentalmente en este estudio (35-55%) coincide con la registrada por otros autores (Nelson, 1979a) e indica que la depredación por el camarón *P. duorarum* sobre los anfipodos ejerce un papel regulador sobre los peracáridos, mientras que estos últimos representan una fuente de alimento importante para los camarones.

La mortalidad de anfipodos por depredación (M_0) por el camarón se incrementó en relación directa con la disponibilidad de presas, lo cual impidió calcular el punto de saturación. A diferencia de la anterior tendencia, la fluctuación de la tasa de mortalidad por depredación (M_0/N) se mantuvo alrededor del 42%, lo que apoya la propuesta de que este camarón puede regular las poblaciones de anfipodos epibentónicos.

Las estrategias alimentarias de los depredadores son modificadas por la disponibilidad, movilidad y comportamiento de las presas (Griffiths, 1975; Iwasa *et al.*, 1981; West y Williams, 1986; Florido y Sánchez, sometido). En este estudio, el incremento de la *Mo* de anfípodos en función de la disponibilidad de presas puede indicar que el depredador presenta una estrategia de maximizador numérico. Sin embargo, el análisis de los mismos datos en base a la *Mo/N* indicarían que el depredador es un maximizador energético, lo cual explica que la tasa de depredación de anfípodos por *P. duorarum* haya fluctuado en un intervalo tan estrecho en relación al porcentaje de presas consumidas y que lo haya hecho independientemente de la densidad de presas disponibles.

Las tasas de consumo de un depredador son influidas por el valor nutricional de cada tipo de presa, por la distribución espacial, la complejidad del hábitat, la talla y desarrollo ontogénico, la estrategia de ataque y el comportamiento de ambas poblaciones (Iwasa *et al.*, 1981; Price y Hylleberg, 1982; Main, 1985; Stoner y Zimmerman, 1988; McTigue y Zimmerman, 1991; Olmi y Lipcius, 1991; Kenyon *et al.*, 1995). La variación en la tasa de consumo de *P. duorarum* en relación a los factores anteriores permite plantear la hipótesis a comprobar acerca de si los anfípodos representan una fuente alimentaria natural numéricamente disponible que tenga el valor nutricional necesario para favorecer el crecimiento del camarón durante sus fases inmaduras caracterizadas por depender de las presas asociadas a vegetación acuática sumergida.

IV.3 Complejidad del hábitat

El efecto regulador de la depredación sobre comunidades estuarinas varía en relación a la función de los hábitats como sitios de alimentación, protección o ambos, así como a la variación espacial y temporal del valor de los hábitats y de la complejidad trófica de la comunidad asociada (Connell, 1975; Menge y Sutherland, 1976; Nelson, 1979b; Leber, 1985; Stoner y Lewis, 1985; Lipcius y Hines, 1986; Gilmore, 1995; Sánchez y Raz-Guzmán, 1997).

La relación entre la complejidad del hábitat y las interacciones depredador-presa afecta la distribución diferencial de las presas potenciales y sus depredadores en los diferentes hábitats disponibles como refugio en el ambiente, como en el caso de *P. duorarum* cuyas densidades máximas se han observado en asociación con parches de pastos marinos en donde obtienen mayor refugio y alimentación (Gore *et al.*, 1981; Nelson y Capone, 1991; Sheridan, 1992; Sánchez, 1997). Esta relación entre el valor de un hábitat como refugio y los patrones de densidad y riqueza de presas como anfípodos y poliquetos, se ha reconocido en función de la complejidad cuantitativa y cualitativa de macrofitas como *T. testudinum* y *S. filiforme* que regulan la abundancia, dominancia, diversidad y organización trófica de estos invertebrados (Kikuchi y Pérez, 1977; Nelson, 1979b; Stoner, 1980; Sánchez *et al.*, 1996; Sánchez y Raz-Guzmán, 1997).

En SSSV, la tasa de mortalidad por depredación de anfípodos por *P. duorarum* resultó ser la mayor de las de los hábitats analizados, ya que en SSSV la depredación regula la distribución de las poblaciones de presas como consecuencia de la mayor accesibilidad de las presas para depredadores potenciales en este hábitat (Arnold, 1984; Thrush, 1986; Primavera, 1997). La depredación de anfípodos en SSSV estimada en este trabajo, fue mayor a la de los pastos marinos; y se ha explicado en base a que las diferencias

en la abundancia y riqueza específica de los anfipodos estan en función del mayor valor de los pastos marinos como refugio, de su selectividad por los pastos y de la menor presión por depredación ejercida por peces y decápodos (van Dolah, 1978; Nelson, 1979b; Nelson *et al.*, 1982; Lewis y Stoner, 1983; Stoner, 1983a). La mortalidad por depredación de los macroinvertebrados en general y de los juveniles de *Callinectes sapidus* en particular fue menor en praderas de *Zostera marina* y macroalgas respectivamente, que en SSSV (Leber, 1985; Wilson *et al.*, 1990).

El valor como refugio de los restos de vegetación arbórea ha sido comprobado para peracáridos, decápodos y peces (Everett y Ruiz, 1993; Primavera, 1997). En el caso de los anfipodos, las tasas de ataque y consumo total por el pez *Salmo gairdneri* se correlacionaron inversamente con la densidad de restos de troncos pequeños (Ware, 1972). A pesar de que la complejidad física de los pastos es mayor que la provista por el tronco experimental, la mortalidad obtenida en troncos hundidos (TH) se igualó a la registrada en pastos de baja densidad (P300) (Fig. 9), lo cual significa que los TH tienen el mismo valor como refugio para anfipodos que P300. La igualdad en los registros de mortalidad promedio en estos dos hábitats fue inesperada, ya que tanto la arquitectura como el área superficial fue mayor en P300.

A pesar de que estos resultados sugieren que los TH son una alternativa de refugio equivalente a los pastos de baja densidad, su valor como hábitat en sistemas naturales puede reducirse en función de su aparente nulo papel como alimento para estos organismos (Price y Hilleberg, 1982; Kitting, 1984; Kitting *et al.*, 1984; Zimmerman y Minello, 1988).

