

0838/
1



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

FORRAJEO DEL CARIDEO *Hippolyte zostericola* (SMITH)
(CARIDEA: HIPPOLYTIDAE) SOBRE EPIFITAS DE *Thalassia*
testudinum BANKS ET SOLANDER EX KÖNIG

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
P R E S E N T A :
M. en C. EVERARDO BARBA MACIAS



DIRECTOR DE TESIS: DR. ALBERTO J. SANCHEZ MARTINEZ

2000



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.

DEDICATORIA

A MIS PADRES:

Enriqueta Macías Vázquez y Everardo Barba Jiménez
Por todo su apoyo, sacrificio, enseñanzas, amor y confianza incondicionales, les dedico este y cada uno de mis logros ya que sin su apoyo estos no hubiesen podido ser realizados.

A MIS HERMANOS:

Enriqueta, Jorge, Ana Lucía y Francisco Javier, por todo su amor, comprensión y respeto.

A TODA LA FAMILIA:

Macías-Vázquez, Barba-Jiménez, Sánchez-García, Peralta-Pereyra,
MacDonell, por todo el apoyo, amor y confianza.

ÍNDICE	pág.
ÍNDICE.....	i
ÍNDICE DE FIGURAS	ii
ÍNDICE DE TABLAS.....	ii
RESUMEN.....	1
ABSTRACT	2
I. INTRODUCCIÓN	3
I.1 Objetivo	5
I.2 Hipótesis	5
I.3 Metas	5
II. ANTECEDENTES	6
II.1 Pastos	6
II.2 Epífitas	9
II.3 Forrajeros	12
II.4 Cuantificación del forrajeo	14
III. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES	17
IV. MÉTODO	18
IV.1 Area de estudio y de experimentación	18
IV.2 Recolecta y mantenimiento	19
IV.3 Mediciones de pastos y epífitas.....	20
IV.4 Tiempo de ayuno	21
IV.5 Dieta en condiciones natural y experimental de carideos	21
IV.6 Tasa de forrajeo individual de <i>Hippolyte zostericola</i>	23
IV.7 Tasa de forrajeo colectiva de <i>Hippolyte zostericola</i> : Efecto de la densidad de carideos	23
V. RESULTADOS	25
V.1 Biomasa de epífitas	25
V.2 Dieta en condiciones natural y experimental de carideos...	25
V.3 Tasa de forrajeo individual de <i>Hippolyte zostericola</i>	27
V.4 Tasa de forrajeo colectiva de <i>Hippolyte zostericola</i> : Efecto de la densidad de carideos.....	29
VI. DISCUSIÓN	32
VII. CONCLUSIONES	39
VIII. LITERATURA CITADA.....	41
AGRADECIMIENTOS	60

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
FIG.1. Representación esquemática de las relaciones epífita-pasto-herbívoro que determinan el crecimiento epifítico en las praderas de pastos marinos.	8
FIG.2. Distribución espacial de la fauna y flora en los pastos marinos.	16
FIG. 3. "El Cayo", Laguna de Términos, Campeche, México .	19
FIG. 4. Tasa de forrajeo individual promedio de <i>Hippolyte zostericola</i> sobre epífitas.	27
FIG. 5. Número de excretas promedio de <i>Hippolyte zostericola</i> durante la tasa individual de forrajeo.	28
FIG. 6. Tasa de forrajeo colectiva promedio de <i>Hippolyte zostericola</i> sobre epífitas.	29
FIG. 7. Número de excretas promedio de <i>Hippolyte zostericola</i> durante la tasa de forrajeo colectiva.	30

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Área, densidad y biomasa foliar para <i>Thalassia testudinum</i> y sus epífitas.	25
TABLA 2. Porcentaje del promedio de los recursos alimentarios de la dieta de <i>Hippolyte zostericola</i> en condición natural en época de estiaje y lluvias, y en la dieta experimental.	26
TABLA 3. Variación del tipo de dieta y temporada. Comparaciones múltiples de la prueba de Tükey.	26
TABLA 4. Variación de la tasa de forrajeo individual en tiempo (horas). Comparaciones múltiples de la prueba de Tükey.	27
TABLA 5. Número de excretas de la tasa de forrajeo individual en el tiempo (h). Comparaciones múltiples de la prueba de Tükey.	28
TABLA 6. Variación de la tasa de forrajeo colectiva de <i>Hippolyte zostericola</i> sobre epífitas en tiempo (h). Comparaciones múltiples de la prueba de Tükey.	30
TABLA. 7. Número de excretas de la tasa de forrajeo colectiva de <i>Hippolyte zostericola</i> en el tiempo (h). Comparaciones múltiples de la prueba de Tükey.	31

RESUMEN

El forrajeo del carideo *Hippolyte zostericola* se determinó mediante el análisis del contenido estomacal de especímenes recolectados en parches de vegetación acuática sumergida (VAS) dominados por el pasto marino *Thalassia testudinum* y por experimentos de alimentación para determinar la dieta en condiciones naturales y experimentales. Así mismo, se obtuvo la tasa de forrajeo individual y colectiva en condiciones experimentales. Las dietas experimentales suministradas fueron pasto con epífitas y se realizaron en condiciones de iluminación y obscuridad (12:12 h) en intervalos de 3 horas a lo largo de 24 horas. En ambos casos más del 60% de los componentes alimentarios estuvieron constituidos por algas filamentosas y diatomeas. La dieta tuvo una variación temporal en composición, ya que se observó que en la época de lluvias se detectó una preferencia significativa ($p < 0.001$) por el consumo de algas filamentosas y materia orgánica no identificada. En condiciones experimentales la tasa individual de forrajeo fue mayor a las 15:00 h en obscuridad con un valor promedio de 1.16 ± 0.36 mg epífitas pslc/individuo/hora. El promedio de consumo de epífitas en condiciones de obscuridad fue 1.9 veces mayor que en iluminación. La tasa promedio de forrajeo en obscuridad fue de 0.64 ± 0.29 mg epífitas pslc/individuo/hora, mientras que en iluminación fue de 0.33 ± 0.26 mg epífitas pslc/individuo/hora. En cuanto al número de excretas, éste fue 1.7 veces mayor en obscuridad, con un valor promedio de 89.03 ± 67.71 excretas. Con respecto al tiempo, el número de excretas presentó un comportamiento similar al del forrajeo con valores máximos en obscuridad a las 15:00 y 18:00 horas. Por otro lado, se determinó la tasa de forrajeo colectiva en densidad baja ($10 \text{ ind} = 160 \text{ ind} \cdot \text{m}^2$) y densidad alta de carideos ($20 \text{ ind} = 320 \text{ ind} \cdot \text{m}^2$). La tasa de forrajeo colectiva en densidad baja tuvo un valor promedio de 2.49 ± 0.78 mg pslc/individuo/hora, con un valor máximo a las 36 h de 3.49 ± 0.10 mg pslc/individuo/hora y el mínimo a las 72 h con un valor de 1.33 ± 0.15 mg pslc/individuo/hora. La tasa de forrajeo colectiva en densidad alta fue de 1.52 ± 0.34 mg pslc/individuo/hora, con un máximo a las 36 h de 1.92 ± 0.04 mg pslc/individuo/hora, y un mínimo de 1.01 ± 0.14 mg pslc/individuo/hora a las 24 hrs. El número de excretas promedio en densidad baja fue de 10.78 ± 4.02 excretas/individuo/hora, con valor máximo a las 36 h con 15.52 ± 4.70 excretas/individuo/hora y un mínimo a las 72 h con 5.82 ± 1.98 excretas/individuo/hora. En densidad alta el número de excretas promedio fue de 12.93 ± 2.97 excretas/individuo/hora, con máximo a las 60 h de 15.73 ± 6.40 excretas/individuo/hora y un mínimo a las 24 h con 4.21 ± 1.96 excretas/individuo/hora. *H. zostericola* es un eslabón que transfiere energía vía biomasa entre los productores primarios y los niveles tróficos superiores, ya que es depredado por la mayoría de los carnívoros debido a que es un componente faunístico numéricamente dominante asociado a la VAS en la mayoría de los sistemas estuarinos mexicanos del Golfo de México.

Palabras clave: Dieta, tasa de forrajeo, *Hippolyte zostericola*, epífitas, *Thalassia testudinum*.