La relación entre la depredación y la complejidad del hábitat está más registrada en pastos marinos para una gran variedad de invertebrados y peces (Young *et al.*, 1976; Nelson, 1979b, 1981; Heck y Thoman, 1981; Main, 1985, 1987; Russo, 1987; Edgar, 1990a, b y c; Wilson *et al.*, 1990; Sánchez *et al.*, 1996). En los pastos marinos se ha demostrado que el incremento en la abundancia y el número de especies se asocia a la relación entre la complejidad del hábitat y las interacciones depredador-presa, ya que la intensidad de la depredación es influida por la complejidad cualitativa y cuantitativa del hábitat (Nelson, 1979b; Stoner, 1980, 1982, 1983a; Heck y Thoman, 1981; Gilinsky, 1984; Lewis y Stoner, 1985; Bell y Westody, 1986a y b; Gotceitas y Cogan, 1989; Kenyon *et al.*, 1997). Las tasas de mortalidad por depredación registradas en los P300 y P1200 en este estudio, coincidieron con los trabajos anteriores en relación a: 1) la mayor supervivencia de presas en función del incremento en la complejidad física de estos hábitats, y 2) el incremento en la densidad foliar ya que en P1200 se estimó la tasa mínima de mortalidad por depredación de anfipodos por *P. duorarum*, que es el hábitat considerado aquí como de máxima complejidad física.

La mortalidad por depredación promedio observada en las macroalgas fue de alrededor de seis anfipodos y fue similar a la mortalidad registrada en SSSV (Fig. 9a). Este resultado fue inesperado ya que: 1) las macroalgas presentan complejidad física considerablemente mayor que la provista por los SSSV y 2) su similitud con el modelo foliar del género *Lawrenzia* permitió ubicarlas con complejidad mayor que la de los TH y P300, por lo que se esperaba observar una menor tasa de mortalidad por depredación debida a *P. duorarum*. La mayor complejidad arquitectural de este hábitat se ha asociado con la ya anteriormente mencionada selección diferencial de hábitats con mayor valor como refugio y/o alimentación (Nelson, 1980b; Lewis y Hollingworth, 1982; Edgar, 1983; Kitting, 1984;

Stoner y Lewis III, 1985; Wilson *et al.*, 1990). Este uso diferencial del hábitat por anfipodos fue descrito por Edgar (1983) en el caso de macroalgas, y coincide con los resultados del censo diurno de la comunidad de anfipodos en "El Cayo" en SSSV, *T. testudinum* y VAS. La mayor abundancia y diversidad de peracáridos en VAS puede explicarse mediante la distribución de los depredadores y las presas en función del valor relativo de hábitats contiguos como sitios de protección o de alimentación. La intensidad de depredación por *P. duorarum* en macroalgas puede ser menor que en pastos marinos debido a su preferencia por establecerse en praderas de *T. testudinum* (Sánchez, 1997), mientras que para los anfipodos las MA representan sitios de alimentación más favorables que los pastos marinos (Zimmerman *et al.*, 1979; Price y Hylleberg, 1982; Edgar, 1983; Kitting *et al.*, 1984). Sin embargo, queda aún por comprobar si los anfipodos efectúan migraciones nocturnas hacia MA por su mayor valor alimenticio (Edgar, 1983; McBane y Croker, 1983; Holmlund *et al.*, 1990) y si esas migraciones favorecen la reducción de la intensidad de depredación por *P. duorarum* sobre anfipodos en *T. testudinum*.

En relación al refugio que ofrecen ambos hábitats, en este estudio se comprobó que los pastos marinos reducen más la mortalidad por depredación por *P. duorarum* que las MA. Sin embargo, esta mayor mortalidad por depredación en MA que en P300 se considera contradictorio en el sentido de que la complejidad cualitativa experimental de las MA fue mayor que la de P300. Aunque ambos tratamientos tuvieron la misma complejidad cuantitativa (igual peso de polietileno), el modelo foliar de *Lawrenzia* spp presenta una arquitectura más compleja que provee una mayor cantidad de microhábitats que la correspondiente a *T. testudinum*. Este resultado puede complementarse si se estima el efecto de la variación de la densidad foliar de *Lawrenzia* spp sobre la eficiencia de la depredación, como se ha evaluado para pastos marinos (Crowder y Cooper, 1979; Gotceitas y Colgan, 1989; Nelson y Bonsdorff, 1990). Además, el alto empaquetamiento de *Lawrenzia* spp en la naturaleza permite el acceso de anfipodos (Kikuchi y Pérès, 1977; Wilson *et al.*, 1990), pero dificulta el de organismos de tallas mayores como *P. duorarum*, ya que durante el periodo de recolecta únicamente se observaron camarones menores a 3 mm de LC entre las frondas de dicha macroalga.

Con respecto al valor de ambos hábitats como sitios de alimentación, en las MA y en los pastos marinos se distribuyen poblaciones abundantes de epifitas que son forrageadas por los anfipodos (Nicotri, 1977, 1980; Zimmerman *et al.*, 1979; Price y Hylleberg, 1982; Kitting, 1984; Kitting *et al.*, 1984; Fry *et al.*, 1987). Además, los anfipodos son herbívoros que consumen macroalgas filamentosas (Nicotri, 1977; Lewis y Hollingworth, 1982; Price y Hylleberg, 1982). La discusión incluida en estos dos últimos párrafos corrobora que en la naturaleza ambos hábitats favorecen el crecimiento poblacional de los anfipodos (Edgar, 1983; Livingston, 1984a; Fry *et al.*, 1987). Sin embargo, la función de las MA y los pastos marinos como sitios de alimentación, de protección o de ambos deberá compararse, ya que su valor relativo es influido por: 1) su variación temporal en cuanto a la cantidad y calidad de alimento y el número de microhábitats disponibles, y 2) la variación de la abundancia, ciclos de actividad diaria y comportamiento de las presas y depredadores.