ABSTRACT

The diet of the caridean shrimp *Hippolyte zostericola* was studied analysing stomach contents of specimens collected in *Thalassia testudinum* meadows. Experimental diets included seagrass leaves with epiphytes as food and experiments were conducted in light and dark conditions (12:12) every 3 hours during 24 hours. In both cases, more than 55% of the dietary components was plant material constituted by filamentous algae and diatoms. The composition of the natural diet had a seasonal variation, in the rainy season the caridean shrimp preferred filamentous algae and unidentifiable organic matter. In the experimental conditions, the grazing rate was higher at 15:00 hours in darkness with an average value of 1.16 ± 0.36 mg of epiphytes afdw/individual/hour. Grazing rate in the dark was 1.9 times greater than in the light. The average grazing rate in darkness was 0.64 ± 0.29 mg of epiphytes afdw/individual/hour, while in light it was 0.33 ± 0.26 mg of epiphytes afdw/individual/hour. Fecal pellets were 1.7 times more abundant in darkness with 89.03 ± 67.71 fecal pellets. The number of fecal pellets with respect to time had a similar behaviour to the grazing rate, with maximum values in the dark at 15:00 and 18:00 hours. The collective grazing rate was determined in low density (10 ind = $160 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$) and high density (20 ind = $320 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$). The collective grazing rate in low density had a mean value of 2.49 ± 0.78 mg afdw/individual/hour, a maximum value at 36 hrs of 3.49 ± 0.10 mg afdw/individual/hour and a minimum value at 72 hrs of 1.33 ± 0.15 mg afdw/individual/hour. The collective grazing rate in high density was of 1.52 ± 0.34 mg afdw/individual/hour, with the maximum at 36 hrs of 1.92 ± 0.04 mg afdw/individual/hour, and a minimum of 1.01 ± 0.14 mg afdw/individual/hour at 24 hrs. The mean number of fecal pellets with low density was 10.78 ± 4.02 pellets/individual/hour, the maximum at 36 hrs was 15.52 ± 4.70 pellets/individual/hour and the minimum at 72 hrs was 5.82 ± 1.98 pellets/individual/hour. With high density the mean number of fecal pellets was 12.93 ± 2.97 pellets/individual/hour, the maximum at 60 hrs was 15.73 ± 6.40 pellets/individual/hour and the minimum at 24 hrs was 4.21 ± 1.96 pellets/individual/hour. *H. zostericola* is a link between primary producers and higher trophic levels. This caridean is a numerically important component of seagrass habitats in the estuarine systems of the Mexican Gulf of Mexico and represents an available food item for fish and other higher invertebrates via biomass.

Key words: Diet, grazing rate, *Hippolyte zostericola*, epiphytes, *Thalassia testudinum*.

I. INTRODUCCIÓN

Las asociaciones de macrofitas y epífitas sublitorales han sido reconocidas como una fuente importante de carbono donde las epífitas, además de ser comunes, contribuyen de manera importante a la producción primaria de los ambientes de pastos marinos (Penhale, 1977; Harlin, 1980; Kitting *et al.*, 1984; Morgan y Kitting, 1984). Entre los principales recursos alimentarios disponibles para la epifauna móvil en las hojas de pastos marinos se encuentran el fitoplancton, los mismos invertebrados (incluyendo la meiofauna), hongos, bacterias, microalgas, macroalgas y detrito orgánico (Darnell, 1967; Kitting *et al.*, 1984). De estos recursos, las epífitas se han encontrado que son un alimento atractivo para los herbívoros de comunidades rocosas intermareales (Cates y Orians, 1975; Lubchenco y Gaines 1981), así como de lagos (Wetzel, 1964; Kairesalo *et al.*, 1992) y en estuarios (Zimmerman *et al.*, 1979; Morgan, 1980; Kitting, 1984).

El forrajeo se ha reconocido como un proceso regulador importante de los ecosistemas acuáticos (Crawley, 1983; Lodge, 1991) y en particular de las epífitas de pastos marinos (Orth y van Montfrans, 1984; Valentine y Heck, 1991; Mazzella *et al.*, 1992) por tres razones principales: (a) provee de un eslabón trófico para el reciclamiento de nutrientes (Robertson y Mann, 1980; Klumpp *et al.*, 1992), (b) afecta la productividad de las comunidades de pastos (Orth, 1992, Neckles *et al.*, 1993), y (c) puede cambiar la composición de las epífitas de los pastos (van Montfrans *et al.*, 1982; Jerkanoff y Nielsen, 1997). Además del forrajeo, el crecimiento de las epífitas depende de los mismos factores ambientales que afectan a sus hospederos, los pastos marinos, así como de aquellos relacionados con la complejidad estructural de los mismos (Harlin, 1980; Williams y Ruckelshaus, 1993). Esta complejidad se explica cuantitativamente por el efecto de la biomasa (Stoner, 1980; 1983) y cualitativamente relacionado por la arquitectura de la vegetación y su densidad (Homziack, *et al.*, 1982), por su superficie foliar (Stoner, 1983; Lewis, 1984) y por su composición específica (Lewis, 1984), todo lo cual se asocia con el alimento, el espacio y la protección

para un gran número de especies, lo que se refleja en el valor del hábitat. Además de los aspectos anteriormente mencionados, se encuentra el área, la longevidad y la estacionalidad, que son los principales factores biológicos que afectan la disponibilidad del espacio de colonización para las epífitas (Jerkannoff y Nielsen, 1997; Romero, 1989).

El consumo de epífitas tiene tres rutas principales: i) herbivoría de epífitas a través del forrajeo selectivo, ii) la ingestión accidental de epífitas cuando los pastos representan la dieta principal, y iii) la diseminación de pastos y material epifítico a través de cadenas de alimentos vía detrito. El efecto del forrajeo varía de acuerdo a la conducta de los animales, y la duración, frecuencia e intensidad del forrajeo, así como a los efectos indirectos de la depredación, la competencia interespecífica en plantas, la densidad, el tamaño, la estructura y la fenología de las poblaciones de plantas, y a la salud fisiológica de las mismas (Crawley, 1983).

La gran variedad de forrajeros en pastos marinos se ha agrupado de acuerdo con el grupo taxonómico (Klumpp y Nichols, 1983; Pollard, 1984; Nielsen y Lethbridge, 1989); la estrategia y conducta de alimentación (como ramoneadores, barredores, raspadores, excavadores) (Steneck y Watling, 1982); al tamaño del alimento ingerido (macrófagos y micrófagos) (Zimmerman *et al.*, 1979), y por la talla del forrajero (macroherbívoros, mesoherbívoros y microherbívoros) (Klumpp *et al.*, 1989).

Entre los macroherbívoros se encuentran los peces, erizos, gasterópodos, quelonios y sirenidos, los cuales juegan un papel importante en el consumo de pastos marinos (Klumpp *et al.*, 1989; Lanyon *et al.*, 1989; Orth, 1992). Otro grupo lo constituyen los mesoherbívoros, los cuales están conformados por invertebrados mayores que un copépodo y menores de 2.5 cm de longitud total (Brawley, 1992). En este grupo se encuentran los invertebrados epibénticos distribuidos en pastos marinos y macroalgas representados principalmente por anfípodos, isópodos, gasterópodos y camarones, los cuales regulan el crecimiento

de las epífitas de macroalgas y pastos marinos (Zimmerman, *et al.*, 1979; Stoner, 1980; Jerkanoff *et al.*, 1996). Los mesoherbívoros, además de regular el crecimiento epifítico, tienen una función importante en el reciclamiento de los nutrientes a través de la producción fecal, tanto de las poblaciones residentes (Meyer *et al.*, 1983) como de las migratorias (Thayer *et al.*, 1984). Y, por último, se encuentran los microherbívoros definidos como organismos menores de 2 mm de longitud, como flagelados que se alimentan de microalgas, bacterias y protozoarios (Neckles *et al.*, 1994). Los forrajeros pueden reducir la abundancia de las epífitas de las hojas de los pastos (van Montfrans, *et al.*, 1984). El papel de los mesoherbívoros con relación a su abundancia, así como a su impacto colectivo, se ha evaluado principalmente en anfípodos y moluscos (Jerkanoff y Nielsen, 1997), isópodos (Viejo y Arrontes, 1992) y algunos carideos (Welsh, 1975; Kitting *et al.*, 1984).

1.1 Objetivo

El presente estudio tiene como objetivo el determinar la preferencia alimentaria del camarón carideo *Hippolyte zostericola* sobre epífitas de *Thalassia testudinum* y cuantificar las tasas de forrajeo en las escalas individual y colectiva.

1.2 Hipótesis

El camarón carideo *Hippolyte zostericola* es un habitante permanente de los substratos con vegetación acuática sumergida (VAS) y forrajea activamente sobre la agrupación de epífitas de pastos marinos.

1.3 Metas

- a) Determinar los hábitos alimentarios del camarón carideo *Hippolyte zostericola* en su ambiente natural y en condiciones de laboratorio
- b) Estimar la tasa de forrajeo individual de *H. zostericola* sobre las epífitas de *Thalassia testudinum*, y

- c) Estimar la tasa de forrajeo colectiva de *H. zostericola* mediante el efecto de la densidad de carideos sobre las epífitas de *T. testudinum*.

II. ANTECEDENTES

II.1 Pastos marinos

Las angiospermas acuáticas, en especial los pastos marinos, se encuentran restringidos a hábitats de sedimentos suaves particularmente los de composición textural conformados por arenas y limo-arcillas. Los pastos marinos se encuentran presentes en un amplio intervalo de condiciones ambientales, desde los trópicos pasando por los mares templados hasta aguas frías, crecen tanto en aguas estuarinas encerradas y calmadas, con salinidades y temperaturas variadas, así como en zonas costeras expuestas y turbulentas (Kirkman y Walker, 1989). Existen 58 especies pertenecientes a 12 géneros, cuatro familias, y dos órdenes reconocidos alrededor del mundo, donde el oeste Australiano posee la diversidad con diez géneros y 25 especies, así como las praderas más extensas (Fonseca y Kenworthy, 1987). En las costas mexicanas, se encuentran nueve especies de siete géneros y en particular en el Golfo de México y Mar Caribe se encuentran cinco especies que son *Halodule wrightii*, *Thalassia testudinum*, *Siryngodium filiforme*, *Ruppia maritima* y *Halophila decipiens* (De la Lanza y Tovilla, 1986; Gallegos, 1995; Sánchez *et al.*, 1996).

Existen diversas formas y tallas de los pastos, siendo que su crecimiento, distribución y dinámica están afectados por factores ambientales como luz (Dennison, 1987), temperatura (Bulthuis, 1987), salinidad (Walker *et al.*, 1988; Hillman *et al.*, 1989), movimiento del agua (Fonseca y Kenworthy, 1987) y nutrientes (Bulthuis y Woelkerling, 1983; Short, 1987). La influencia de estos factores varía con la talla y edad de los parches de pastos (Olesen y Sand-Jensen, 1994). La importancia de los pastos marinos como substrato se ve reflejada en las características morfológicas de las especies, lo cual afecta la disponibilidad de espacio para la colonización por epífitas, el grado de protección para los

- c) Estimar la tasa de forrajeo colectiva de *H. zostericola* mediante el efecto de la densidad de carideos sobre las epífitas de *T. testudinum*.

II. ANTECEDENTES

II.1 Pastos marinos

Las angiospermas acuáticas, en especial los pastos marinos, se encuentran restringidos a hábitats de sedimentos suaves particularmente los de composición textural conformados por arenas y limo-arcillas. Los pastos marinos se encuentran presentes en un amplio intervalo de condiciones ambientales, desde los trópicos pasando por los mares templados hasta aguas frías, crecen tanto en aguas estuarinas encerradas y calmadas, con salinidades y temperaturas variadas, así como en zonas costeras expuestas y turbulentas (Kirkman y Walker, 1989). Existen 58 especies pertenecientes a 12 géneros, cuatro familias, y dos órdenes reconocidos alrededor del mundo, donde el oeste Australiano posee la diversidad con diez géneros y 25 especies, así como las praderas más extensas (Fonseca y Kenworthy, 1987). En las costas mexicanas, se encuentran nueve especies de siete géneros y en particular en el Golfo de México y Mar Caribe se encuentran cinco especies que son *Halodule wrightii*, *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, *Ruppia maritima* y *Halophila decipiens* (De la Lanza y Tovilla, 1986; Gallegos, 1995; Sánchez *et al.*, 1996).

Existen diversas formas y tallas de los pastos, siendo que su crecimiento, distribución y dinámica están afectados por factores ambientales como luz (Dennison, 1987), temperatura (Bulthuis, 1987), salinidad (Walker *et al.*, 1988; Hillman *et al.*, 1989), movimiento del agua (Fonseca y Kenworthy, 1987) y nutrientes (Bulthuis y Woelkerling, 1983; Short, 1987). La influencia de estos factores varía con la talla y edad de los parches de pastos (Olesen y Sand-Jensen, 1994). La importancia de los pastos marinos como substrato se ve reflejada en las características morfológicas de las especies, lo cual afecta la disponibilidad de espacio para la colonización por epífitas, el grado de protección para los

propágulos de las algas y la longevidad de las epífitas. Las propiedades asociadas con la morfología vegetal son: la cobertura, la longevidad, el crecimiento temporal, y la morfología foliar del pasto (Fig. 1).

La clasificación morfológica desarrollada por Borowitzka y Lethbridge (1989), basada en den Hartog (1977), es útil cuando se considera la colonización de los pastos por epífitas. Estos autores dividen a los pastos marinos en cinco grupos:

- (1) Especies con hojas largas y subuladas (en forma de aguja), ej. *Syringodium*
- (2) Especies con hojas lineares y finas, ej. *Halodule*, *Zostera* subgénero *Zosterella*
- (3) Especies con hojas en forma de listón lineales, ej. *Cymodocea*, *Thalassia*, *Enhalus*, *Posidonia*, *Phyllospadix* (tipo zosteroideo)
- (4) Especies con hojas lineales o lanceoladas, ovaladas, elípticas ej. *Halophila*
- (5) Especies con hojas listonadas y vástagos lignificados erectos, ej. *Amphibolis*, *Thalassodendron*, *Heterozostera* (tipo amfiboloideo).

Algunos de los grupos morfológicos pueden ser divididos además, de acuerdo con el sub-hábitat que proporcionan a las epífitas. Por ejemplo, *Amphibolis* provee tres sub-hábitats principales: el vástago erecto longevo, las hojas listonadas de vida corta; y el hábitat críptico de la base de la agrupación de las hojas. Las hojas de los pastos y los vástagos proporcionan un substrato primario para el establecimiento de epífitas dentro de los parches de pastos marinos y constituyen el componente estructural básico de las inter-relaciones de epífita-pasto marino-herbívoro que se llevan a cabo (Borowitzka y Lethbridge, 1989).

El tamaño de la hoja puede afectar el tipo y la abundancia de las epífitas. Sin embargo, las diferencias en la diversidad de las epífitas pueden ser una función de la multiplicidad de factores que las especies de pastos presentan como la localidad donde crecen, la longitud foliar, la forma foliar, la tasa de recambio o