La tendencia de la mortalidad de anfipodos por depredación debida al camarón rosado *P. duorarum* en los cuatro hábitats estuarinos seleccionados coincide con las observaciones detectadas en cuanto a su disminución conforme se incrementa la complejidad física del hábitat. Las variaciones inesperadas entre la disminución de la

intensidad de depredación y los incrementos de la complejidad estructural en MA y TH corroboran que la evaluación del valor relativo de los hábitats estuarinos tropicales mediante el análisis de la relación entre la complejidad física de los hábitats y las interacciones depredador-presa son modificadas por otros factores inherentes a la biología y etología de los organismos, así como por la variación espacio-temporal de los hábitats. Además, estos factores permiten plantear que el valor de los hábitats estuarinos es diferencial en relación al comportamiento, movilidad e identidad de las poblaciones de presas y depredadores bajo estudio, ya que si bien es cierto que la complejidad física del hábitat es mediador de la dinámica de las interacciones entre las poblaciones de organismos acuáticos (Heck y Thoman, 1981; Crowder y Cooper, 1982; Gilinsky, 1984; Orth *et al.*, 1984), su efecto no mostró una tendencia lineal respecto al incremento de su complejidad física, sino que sugiere que su valor relativo está asociado a los aspectos cualitativos y cuantitativos como sitios de protección, alimentación o reproducción.

V CONCLUSIONES

1. La variación en la composición específica de anfípodos entre VAS y *T. testudinum* se debió a que:
 - el número de especies de anfípodos y su microhábitat se relacionó directamente con la complejidad estructural cualitativa e inversamente con la complejidad cuantitativa de los dos hábitats con vegetación acuática sumergida,
 - la presencia de varios hábitats contiguos puede ser el factor crítico que permite la coexistencia de un mayor número de especies mediante el uso diferencial de cada uno,
 - la distribución de los anfípodos epibentónicos en VAS y pastos marinos depende de sus requerimientos de refugio y alimento.
2. La tendencia de la tasa de depredación estimada experimentalmente (35-55%) indica que el camarón *P. duorarum* regula las poblaciones de anfípodos epibentónicos estuarinos. Así mismo, los anfípodos representan una fuente alimenticia importante para los camarones.
3. La eficiencia de depredación decreció significativamente conforme se incremento la complejidad cuantitativa de los hábitats incluidos.
4. La relación depredación- complejidad física del hábitat no es lineal debido a que el valor relativo de cada hábitat depende de su uso como sitio de protección, alimentación o reproducción.

VI REFERENCIAS

- Abele, L.G., 1974. Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. *Ecology*, Vol. 55, pp. 156-161.

intensidad de depredación y los incrementos de la complejidad estructural en MA y TH corroboran que la evaluación del valor relativo de los hábitats estuarinos tropicales mediante el análisis de la relación entre la complejidad física de los hábitats y las interacciones depredador-presa son modificadas por otros factores inherentes a la biología y etología de los organismos, así como por la variación espacio-temporal de los hábitats. Además, estos factores permiten plantear que el valor de los hábitats estuarinos es diferencial en relación al comportamiento, movilidad e identidad de las poblaciones de presas y depredadores bajo estudio, ya que si bien es cierto que la complejidad física del hábitat es mediador de la dinámica de las interacciones entre las poblaciones de organismos acuáticos (Heck y Thoman, 1981; Crowder y Cooper, 1982; Gilinsky, 1984; Orth *et al.*, 1984), su efecto no mostró una tendencia lineal respecto al incremento de su complejidad física, sino que sugiere que su valor relativo está asociado a los aspectos cualitativos y cuantitativos como sitios de protección, alimentación o reproducción.

V CONCLUSIONES

1. La variación en la composición específica de anfipodos entre VAS y *T. testudinum* se debió a que:
 - el número de especies de anfipodos y su microhábitat se relacionó directamente con la complejidad estructural cualitativa e inversamente con la complejidad cuantitativa de los dos hábitats con vegetación acuática sumergida,
 - la presencia de varios hábitats contiguos puede ser el factor crítico que permite la coexistencia de un mayor número de especies mediante el uso diferencial de cada uno,
 - la distribución de los anfipodos epibentónicos en VAS y pastos marinos depende de sus requerimientos de refugio y alimento.
2. La tendencia de la tasa de depredación estimada experimentalmente (35-55%) indica que el camarón *P. duorarum* regula las poblaciones de anfipodos epibentónicos estuarinos. Así mismo, los anfipodos representan una fuente alimenticia importante para los camarones.
3. La eficiencia de depredación decreció significativamente conforme se incremento la complejidad cuantitativa de los hábitats incluidos.
4. La relación depredación- complejidad física del hábitat no es lineal debido a que el valor relativo de cada hábitat depende de su uso como sitio de protección, alimentación o reproducción.

VI REFERENCIAS

- Abele, L.G., 1974. Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. *Ecology*, Vol. 55, pp. 156-161.