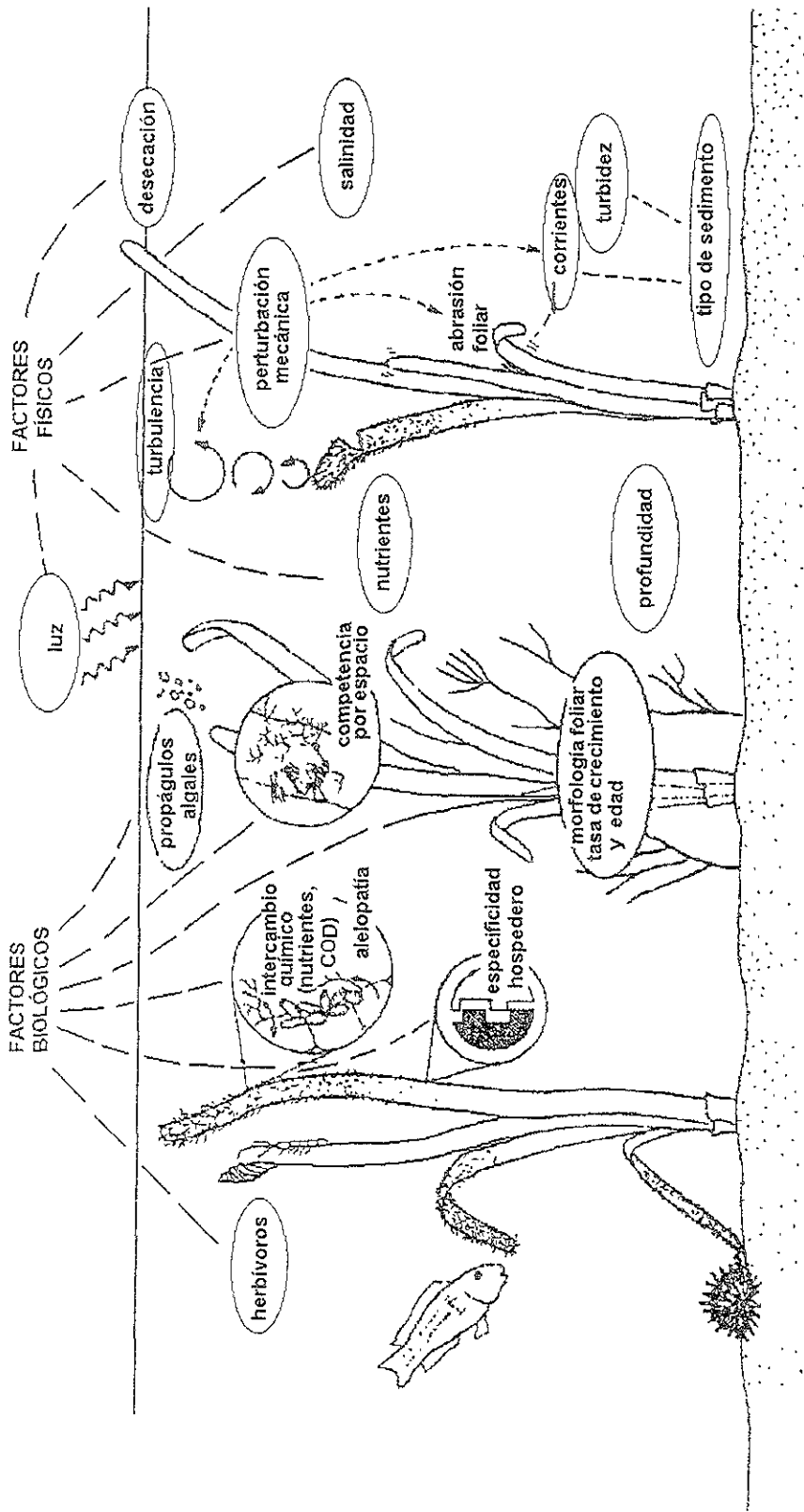


Figura . 1. Representación esquemática de los factores que determinan la relación epifitas-pasto-herbívoro (Tomado de van Montfrans et al., 1984).

crecimiento de las hojas, y la disponibilidad espacial y temporal de los propágulos de las algas. Los haces foliares continuamente producen hojas nuevas, las cuales aparecen entre las hojas viejas. Las hojas nuevas crecen del meristemo basal así que la parte más vieja de la hoja es la punta. Las hojas viejas se reemplazan regularmente a una tasa que varía con el hábitat (ej., profundidad), época, y cambios en la tasa de crecimiento (Ott, 1980; McComb *et al.*, 1981; Orth y Moore, 1986). Además, el tiempo disponible para el crecimiento y desarrollo de las epífitas varía de acuerdo con los haces, la dinámica de las hojas y el substrato tanto para éstas como para la epifauna sésil (Ballantine y Humm, 1975; Heijs, 1985; Borowitzka y Lethbridge, 1989). La gran diversidad de especies de pastos marinos, morfologías y hábitats a menudo en condiciones muy variadas son factores a los que están expuestas las epífitas para su colonización, sobrevivencia y crecimiento.

II.2 Epífitas

El término epífita ha sido definido bajo las siguientes denotaciones. Una primera definición propuesta por Kikuchi y Pérès (1977) y retomada posteriormente por Harlin (1980) y Borowitzka y Lethbridge (1989), concibe en sentido general a la epífita como cualquier organismo que vive sobre una planta, tenga o no una relación nutricional. En esta definición se incluye tanto la flora como la fauna adherida al exterior de la superficie de pastos y algas, entre las que se encuentran la Porifera, Cnidaria (Hydrozoa), Bryozoa, Polychaeta y Chordata (Ascidia). Otro enfoque fue propuesto por van Montfrans *et al.*, (1984) quienes delimitaron este término para aquellas plantas (fitoplancton, microalgas y macroalgas) que viven sobre el exterior de otra planta.

Las epífitas son organismos cosmopolitas, y la importancia potencial de éstas se ha determinado en numerosos estudios (Marsh 1973; McRoy and Helfferich 1977; Kitting *et al.*, 1984). Además de ser muy comunes (Sullivan 1979; Harlin 1980; Lewis y Hollingworth 1982), las epífitas contribuyen de manera importante con la producción primaria de los ambientes de pastos marinos

(Penhale, 1977; Morgan y Kitting 1984; Klumpp *et al.*, 1992; Mazzella *et al.*, 1992).

Algunas epífitas, al parecer, son obligadas de especies particulares de pastos, mientras que la mayoría crece sobre otros sustratos si las condiciones son favorables (Humm, 1964; Harlin, 1980; Bramwell y Woelkerling, 1984; Orth y van Montfrans, 1984; Borowitzka y Lethbridge, 1989). Varios miembros de las rodofitas sólo se han documentado como epífitas (Kendrick y Hawkes, 1989; Kendrick *et al.*, 1990). Entre las algas que se encuentran como epífitas de pastos se pueden distinguir las siguientes formas: (a) microalgas (células sencillas), a las cianofitas y diatomeas formando cadenas sobre el sustrato, (b) macroalgas (erectas), formas carnosas que colonizan a los pastos marinos, (c) algas filamentosas como *Cladophora* y *Ectocarpus*, (d) algas foliosas como *Ulva* y *Rhodomenia*, (e) otras macrofitas corticadas como *Acantophora*, *Chondria* y *Bryothamnion*, (f) aquellas denominadas algas a la deriva (Virnstein y Carbonara, 1985; Kendrick, *et al.*, 1990), (g) algas calcáreas articuladas como *Amphiroa*, *Corallina* y *Metagoniolithon* que son segmentadas y (h) algas incrustantes altamente calcificadas. Estas últimas son las epífitas más ubicuas de pastos marinos, son colonizadores pioneros que desarrollan rápidamente a la madurez sexual, y su bajo perfil reduce la fijación de otras formas (Ducker, *et al.*, 1977; Bramwell y Woelkerling, 1984; Worowitzka y Lethbridge, 1989).

Los efectos de las epífitas sobre los pastos pueden ser tanto benéficos como nocivos (Sand-Jensen *et al.*, 1985; Silberstein *et al.*, 1986; Orth 1992). Los efectos negativos de las epífitas sobre los pastos son: (1) Producción de sombra que se ha observado en las praderas de *Heterozostera tasmanica* (Buithuis y Woelkerling, 1983), *Posidonia australis* (Cambridge *et al.*, 1986; Silberstein *et al.*, 1986) y *Zostera marina* (Sand-Jensen, 1977; Sand-Jensen y Borum, 1983; Mazzella y Alberte, 1986; Borum, 1987). La luz utilizada para la fotosíntesis decrece de acuerdo con la profundidad en la cual los pastos marinos no pueden crecer debido al crecimiento epífitico y esto afecta a la productividad (Cambridge y McComb, 1984; Silberstein *et al.*, 1986; Shepherd *et al.*, 1989; Masini *et al.*,

1990), (2) Competencia por longitud luminosa similar (Sand-Jensen, 1977; Caine, 1980) donde la atenuación luminosa es la causa prematura de la senescencia en las hojas de pastos y un decremento en las capacidades tanto vegetativas como reproductivas sexuales del pasto (Richardson, 1980; Rice *et al.* 1983; Bulthuis y Woelkerling, 1983), (3) Las epífitas crean una capa que rodea la hoja del pasto a través de la cual los nutrimentos y el oxígeno no pueden difundirse y se dá un decremento en el recambio de estos nutrimentos, en especial de carbono en *Zostera marina* (Sand-Jensen, 1977; Sand-Jensen *et al.*, 1985) y fósforo en *Enhalus* (Johnstone, 1979), (4) Los cambios diurnos en el valor de pH y el contenido de oxígeno del agua circundante, limitan el crecimiento de la planta y aniquila la fauna asociada a los pastos (Wood 1959; 1983; Richardson, 1980), (5) Se incrementa el riesgo de daño de los pastos por grandes forrajeros de epífitas (Sand-Jensen 1977, D'Antonio 1985; Wahl 1989), (7) Pérdida de hojas de los pastos (en particular las secciones más viejas) cuando están sujetas a fuerzas físicas tales como la acción de olas debido a la acumulación de epífitas en esta zona (ej. *Posidonia* y *Thalassia*; Jacobs *et al.*, 1983; van Montfrans *et al.*, 1984; Heijs, 1985, y en *Amphibolis*; Borowitzka y Lethbridge, 1989) y (8) La disminución del área de distribución de los pastos marinos por efecto de epífitas y algas a la deriva pueden llevar a la desaparición de las comunidades (Cowper, 1978; Borum y Wium-Andersen, 1980; Sand-Jensen y Borum, 1983).

Las epífitas por otro lado, le confiere efectos positivos relacionados con la protección contra la desecación durante la marea baja (Richardson, 1980) y contra las radiaciones β -ultravioleta (Trocine *et al.*, 1981), la reducción del movimiento del agua (Borowitzka, *et al.*, 1990), y el incremento de la penetración luminosa a través del dosel por el forrajeo selectivo de las partes apicales altamente epifitizadas (van Montfrans, *et al.*, 1984).

La colonización de los pastos por epífitas presenta una preferencia por el establecimiento de éstas en los tejidos más viejos (zona apical) que en los más jóvenes. Los tejidos jóvenes no permiten el establecimiento de epífitas debido a

que las células por debajo del punto de adhesión se encuentran en división o porque estas liberan productos inhibitorios. La mayor colonización de la zona apical se asocia con la luz, y la diferencia en la colonización entre el margen de las hojas y el centro de la lámina está relacionada con el movimiento del agua (Borum y Wium-Anderson, 1980; Mazzella y Alberte, 1986; Thayer *et al.*, 1984) (Fig. 1).

El crecimiento epifítico se incrementa de manera substancial por el enriquecimiento de las aguas costeras (Larkum, 1976; Cambridge y Kuo, 1979; Borum y Wium-Andersen 1980; Sand-Jensen y Borum, 1983). El incremento en la disponibilidad de nutrimentos en la columna de agua puede cambiar el balance natural que existe en las relaciones de epífitas-pastos marinos, favoreciendo a las epífitas y acelerando el decremento de los pastos marinos. En ausencia de estas condiciones, los forrajeros pueden controlar la acumulación de las epífitas de las hojas a través de sus actividades de alimentación. Tales condiciones naturales pueden ser muy importantes para el crecimiento, producción y la sobrevivencia de los pastos marinos (van Montfrans, *et al.*, 1984).

II.3 Forrajeros

La comunidad faunística de pastos marinos se puede dividir en epifauna e infauna, tanto móvil como sésil, de acuerdo con su distribución dentro de la pradera (Hutchings, 1982). La epifauna móvil generalmente esta conformada por anfípodos, gasterópodos, isópodos, poliquetos de vida libre, camarones peneidos y carideos así como otros por otros grupos que se encuentran básicamente caminando sobre las hojas, mientras que peces y otros organismos de mayor movilidad se encuentran como fauna residente e incursionantes en las praderas. Entre la epifauna sésil se encuentran hidrozoarios, briozoarios y poliquetos tubícolas. En la infauna se encuentran organismos enterradores como anfípodos y una variedad de bivalvos, poliquetos y crustáceos decápodos (Hutchings, 1982; Howard *et al.*, 1989; Hutchings, *et al.*, 1991). Sin embargo, esta clasificación puede variar en las escalas espacial y temporal, ya sea nictimeral o estacional

(Greening y Livingston, 1982; Howard, 1987).

El forrajeo es un proceso importante dentro de los ecosistemas de pastos marinos (Howard, 1982; Orth y van Montfrans, 1984; Valentine y Heck, 1991; Mazzella *et al.*, 1992, entre otros). Los factores que influyen en la selección del alimento son complejos y pueden estar en función del aparato bucal del forrajero o de las características del alimento como palatabilidad, disponibilidad, contenido energético, facilidad de digestión o eficiencia de absorción, los cuales determinan la elección por algún alimento en particular. Nicotri (1980) observó la preferencia por alimento en anfípodos intermareales, y sugirió que ésta no se relacionó directamente con la calidad nutritiva de las algas, pero sí de manera significativa con las características morfológicas y fisionómicas de la planta y de los anfípodos. Las epífitas son más atractivas como alimento para forrajeo que los pastos marinos. Estas tienen una biomasa alta y valor nutritivo alto (Nicotri, 1980; Klumpp, *et al.*, 1989). Los mesoherbívoros probablemente tienen un papel central como reguladores de perifiton algal y como vehículos para la transferencia de energía de epífitas a consumidores de niveles altos (Gambi, *et al.*, 1992; Mazzella, *et al.*, 1992). La distribución de los alimentos preferidos puede explicar los patrones de micro-distribución de isópodos idoteidos del Báltico (Salemaa, 1987) y de moluscos tróquidos sobre *Posidonia oceanica* en el Mediterráneo (Mazzella y Russo, 1989) (Fig. 2).

Poco se conoce sobre la biología y las preferencias alimenticias de muchos forrajeros, particularmente de las especies de tallas pequeñas. Esto se debe en parte a sus hábitats crípticos durante el día, cuando la mayoría de los muestreos se llevan a cabo. En estudios realizados en la noche, mediante imágenes con una cámara remota, Kitting, *et al.* (1984) encontraron que dos especies de camarones considerados previamente como detritívoros, se alimentaban de epífitas.

Existe información contrastante en la literatura sobre la dieta de algunas especies debido a las variaciones en la abundancia de los alimentos preferidos, a

las condiciones estacionales y a la edad del forrajero, así como a los diferentes métodos de investigación de las dietas (Kitting, 1984). Edgar (1992) sugirió que las agrupaciones de anfípodos móviles entre las praderas de pastos marinos de la costa sureña de Australia, estuvieron relacionados con la disponibilidad del alimento. Los forrajeros utilizan una gran variedad de algas como alimento. Buschmann (1990) encontró que en el caso de anfípodos, éstos se encontraban en baja densidad sobre la comida preferida durante el día, mientras que la mayoría de éstos migraban por la noche de otros mechones de algas intermareales.

II.4 Cuantificación de la dieta del forrajero

Los métodos utilizados para determinar los componentes de la dieta de pequeños forrajeros incluyen la examinación de rastreadores o marcadores de forrajeo, mediante la observación de la conducta de alimentación (Howard, 1982; Robertson y Mann, 1982), el análisis isotópico de los tejidos corporales comparados con las fuentes potenciales del alimento (Fry, 1984; Kitting, *et al.*, 1984), el análisis de contenidos estomacales y excretas con microscopio de luz y electrónico de barrido (van Montfrans, 1982) y mediante experimentos de selección del alimento (Zimmerman, *et al.*, 1979; Nicotri, 1980). Este último método implica fases experimentales que pueden ser difíciles de interpretar y extrapolar a condiciones naturales debido a que el intervalo de alimento ofrecido no refleja la amplia variedad de alimentos presentes en campo.

Sin embargo, por otro lado existe el problema con la determinación visual de la dieta de los contenidos estomacales (Kitting, 1984), debido a que la mayoría del material en el estómago se asemeja a detrito, no obstante su origen. Lo anterior ha resultado en que la mayoría de forrajeros sean asignados con la categoría de detritívoros. La remoción de la biomasa de algas por los forrajeros ha sido demostrada experimentalmente (Kirkman y Young, 1978; Howard, 1982; van Montfrans *et al.*, 1984). En el campo, se han utilizado cajas y contenedores para

excluir forrajeros y comparar las epífitas sobre pastos forrajeados y no forrajeados (Robertson y Mann, 1982; Klumpp, *et al.*, 1992; Jerkanoff y Nielsen, 1996).