- Aitkin, M., D. Anderson, B. Francis y J. Hinde, 1989. *Statistical modelling in GLIM*. Oxford Statistical Science Series Num. 4. Oxford Science Publications, New York, 374 pp.
- Alvarez, F., A.J. Sánchez y L.A. Soto, 1996. Efficiency of two samplers of epibenthic macrofauna in a tropical seagrass meadow. *Rev. Inv. Mar.*, Vol. 17, pp. 17-27.
- Arnold, W.S., 1984. The effects of prey size, predator size, and sediment composition on the rate of predation of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, on the hard clam, *Mercenaria mercenaria* (Linné). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 80, pp. 207-219.
- Barba, E., 1995. *Patrones de distribución de los carideos (Crustacea: Decapoda) de Laguna Madre, Tamaulipas y Laguna de Términos, Campeche en el suroccidente del Golfo de México*. Tesis de Grado. Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Autón. México, 50 pp.
- Barber, W.E., J.G. Greenwood y P. Crocos, 1979. Artificial seagrass-A new technique for sampling the community. *Hydrobiologia*, Vol. 65, pp. 135-140.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend, 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Editorial Omega, Barcelona, 886 pp.
- Bell, J.D. y M. Westoby, 1986a. Importance of local changes in leaf height and density to fish and decapods associated with seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 104, pp. 249-274.
- Bell, J.D. y M. Westoby, 1986b. Variation in seagrass height and density over a wide spatial scale: effects on common fish and decapods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 104, pp. 275-295.
- Bell, S.S., E.D. McCoy y H.R. Mushinsky, 1991. *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space. Population and Community Biology Series*. Chapman and Hall, London, 438 pp.
- Bierbaum, C.K., 1979. Influence of sedimentary factors on the distribution of benthic amphipods of Fishers Island Sound, Connecticut. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 38, pp. 201-223.
- Bousfield, E.L., 1973. *Shallow-Water Gammaridean Amphipoda of New England*. Ithaca and London, Cornell University Press, London, 321 pp.
- Buschmann, A.H., 1990. Intertidal macroalgae as refuge and food for amphipoda in Central Chile. *Aquat. Bot.*, Vol. 36, pp. 237-245.
- Caine, E.A., 1977. Feeding mechanisms and possible resource partitioning of the Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) from Puget Sound, USA. *Mar. Biol.*, Vol. 42, pp. 331-336.
- Caine, E.A., 1979. Population structures of two species of caprellid amphipods (Crustacea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 40, pp. 103-114.
- Caine, E.A., 1983. Community interactions of *Caprella penantis* Leach (Crustacea: Amphipoda) on sea whips. *J. Crust. Biol.*, Vol. 3, pp. 497-504.
- Caine, E.A., 1989. Caprellid amphipod behavior and predatory strikes by fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 126, pp. 173-180.
- Caine, E.A., 1991. Caprellid amphipods: fast food for the reproductively active. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 148, pp. 27-33.

- Coen, L.D., K.L. Heck Jr. y J.G. Abele, 1981. Experiments on competition and predation among shrimps of seagrass meadows. *Ecology*, Vol. 62, pp. 1484-1493.
- Connell, J.H., 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In, *Ecology and evolution of communities*, editado por M.L. Cody y J.M. Diamond, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, pp. 460-489.
- Cook, W.L. y F.A. Streams, 1984. Fish predation on *Notonecta* (Hemiptera): relationship between prey risk and habitat utilization. *Oecologia*, Vol. 64, pp. 177-183.
- Costello, M.J. y A.A. Myers, 1996. Turnover of transient species as a contributor to the richness of a stable amphipod (Crustacea) fauna in a sea inlet. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 202, pp. 49-62.
- Coyle, K.O. y R.C. Highsmith, 1994. Benthic amphipod community in the northern Bering Sea: analysis of potential structuring mechanisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 107, pp. 233-244.
- Crowder, L.B. y W.E. Cooper, 1979. Structural complexity and fish-prey interactions in ponds: a point of view. In, *Response of fish to habitat structure in standing water*, editado por D.L. Johnson y R.A. Stein, North Central Division American Fisheries Society, Special Publication 6, pp. 2-10.
- Crowder, L.B. y W.E. Cooper, 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*, Vol. 63, pp. 1802-1813.
- Downing, J.A., 1991. The effect of habitat structure on the spatial distribution of freshwater invertebrate populations. In, *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space. Population and Community Biology Series*, editado por S.S. Bell, E.D. McCoy y H.R. Mushinsky, Chapman and Hall, London, pp. 87-106.
- Edgar, G.J., 1983. The ecology of south-east tasmanian phytal animal communities. IV. Factors affecting the distribution of amphipod amphipods among algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 70, pp. 205-225.
- Edgar, G. J., 1990a. The use of the size structure of benthic macrofaunal communities to estimate faunal biomass and secondary production. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 137, pp. 195-214.
- Edgar, G. J., 1990b. The influence of plant structure on the species richness, biomass and secondary production of macrofaunal assemblages associated with Western Australian seagrass beds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 137, pp. 215-240.
- Edgar, G. J., 1990c. Predator-prey interactions in seagrass beds I. The influence of macrofaunal abundance and size-structure on the diet and growth of the western rock lobster *Panulirus cygnus* George. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 139, pp. 1-22.
- Edgar, G. J., 1990d. Predator-prey interactions in seagrass beds II. Distribution and diet of the blue manna crab *Portunus pelagicus* Linnaeus at Cliff Head, Western Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 139, pp. 23-32.
- Edgar, G. J., 1990e. Predator-prey interactions in seagrass beds III. Impacts of the western rock lobster *Panulirus cygnus* George on epifaunal gastropod populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 139, pp. 33-42.
- Edgar, G. J., 1993. Measurement of the carrying capacity of benthic habitats using a metabolic-rate based index. *Oecologia*, Vol. 95, pp. 115-121.