Otros experimentos sobre las interacciones epífitas-forrajero se han efectuado en acuarios y mesocosmos (Caine, 1980; Brawley y Adey, 1981; Howard, 1982; van Montfrans *et al.*, 1982; Neckles *et al.*, 1993), y algunos otros se han limitado a la descripción de la superficie del pasto antes y después de la actividad de forrajeo.

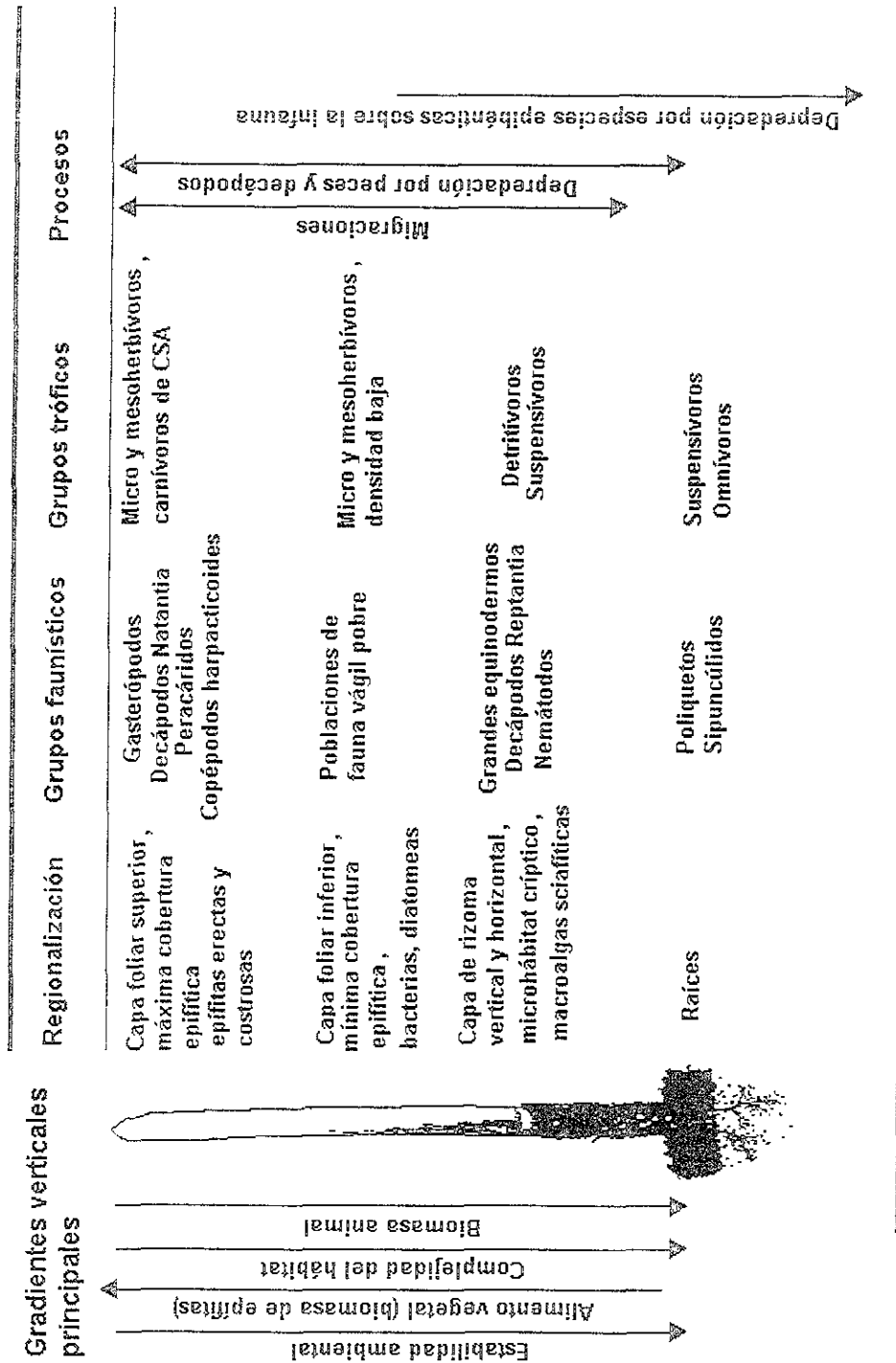


Figura 2. Distribución espacial de la fauna y flora en los pastos marinos (Modificado de Mazzella et al., 1992). (CSA= animales coloniales sésiles).

III. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

Hippolyte zostericola es un camarón carideo habitante de sistemas acuáticos estuarinos provistos de vegetación acuática sumergida (VAS), se distribuye desde la costa norte del Atlántico desde Vineyard Sound, Massachusetts hasta el Caribe, siendo su límite sureño las costas de Colombia (Chace, 1978; Williams, 1984; Wickstein, 1995). En el Golfo de México y Mar Caribe, este carideo se encuentra en los principales sistemas estuarinos (Barba, 1995; Sánchez *et al.* 1996). Presenta variaciones de coloración, por mimetismo, se encuentra presente y se reproduce todo el año. El tamaño promedio de los adultos es de 26 mm para hembras y de 19 mm para machos de longitud total (LT). Se encuentra asociado a pastos como *Halodule wrightii*, *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*, así como a macroalgas de las especies *Dictyota dichotoma*, *Hypnea cervicornis*, *Gracilaria* sp, *Acanthophora* sp en el suroccidente del Golfo de México (Barba, 1995). *H. zostericola* es un camarón carideo numéricamente dominante, el cual tiene un patrón de distribución amplio asociado a la vegetación acuática sumergida (VAS) principalmente pastos marinos y macroalgas. Es una especie eurihalina que presenta un patrón de distribución amplio asociado al hábitat (AAH), pertenece a un patrón de distribución amplio dado que puede habitar ambientes con salinidades desde 4 a 38 ups como en la Laguna de Términos y asociado al hábitat porque su distribución sólo es en substratos con VAS (Barba, 1995) Es un consumidor secundario, que se alimenta de material vegetal como lo demuestran estudios tróficos basados en el análisis de $\delta^{13}\text{C}$ (Kitting *et al.*, 1984, Raz-Guzman, 1995). Además es una presa importante para peces dependientes de pastos por lo que constituye un eslabón entre productores primarios y grupos tróficos superiores (Main, 1987, Llansó *et al.*, 1998).

Thalassia testudinum es una fanerógama acuática dominante en los principales estuarios tropicales del Golfo de México y Mar Caribe (Gallegos *et al.*, 1993). Crece en salinidades de 15 a 40 ups, sus haces vegetativos son dimórficos y constan de largos rizomas horizontales que presentan escamas, y rizomas

verticales portando los haces foliares. Esta planta es robusta, con hojas que varían de 5 a 50 cm de largo y de 5 a 12 mm de ancho (Moore y Wetzel, 1988). Sus rizomas horizontales son gruesos miden de 3 a 6 mm y forman matas densas. Las hojas son en racimo, siendo las internas más jóvenes y las externas más viejas. Tiene una reproducción sexual anual (Gallegos *et al.*, 1992). Se encuentra ampliamente registrado que comunidades de epibiontes se alojan sobre las hojas de *T. testudinum* (Harlin, 1980).

IV. MÉTODO

IV.1 Área de estudio y de experimentación

La Laguna de Términos es una laguna costera tropical localizada en el suroccidente del Golfo de México. Esta laguna se comunica permanentemente con el ambiente marino a través de dos canales de comunicación naturales, y recibe los aportes de los ríos Palizada, Chumpán y Candelaria durante todo el año. Las épocas climáticas de esta laguna son estiaje (febrero a mayo) y lluvias (junio a enero). La heterogeneidad espacial y temporal de esta laguna es alta y se relaciona tanto al gradiente de salinidad como con la presencia y arreglo espacial de los hábitats (Raz-Guzman y De la Lanza, 1987; Sánchez, 1997). Los organismos fueron recolectados en el sub-sistema norcentral-noreste (NC-NE) de la laguna, en El Cayo (18°39' N, 91°42' W), que es un bajo con una profundidad menor a 1m, de aproximadamente 542 900 m² de área, y cubierto permanentemente por pastos marinos dominados por *Thalassia testudinum* Banks et Solander ex König (Sánchez, 1997) (Fig. 3). En este sub-sistema se ha registrado la abundancia y diversidad máxima de camarones carideos (Barba, 1995; Escobar, 1984).

Los experimentos de forrajeo se realizaron en el laboratorio húmedo en la Estación El Carmen del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, en la Ciudad del Carmen, Campeche. El agua utilizada para la experimentación fue bombeada del Estero Pargo, el cual tiene una longitud de 5.3 km con una profundidad promedio de 2 m y se comunica al sub-sistema NC-NE de la laguna

verticales portando los haces foliares. Esta planta es robusta, con hojas que varían de 5 a 50 cm de largo y de 5 a 12 mm de ancho (Moore y Wetzel, 1988). Sus rizomas horizontales son gruesos miden de 3 a 6 mm y forman matas densas. Las hojas son en racimo, siendo las internas más jóvenes y las externas más viejas. Tiene una reproducción sexual anual (Gallegos *et al.*, 1992). Se encuentra ampliamente registrado que comunidades de epibiontes se alojan sobre las hojas de *T. testudinum* (Harlin, 1980).

IV. MÉTODO

IV.1 Área de estudio y de experimentación

La Laguna de Términos es una laguna costera tropical localizada en el suroccidente del Golfo de México. Esta laguna se comunica permanentemente con el ambiente marino a través de dos canales de comunicación naturales, y recibe los aportes de los ríos Palizada, Chumpán y Candelaria durante todo el año. Las épocas climáticas de esta laguna son estiaje (febrero a mayo) y lluvias (junio a enero). La heterogeneidad espacial y temporal de esta laguna es alta y se relaciona tanto al gradiente de salinidad como con la presencia y arreglo espacial de los hábitats (Raz-Guzman y De la Lanza, 1987; Sánchez, 1997). Los organismos fueron recolectados en el sub-sistema norcentral-noreste (NC-NE) de la laguna, en El Cayo (18°39' N, 91°42' W), que es un bajo con una profundidad menor a 1m, de aproximadamente 542 900 m² de área, y cubierto permanentemente por pastos marinos dominados por *Thalassia testudinum* Banks et Solander ex König (Sánchez, 1997) (Fig. 3). En este sub-sistema se ha registrado la abundancia y diversidad máxima de camarones carideos (Barba, 1995; Escobar, 1984).

Los experimentos de forrajeo se realizaron en el laboratorio húmedo en la Estación El Carmen del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, en la Ciudad del Carmen, Campeche. El agua utilizada para la experimentación fue bombeada del Estero Pargo, el cual tiene una longitud de 5.3 km con una profundidad promedio de 2 m y se comunica al sub-sistema NC-NE de la laguna

(Sánchez, 1997). El agua usada en los experimentos fue tratada previamente con filtros mecánicos, químicos y de luz ultravioleta (UV).

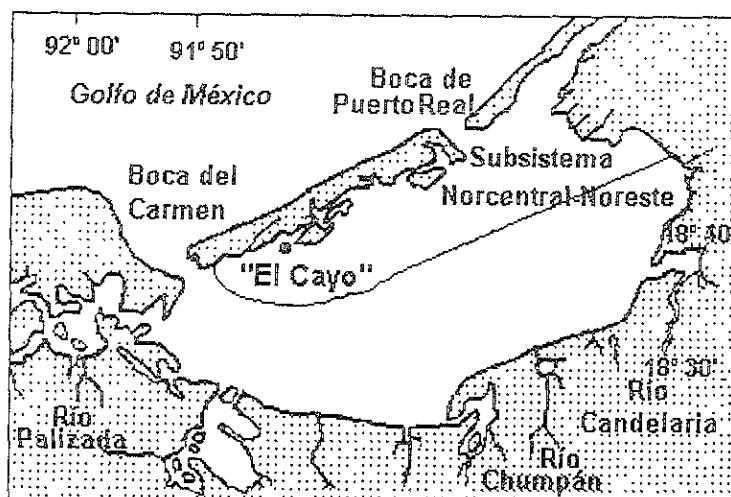


Figura 3. "El Cayo", Laguna de Términos, Campeche, México.

IV.2 Recolecta y mantenimiento

Los especímenes de *H. zostericola* fueron capturados con una red de arrastre tipo Renfro (Renfro, 1962) con una abertura de boca de 2 m y una luz malla de 1 mm en un área de 50 m², en el Cayo en substratos predominadas por *Thalassia testudinum* en colecta diurna, fueron transportados en contenedores con agua aireada al laboratorio, y los adultos fueron identificados bajo los criterios taxonómicos propuestos por Chace (1972). Los carideos mayores a 20 mm de longitud total fueron escogidos para los experimentos. Los organismos se aclimataron en acuarios de 0.06 m² de área y volumen de 0.15 m³, con agua circulante, aireación constante y pasto artificial de polietileno como substrato. La temperatura ($20 \pm 2^\circ\text{C}$), la salinidad (26 ± 2 ups) y el fotoperiodo (iluminación 12hrs:12hrs oscuridad) fueron constantes. Los carideos fueron puestos en ayuno 24 hrs antes del inicio de todos los experimentos. El tiempo de ayuno fue determinado experimentalmente como se explica en el inciso IV.4.

Así mismo, de la misma localidad de colecta de los animales, se recolectaron plantas de *T. testudinum* que fueron igualmente transportadas al laboratorio y fueron colocadas en estanques con agua circulante y aireación constante y agua del medio (26 ± 2 ups). Las hojas con epífitas escogidas para la experimentación fueron cortadas y lavadas con agua corriente y agua salobre durante tres intervalos alternados de 1 minuto cada uno para provocar un choque osmótico y retirar los microepizooides sin provocar daño o desprendimiento de epífitas (Holmlund *et al.*, 1990).

IV.3 Mediciones de pastos y epífitas

La morfometría de los pastos se cuantificó mediante el número de haces verticales y el número de hojas por haz. Asimismo, el ancho, largo y grado de epifitismo fueron medidos para cada hoja. Estas cuantificaciones se efectuaron con la finalidad de relacionar y extrapolar estos con los valores de biomasa de epífitas y pastos marinos. El grado de epifitismo se estimó a través del criterio propuesto por Nicotri (1977). Dicho criterio se modificó para calcular el porcentaje de cobertura de epífitas de acuerdo a la siguiente escala: "nulo" (0) cuando las hojas no presentaban ninguna mancha o señal de epífitas, regularmente estas eran hojas nuevas ubicadas en medio de las más viejas por lo que se encontraban protegidas, "bajo" (1) cuando menos del 20 % de la superficie de la hoja se encontraba epifitizada, "regular" (2) cuando el porcentaje de cobertura estaba entre 20 y 80 % del área total, y "alto" (3) cuando el porcentaje era mayor del 80%, en este caso eran las hojas más viejas y de mayor longitud.

La biomasa de los pastos marinos con epífitas y la de las epífitas solamente, se calcularon mediante un muestreo en campo que incluyó siete repeticiones para cada una de las mediciones de biomasa (n total 14). Lo anterior se efectuó para conocer la proporción de la biomasa por área, y por hoja para ser incluido en la fase experimental y tener una aproximación de la cantidad mínima de epífitas que servirá para alimento. La recolecta de *T. testudinum* se efectuó con

un cuadrante de 0.04m^2 . Las epífitas se eliminaron al sumergir las hojas en HCl al 10% durante 10 minutos. Después de enjuagar las hojas para retirar el ácido, las epífitas no removidas por el medio ácido se eliminaron mecánicamente. La biomasa en miligramos de peso seco libre de cenizas por unidad de área (mg pslc/m^2) de las hojas con epífitas y sin epífitas, se obtuvo al secar las hojas a $115 \pm 10^\circ\text{C}$ durante cuatro horas para después ser incineradas a 550°C por una hora en una mufla.