- Escobar, E.G., 1984. *Comunidades de Macroinvertebrados Bentónicos en Laguna de Términos, Campeche: Composición y Estructura*. Tesis de Grado. UACPyP-CCH, Univ. Nal. Autón. México, 191 pp.
- Everett, A. y G. M. Ruiz, 1993. Coarse woody debris as a refuge from predation in aquatic communities. *Oecologia*, Vol. 93, pp. 475-486.
- Fenchel, T.M. y S. Kolding, 1979. Habitat selection and distribution patterns of five species of the amphipod genus *Gammarus*. *Oikos*, Vol. 33, pp. 316-322.
- Florido, R. y A. Sánchez, Predation by the blue crab *Callinectes sapidus* in relation to the prey movility and habitat complexity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* (sometido).
- Fry, B., S.A. Macko y J.C. Zieman, 1987. Review of stable isotopic investigations of food webs in seagrass meadows. In, *Proceedings of the Symposium on Subtropical-Tropical Seagrasses of the Southeastern United States*, editado por M.D. Durako, R.C. Phillips y M.R. Lewis III, Fla. Mar. Res. Publ.(42)/ Fla. Dept. Nat. Resour. Bur. Mar. Res. St. Petersburg, Florida, No 24, pp. 189-209.
- Flores, A., A.J. Sánchez y L.A. Soto, 1996. Distribución de camarones (Decapoda: Penaeida) en una laguna costera tropical del suroccidente del Golfo de México. *Avicennia*, Num. 4/5, pp. 1-12.
- Gilinsky, E., 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology*, Vol. 65, pp. 455-468.
- Gilmore, G.R., 1995. Environmental and biogeographic factors influencing ichthyofaunal diversity: Indian River Lagoon. *Bull. Mar. Sci.*, Vol. 57, pp. 153-170.
- GLIM 3.77, 1985. *Generalized Linear Interactive Modelling*, Royal Statistical Society, London.(software).
- Gore, R.H., E.E. Gallaher, L.E. Scotto y K.A. Wilson, 1981. Studies on decapod crustacea from the Indian River region of Florida: XI. Community composition, structure, biomass and species-areal relationships of seagrass and drift algae-associated macrocrustaceans. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, Vol. 12, pp. 485-508.
- Gotceitas, V. y P. Colgan, 1989. Predator foraging success and habitat complexity: quantitative test of the threshold hypothesis. *Oecologia*, Vol. 80, pp. 158-166.
- Griffiths, D., 1975. Prey availability and the food of predator. *Ecology*, Vol. 56, pp. 1209-1214.
- Healy, M.J.R., 1988. *Glim: An Introduction*. Clarendon Press, Oxford, First edition, 129 pp.
- Heck, K.L. Jr., 1977. Comparative species richness, composition, and abundance of invertebrates in caribbean seagrass (*Thalassia testudinum*) meadows (Panamá). *Mar. Biol.*, Vol. 41, pp. 335-348.
- Heck, K.L. Jr. y L.B. Crowder, 1991. Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems. In, *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space*, editado por S.S. Bell, E.D. McCoy y H.R. Mushinsky, Chapman and Hall, London, pp. 281-299.
- Heck, K.L.Jr. y R.J. Orth, 1980a. Structural components of eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the lower Chesapeake Bay- Decapod Crustacea. *Estuaries*, Vol. 3, pp. 289-295.
- Heck, K.L.Jr. y R.J. Orth, 1980b. Seagrass habitats. The roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile

- macroinvertebrate assemblages. In, *Estuarine Perspectives*, editado por S.V. Kennedy, Academic press, New York, pp. 449-464.
- Heck, K.L.Jr. y T.A. Thoman, 1981. Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 53, pp. 125-134.
- Heck, K.L.Jr. y T.A. Thoman, 1984. The nursery role of seagrass meadows in the upper and lower reaches of the Chesapeake Bay. *Estuaries*, Vol. 7, pp. 70-92.
- Heck, K.L.Jr. y M.P. Weinstein, 1989. Feeding habits of juvenile reef fishes associated with panamanian seagrass meadows. *Bull. Mar. Sci.*, Vol. 45, pp. 629-636.
- Heck, K.L.Jr. y G.S. Wetstone, 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *J. Biogeogr.*, Vol. 4, pp. 135-142.
- Heck, K.L.Jr. y K.A. Wilson, 1987. Predation rates on decapod crustaceans in latitudinally separated seagrass communities: a study of spatial and temporal variation using tethering techniques. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 107, pp. 87-100.
- Holme, N.A. y A.D. McIntyre, 1984. *Methods for the Study of Marine Benthos*, Blackwell Scientific Publications, Second edition, Oxford, 387 pp.
- Holmlund, M. B., C. H. Petersen y M. E. Hay, 1990. Does algal morphology affect amphipod susceptibility to fish predation?. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 139, pp. 65-83.
- Hughes, D.A., 1968. Factors controlling emergence of pink shrimp (*Penaeus duorarum*) from the substrate. *Biol. Bull.*, Vol. 134, pp. 48-59.
- Howard, R.K., 1987. Diel variation in the abundance of epifauna associated with seagrasses of the Indian River, Florida, USA. *Mar. Biol.*, Vol. 96, pp. 137-142.
- Iwasa, Y., M. Higashi y N. Yamamura, 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *Am. Nat.*, Vol. 117, pp. 710-723.
- Jensen, K.T. y J.N. Jensen, 1985. The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 89, pp. 157-174.
- Jordan, F., M. Bartolini, C. Nelson, P. E. Patterson y H. L. Soulen, 1996. Risk of predation affects habitat selection by the pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 208, pp. 45-56.
- Kenyon, R.A., N.R. Loneragan y J.M. Hughes, 1995. Habitat type and light affect sheltering behaviour of juvenile tiger prawns (*Penaeus esculentus* Haswell) and success rates of their fish predators. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 192, pp. 87-105.
- Kenyon, R.A., N.R. Loneragan, J.M. Hughes y D.J. Staples, 1997. Habitat type influences the microhabitat preference of juvenile tiger prawns (*Penaeus esculentus* Haswell and *Penaeus semisulcatus* De Haan). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, Vol. 45, pp. 393-403.
- Kikuchi, T. y J.M. Pérez, 1977. Consumer ecology of seagrass beds. In, *Seagrass Ecosystems: A Scientific Perspective*, editado por C.P. McRoy y C. Helfferch, Mar. Science vol. 4, Marcel Dekker, Inc., New York, 314 pp.
- Kitting, C.L., 1984. Selectivity by dense populations of small invertebrates foraging among seagrass blade surfaces. *Estuaries*, Vol. 7, pp. 276-288.
- Kitting, C.L., B. Fry y M.D. Morgan, 1984. Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food webs in seagrass meadows. *Oecologia*, Vol. 62, pp. 145-149.
- Leber, K.M., 1985. The influence of predatory decapods, refuge, and microhabitat selection on seagrass communities. *Ecology*, Vol. 66, pp. 1951-1964.

- Ledoyer, M., 1986. Faune mobile des herbiers de phanérogames marines (*Halodule* et *Thalassia*) de la Laguna de Términos (Mexique, Campeche) II. Les Gammariens (Crustacea). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.*, Vol. 13, pp. 171-200.
- Lewis, J.B. y C.E. Hollingworth, 1982. Leaf epifauna of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Biol.*, Vol. 71, pp. 41-49.
- Lewis III, F.G. y A.W. Stoner, 1983. Distribution of macrofauna within seagrass beds: an explanation for patterns of abundance. *Bull. Mar. Sci.*, Vol. 33, pp. 296-304.
- Licona, G.M. y C.G. Moreno, 1996. *Habitos Alimenticios de Peces Asociados a Fanerógamas Acuáticas, Laguna de Términos, Campeche*. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Autón. México, 44 pp.
- Lipcius, R.N. y A.H. Hines, 1986. Variable functional responses of a marine predator in dissimilar homogeneous microhabitats. *Ecology*, Vol. 67, pp. 1361-1371.
- Livingston, R.J., 1984. The relationship of physical factors and biological response in coastal seagrass meadows. *Estuaries*, Vol. 7, pp. 377-390.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*, Chapman and Hall, London, 179 pp.
- Main, K.L., 1985. The influence of prey identity and size on selection of prey by two marine fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 88, pp. 145-152.
- Main, K.L., 1987. Predator avoidance in seagrass meadows: Prey behavior, microhabitat selection, and cryptic coloration. *Ecology*, Vol. 68, pp. 170-180.
- Mancilla, P.M. y F.M. Vargas, 1980. Los primeros estudios sobre la circulación y el flujo neto de agua a través de la Laguna de Términos, Campeche. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, Vol. 7, pp. 1-12.
- McBane, C.D. y R.A. Croker, 1983. Animal-algal relationships of the amphipod *Hyale nilssoni* (Rathke) in the rocky intertidal. *J. Crust. Biol.*, Vol. 3, pp. 592-601.
- McCoy, E.D. y S.S. Bell, 1991. Habitat structure: The evolution and diversification of a complex topic. In, *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space*, editado por S.S., Bell, E.D. McCoy y H.R. Mushinsky, Chapman and Hall, cd, pp.3-27.
- McTigue, T.A. y R.J. Zimmerman, 1991. Carnivory vs. herbivory in juvenile *Penaeus setiferus* (Linnaeus) and *Penaeus aztecus* (Ives). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 151, pp. 1-16.
- Menge, B.A. y J.P. Sutherland, 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *Am. Natur.*, Vol. 110, pp. 351-369.
- Mier y Reyes, R.C., A.J. Sánchez y L.A. Soto, 1996. Patrón de actividad diaria de *Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum* en comunidades de fanerógamas acuáticas, Laguna de Términos, Campeche. *Memorias del XI congreso Nacional de Zoología*, pp. xx.
- Mier y Reyes, R.C., A.J. Sánchez, R. Florido, A. Granados-Barber, C. Alvarado, L.A. Soto y J.L. Ramos, 1997. Variación temporal de *Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum* (Crustacea: Decapoda) en vegetación acuática estuarina. *Universidad y Ciencia*, Vol. 13, pp. 16-31.
- Minello, T.J. y R.J. Zimmerman, 1991. The role of estuarine habitats in regulating growth and survival of juvenile penaeid shrimp. In, *Frontiers of Shrimp Research*.

- Developments in Aquaculture and Fisheries Science 22*, editado por P.F. Deloach, W.J. Dougherty y M.A. Davidson, Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, pp. 1-16.
- Nelson, W.G., 1979a. An analysis of structural pattern in an eelgrass (*Zostera marina* L.) amphipod community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 39, pp. 231-264.
- Nelson, W.G., 1979b. Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 38, pp. 225-245.
- Nelson, W.G., 1980a. A comparative study of amphipods in seagrasses from Florida to Nova Scotia. *Bull. Mar. Sci.*, Vol. 30, pp. 80-89.
- Nelson, W.G., 1980b. The biology of eelgrass (*Zostera marina* L.) amphipods. *Crustaceana*, Vol. 39, pp. 59-89.
- Nelson, W.G., 1981. Experimental studies of decapod and fish predation on seagrass macrobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 5, pp. 141-149.
- Nelson, W.G. y E. Bonsdorff, 1990. Fish predation and habitat complexity: are complexity thresholds real?. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 141, pp. 183-194.
- Nelson, W.G. y M.A. Capone, 1990. Experimental studies of predation on polychaetes associated with seagrass beds. *Estuaries*, Vol. 13, pp. 51-58.
- Nelson, A.L. y B.C. Coull, 1989. Selection of meiobenthic prey by juvenile spot (Pisces): an experimental study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 53, pp. 51-57.
- Nelson, W.G., K.D. Cairns y R.W. Virnstein, 1982. Seasonality and spatial patterns of seagrass-associated amphipods of the Indian River Lagoon, Florida. *Bull. Mar. Sci.*, Vol. 32, pp. 121-129.
- Nichols, F.H., 1985. Abundance fluctuations among benthic invertebrates in two pacific estuaries. *Estuaries*, Vol. 8, pp. 136-144.
- Nicotri, M.E., 1977. The impact of crustacean herbivores on cultured seaweed populations. *Aquaculture*, Vol. 12, pp. 127-136.
- Nicotri, M.E., 1980. Factors involved in herbivore food preference. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 42, pp. 13-26.
- Norton, S.F., 1991. Capture success and diet of cottid fishes: The role of predator morphology and attack kinematics. *Ecology*, Vol. 72, pp. 1807-1819.
- Olmi III, E.J. y R.N. Lipcius, 1991. Predation on postlarvae of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun by sand shrimp *Crangon septemspinosa* Say and grass shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 151, pp. 169-183.
- Orth, R.J., 1977. The importance of sediment stability in seagrass communities. In, *Ecology of Marine Benthos. The Belle W. Baruch Library in Marine Science Number 6*, editado por B.C. Coull, University of South Carolina Press, South Carolina, pp. 281-300.
- Orth, R.J., K. L. Heck y J. van Montfrans, 1984. Faunal communities in seagrass beds: A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator prey relationships. *Estuaries*, Vol. 7, pp. 339-350.
- Pattillo, M.E., T.E. Czaplá, D.M. Nelson y M.E. Monaco, 1997. *Distribution and Abundance of Fishes and Invertebrates in Gulf of Mexico Estuaries Vol. II: Species Life History Summaries*. ELMR Rep. No. 11. NOAA/NOS Strategic Environmental Assessments Division, Silver Spring, M.D. 377 pp.

- Perkins-Visser, E., T.G. Wolcott y D.L. Wolcott, 1996. Nursery role of seagrass beds: enhanced growth of juvenile blue crabs (*Callinectes sapidus* Rathbun). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 198, pp. 155-173.
- Phleger, F.B. y A. Ayala-Castañares, 1971. Processes and history of Terminos Lagoon, *Mex. Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol.*, Vol. 55, pp. 2130-2140.
- Poovachiranon, S., K. Boto y N. Duke, 1986. Food preference studies and ingestion rate measurements of the mangrove amphipod *Parhyale hawaiiensis* (Dana). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 98, pp. 129-140.
- Price, L.H. y J. Hylleberg, 1982. Algal-faunal interactions in a mat of *Ulva fenestrata* in False Bay, Washington. *Ophelia*, Vol. 21, pp. 75-88.
- Primavera, J. H., 1997. Fish predation on mangrove-associated penaeids. The role of structures and substrate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 215, pp. 205-216.
- Raz-Guzmán, A. y G. de la Lanza, 1991. Evaluation of photosynthetic pathways of vegetation, and of sources of sedimentary organic matter through $\delta^{13}\text{C}$ in Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *Anales Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Bot.*, Vol. 62, pp. 39-63.
- Raz-Guzmán, A. y A.J. Sánchez, 1996. Trophic structure related to seagrass habitat complexity. In, *Seagrass Biology: Proceedings of an International Workshop, 25-29 January 1996*, editado por J.R. Kuo, R.C. Phillips, D.I. Walker y H. Kirkman, Rottnest Island, Western Australia, pp. 241-248.
- Renfro, W.C., 1962. Small beam net for sampling postlarval shrimp. Galveston Biological Laboratory, June 30, 1962. *U.S. Fish. Wild. Serv. Circ.* núm. 161, pp. 86-87.
- Rothschild, B.J. y S.L. Brunenmeister, 1984. The dynamics and management of shrimp in the Northern Gulf of Mexico. In, *Penaeid Shrimps- Their Biology and Management*, editado por J.A. Gulland y B.J. Rothschild, Fishing News Books Limited, England, pp. 145-172.
- Sih, A. 1985. Predators and prey lifestyles: An evolutionary and ecological overview. In, *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*, editado por W.C. Kerfoot y A. Sih, University Press of New England, Hanover, New Hampshire, 386 pp.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka y K. Strohmeier, 1985. Predation, competition, and prey communities: A review of field experiments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, Vol. 16, pp. 269-311.
- Rosas, C., A. Sánchez, G. Gaxiola y G. Taboada, 1995. Proyecto para la instalación del centro de maricultura del sureste. In, *Memorias de la Reunión Técnica Sobre Cultivo de Camarón en el Golfo de México y Mar Caribe, Campeche, Campeche 23 y 24 de Noviembre de 1995*, editado por Dirección General de Investigación en Acuicultura, Instituto Nacional de la Pesca, México, pp. 47-57.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf, 1995. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Third Edition, W. H. Freeman and Company, New York, 850 pp.
- Southwick, C.H. y F.W. Pine, 1975. Abundance of submerged vascular vegetation in the Rhode River from 1966 to 1973. *Chesapeake Sci.*, Vol. 16, pp. 147-151.

- Russo, A.R. 1987. Role of habitat complexity in mediating predation by the gray damselfish *Abudefduf sordidus* on epiphytal amphipods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 36, pp. 101-105.
- Sainte-Marie, B. y P. Brunel, 1983. Differences in life history and success between suprabenthic shelf populations of *Arrhis phyllonyx* (Amphipoda gammaridea) in two ecosystems of the Gulf of St. Lawrence. *J. Crust. Biol.*, Vol. 3, pp. 45-69.
- Sánchez, A.J., 1994a. Feeding habits of *Lutjanus apodus* (Osteichthyes: Lutjanidae) in Laguna de Términos, Southwest Gulf of Mexico. *Rev. Invest. Mar.*, Vol. 15, pp. 125-134.
- Sánchez, A.J., 1994b. Depredación sobre macroinvertebrados asociados a vegetación acuática: tipos de enfoque. *Serie Grandes Temas de Hidrobiología: Los sistemas litorales. UAMI-UNAM*, num. 2, pp. 77-85.
- Sánchez, A.J., 1997. Habitat preference of *Penaeus duorarum* Burkenroad (Crustacea: Decapoda) in a tropical coastal lagoon, southwest Gulf of Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 217, pp. 107-117.
- Sánchez, A.J., A. Raz-Guzmán y E. Barba, 1996. Habitat value of seagrasses for decapods in tropical coastal lagoons of the southwestern Gulf of Mexico: An overview. In, *Seagrass Biology: Proceedings of an International Workshop, 25-29 January 1996*, editado por J. Kuo, R. C. Phillips, D. I. Walker y H. Kirkman, Rottneest Island, Western Australia, pp. 233-240.
- Sánchez, A.J. y A. Raz-Guzmán, 1997. Distribution patterns of tropical estuarine brachyuran crabs in the Gulf of Mexico. *J. Crust. Biol.*, Vol. 17, pp. 609-620.
- Sánchez, A.J. y L.A. Soto, 1987. Camarones de la superfamilia Penaeoidea (Rafinesque, 1815) distribuidos en la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, Vol. 14, pp. 157-179.
- Sebens, K.P., 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. In, *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space. Population and Community Biology Series*, editado por S.S. Bell, E.D. McCoy y H.R. Mushinsky, Chapman and Hall, London, pp. 211-234.
- Sheridan, P.F., 1992. Comparative habitat utilization by estuarine macrofauna within the mangrove ecosystem of Rookery Bay, Florida. *Bull. Mar. Sci.*, Vol. 50, pp. 21-39.
- Sheridan, P.F. y R.J. Livingston, 1983. Abundance and seasonality of infauna and epifauna inhabiting a *Halodule wrightii* meadow in Apalachicola Bay, Florida. *Estuaries*, Vol. 6, pp. 407-419.
- Sogard, S.M., G. V.N. Powell y J.G. Holmquist, 1989. Spatial distribution and trends in abundance of fishes residing in seagrass meadows on Florida Bay mudbanks. *Bull. Mar. Sci.*, Vol. 44, pp. 179-199.
- Solis-Weiss, V. y S. Carreño, 1986. Estudio prospectivo de la macrofauna béntica asociada a las praderas de *Thalassia testudinum* en la Laguna de Términos, Campeche, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, Vol. 13, pp. 201-216.
- Stoner, A.W., 1979. Species-specific predation on amphipod crustacea by the pinfish *Lagodon rhomboides*: Mediation by macrophyte standing crop. *Mar. Biol.*, Vol. 55, pp. 201-207.

- Stoner, A.W., 1980. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bull. Mar. Sci.*, Vol. 30, pp. 537-551.
- Stoner, A.W., 1982. The influence of benthic macrophytes on the foraging behavior of pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 58, pp. 271-284.
- Stoner, A.W., 1983. Distributional ecology of amphipods and tanaidaceans associated with three sea grass species. *J. Crust. Biol.*, Vol. 3, pp. 505-518.
- Stoner, A.W., H.S. Greening, J. D. Ryan y R. J. Livingston, 1983. Comparison of macrobenthos collected with cores and suction sampler in vegetated and unvegetated marine habitats. *Estuaries*, Vol. 6, pp. 76-82.
- Stoner, A.W. y F.G. Lewis III, 1985. The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical sea-grass meadows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 94, pp. 19-40.
- Stoner, A.W. y R.J. Zimmerman, 1988. Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove-fringed estuary. *Fish. Bull.*, Vol. 86, pp. 543-551.
- Subrahmanyam, C.B., 1976. Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity and oxygen consumption in the pink shrimp, *Penaeus duorarum*. *Contrib. Mar. Sci.*, Vol. 20, pp. 123-132.
- Thomas, J.D., 1976. A survey of gammarid amphipods of the Barataria Bay, Louisiana region. *Contrib. Mar. Sci.*, Vol. 20, pp. 87-100.
- Thrush, S.F., 1986. Community structure on the floor of a sea-lough: are large epibenthic predators important?. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 104, pp. 171-183.
- van Dolah, R.F., 1978. Factors regulating the distribution and population dynamics of the amphipod *Gammarus palustris* in an intertidal salt marsh community. *Ecol. Monogr.*, Vol. 48, pp. 191-217.
- Vince, S., I. Valiela, N. Backus y J.M. Teal, 1976. Predation by the salt marsh killifish *Fundulus heteroclitus* (L.) in relation to prey size and habitat structure: consequences for prey distribution and abundance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 23, pp. 255-266.
- Virnstein, R.W., 1980. Measuring effects of predation on benthic communities in soft sediments. In, *Estuarine Perspectives*, editado por S.V. Kennedy, Academic press, New York, pp. 281-290.
- Virnstein, R.W., 1987. Seagrass-associated invertebrate communities of the southeastern U.S.A.: A review. In, *Proceedings of the Symposium on Subtropical-Tropical Seagrasses of the Southeastern United States*, editado por M.J. Durako, R.C. Phillips y R.R. Lewis, Fla. Mar. Res. Publ. (42)/Fla. Dept. Nat. Resour. Bur. Mar. Res. St. Petersburg, Florida, pp. 89-116.
- Virnstein, R.W., W.G. Nelson, F.G. Lewis III y R.K. Howard, 1984. Latitudinal patterns in seagrass epifauna: Do patterns exist, and can they be explained?. *Estuaries.*, Vol. 7, pp. 310-330.
- Ware, D.M., 1972. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, Vol. 29, pp. 1193-1201.
- West, D.L. y A.H. Williams, 1986. Predation by *Callinectes sapidus* (Rathbun) within *Spartina alterniflora* (Loisel) marshes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 100, pp. 75-95.

- Wilson, K.A., K.W. Able y K.L. Heck Jr., 1990. Predation rates on juvenile blue crabs in estuarine nursery habitats: evidence for the importance of macroalgae (*Ulva lactuca*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 58, pp. 243-251.
- Worthington, D.G., D.J. Ferrell, S.E. McNeill y J.D. Bell, 1992. Effects of the shoot density of seagrass on fish and decapods: are correlation evident over larger spatial scales?. *Mar. Biol.*, Vol. 112, pp. 139-146.
- Yáñez-Arancibia, A. y F. Amezcua-Linares, 1979. Ecología de *Urolophus jamaicensis* (Cuvier) en Laguna de Términos. Un sistema estuarino del sur del Golfo de México (Pisces: Urolophidae). *An. Centro Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, Vol. 6, pp. 123-136.
- Yen, J., 1983. Effects of prey concentration, prey size, predator life stage, predator starvation, and season on predation rates of the carnivorous copepod *Euchaeta elongata*. *Mar. Biol.*, Vol. 75, pp. 69-77.
- Young, D.K., M.A. Buzas y M.W. Young, 1976. Species densities of macrobenthos associated with seagrass: A field experimental study of predation. *J. Mar. Res.*, Vol. 34, pp. 577-592.
- Young, D.K. y M.W. Young, 1977. community structure of macrobenthos associated with seagrass of the Indian River estuary, Florida. In, *Ecology of Marine Benthos. The Belle W. Baruch Library in Marine Science Num. 6*, editado por B.C. Coull, University of south Carolina Press, South Carolina, pp. 359-381.
- Young, D.K. y M.W. Young, 1978. Regulation of species densities of seagrass- associated macrobenthos: Evidence from field experiments in the Indian River estuary, Florida. *J. Mar. Res.*, Vol. 36, pp. 569-593.
- Zieman, J.C., J.W. Fourqueran y R.L. Iverson, 1989. Distribution, abundance and productivity of seagrasses and macroalgae in Florida Bay. *Bull. Mar. Sci.*, Vol. 44, pp. 292-311.
- Zimmerman, R., R. Gibson y J. Harrington, 1979. Herbivory and detritivory among gammaridean amphipods from a Florida seagrass community. *Mar. Biol.*, Vol. 54, pp. 41-47.