IV.4 *Tiempo de ayuno*

El tiempo de ayuno fue definido para garantizar que los carideos incluidos en los experimentos reflejaran el consumo real del alimento y evitar sesgos en el análisis de la dieta experimental y en los cálculos de las tasas de forrajeo. Un total de 90 carideos fueron colocados en un acuario de 40 lts con aireación, y temperatura y salinidad constantes (ver inciso IV.2). Como substrato se colocó pasto artificial de polietileno sin materia orgánica adherida. Lotes de 30 carideos fueron extraídos a las 12, 24 y 36 horas. Se extrajeron los estómagos de los animales de cada lote y se analizó el porcentaje de volumen en cada período. El tiempo de ayuno se definió para el periodo de 24 hrs, ya que a las 24 hrs se obtuvo el 100% de los estómagos vacíos.

IV.5 *Dieta en condiciones natural y experimental de carideos*

Dieta en condición natural: Mediante el análisis de los contenidos estomacales de *H. zostericola* se determinaron los hábitos alimentarios, para lo cual se recolectaron especímenes en las dos épocas climáticas (estiaje y lluvias). Al azar se seleccionaron 50 organismos para cada época climática, se preservaron en formalina y después en alcohol para su posterior análisis. Los contenidos estomacales se examinaron con un microscopio compuesto a un aumento de 100X dividido en cuatro campos para cuantificar el porcentaje por componente alimenticio. Los grupos alimentarios se dividieron en: (1) algas coralinas

incrustantes (COR), (2) algas filamentosas (FIL), (3) diatomeas (DIAT), (4) materia orgánica no identificada (MONI) y (5) material animal (MAN).

Dieta en condición experimental. En ocho acuarios de 0.06 m² de área y volumen de 0.15 m³ con agua salobre (30 ± 2 ups) fueron colocados 20 carideos con 24 h de ayuno en cada acuario, junto con trozos de pasto altamente epifitizado (>80%) (Nicotri, 1977) como su alimento por 24 horas, para posteriormente analizar los contenidos estomacales con el mismo método mencionado en la "dieta en condición natural". Los trozos de pasto fueron cortados y lavados alternadamente durante 3 minutos con agua dulce corriente y agua salobre para provocar un choque osmótico y retirar la micro y meiofauna sin provocar daño o desprendimiento de las epífitas (Holmlund *et al.*, 1990). Los trozos de hoja se obtuvieron siempre de la zona apical ya que se observó que ésta presentaba una composición similar de epífitas lo cual ya ha sido documentado anteriormente (Mazzella y Alberte, 1986; Alcoverro *et al.*, 1997).

La comparación de los hábitos alimentarios entre épocas para la dieta natural y entre ambas dietas se efectuó mediante un análisis de varianza (ANDEVA) modelo I de dos factores con interacciones (Sokal y Rohlf, 1995), y STATISTICA (1985). La exclusión del material animal se realizó con la finalidad de comparar sólo el componente vegetal de las dietas por lo que en la fase experimental previa se eliminaron los epizoides de las hojas del pasto mediante choque osmótico (Holmlund *et al.*, 1990). Comparaciones múltiples de los promedios fueron realizadas con la prueba de Túkey (Méndez, 1976). En la primera comparación se incluyó la variación de los cinco grupos alimentarios en la sección anterior y la variación temporal (estiaje y lluvias). Mientras que en la comparación entre dietas, el ANDEVA se aplicó con la variación de solamente cuatro grupos de epífitas (FIL, DIAT, COR y MONI), los grupos alimentarios y el tipo de dieta (natural y experimental).

IV.6 Tasa de forrajeo individual de *Hippolyte zostericola*

En 80 acuarios cilíndricos de 50 ml con agua salobre (30 ± 2 ups) fue colocado un carideo en ayuno con su respectivo alimento, que consistió en un pedazo de pasto (3 cm de largo), altamente epifitizado (>80%) y previamente limpio de micro y meiofauna (ver "dieta en condición experimental"). El tiempo en que se determinó la tasa de forrajeo fue cada tres horas durante un ciclo de 24 horas, para incluir las condiciones de iluminación y de oscuridad. La condición de iluminación abarcó los primeros intervalos desde las 3 h hasta las 12 h, y la condición de oscuridad fueron los intervalos restantes desde las 15 h hasta las 24 h. En cada intervalo de tiempo se realizaron 10 réplicas.

La tasa de forrajeo individual se cuantificó como la diferencia entre el peso húmedo fresco (phf) inicial y final de pasto con epífitas cada tres horas y se extrapoló a peso seco libre de cenizas inicial y final (mg psic) de epífitas con los cálculos realizados en el inciso IV. 3. Por otro lado el número de excretas mayores a 1mm fue cuantificado cada tres horas, y analizado mediante una ANDEVA modelo I de dos factores con interacciones (Sokal y Rohlf, 1995): tasa de forrajeo y fotoperiodo (iluminación y oscuridad). Las comparaciones múltiples de los promedios fueron realizadas con la prueba de Tükey (Méndez, 1976). Los organismos se utilizaron solamente una vez para evitar cualquier efecto generado por alimentación y manipulación.

IV.7 Tasa de forrajeo colectiva de *Hippolyte zostericola*: Efecto de la densidad de carideos

En 36 acuarios con un área de 0.03m^2 y un volumen de 6.3 l fueron llevados a cabo los experimentos de forrajeo colectivo bajo condiciones controladas de temperatura ($20 \pm 2^\circ\text{C}$), salinidad (30 ± 2 ups) y fotoperiodo (iluminación 12:12 oscuridad). El efecto de la densidad de los carideos en la tasa de forrajeo colectiva y el número de excretas producidas se analizó mediante un ANDEVA

Modelo I (Sokal y Rohlf, 1995) de dos vías, que incluyó dos tratamientos de densidad de herbívoros (10 ind = 160 y 20 ind = 320 ind · m⁻²) y el tiempo de forrajeo (a las 12, 24, 36, 48, 60 y 72 h). Para cada tratamiento se efectuaron seis repeticiones. El tiempo total del experimento fue de 72 h. Las comparaciones múltiples de los promedios fueron realizadas con la prueba de Tükey (Méndez 1976). Al igual que en la serie experimental anterior, la tasa de forrajeo fue cuantificada en mg pslc mediante la diferencia entre los valores inicial y final de epífitas y con el número de excretas mayores a 1mm. La disponibilidad de epífitas fue constante (130 ± 27 mg pslc), y el alimento se reemplazó cada 12 h para estandarizar la medición de consumo en este periodo de tiempo, así como la recolección de las excretas.

V. RESULTADOS

V.1 Biomasa de epífitas.

La densidad de las hojas de *T. testudinum* fue de 7112 ± 3056 hojas/m², y el área foliar promedio fue de 7.9 ± 3.6 m². La biomasa de las hojas con epífitas fue de 354.4 ± 212.4 g pslc/m² (Tabla 1). El grado de epifitismo fue del 56% con un "regular" grado, del 22.7% con un "alto" grado, del 19% con "bajo" grado y del 2% con "nulo" epifitismo (escala sección IV.3). El 90% de las hojas más viejas tuvieron un alto grado de epifitismo.

La biomasa promedio de epífitas en campo fue de 243 ± 168.26 g pslc/m², mientras que el promedio de biomasa por hoja fue de 1.09 ± 0.76 mg pslc/hoja (Tabla 1). La biomasa de epífitas constituyó el 48.6 ± 22.6 % de la biomasa foliar.

Tabla 1. Área, densidad y biomasa foliar para *Thalassia testudinum* y sus epífitas.

	Area foliar m ²	Densidad foliar m ²	Biomasa foliar con epífitas g pslc/m ²	Biomasa de epífitas g pslc hoja/m ²	Biomasa de epífitas g pslc/ m ²
Promedio	7.89 ± 3.59	7112 ± 3056	354.38 ± 212.39	1.09 ± 0.76	243 ± 168.26
Intervalo	3.94–17.20	3642–15740.7	85.19 – 672.28	0.07 – 2.16	13.59–431.94

V.2 Dieta en condiciones natural y experimental de carideos

La dieta natural de *H. zostericola* estuvo constituida en más del 60% por material vegetal, ya que los porcentajes de los grupos incluidos fueron las algas filamentosas (FIL) con 35%, las diatomeas (DIAT) con el 20.3%, el material orgánico no identificado (MONI) con el 24.4 %, el material animal (MAN) con 11.9 %, y por último las algas coralinas incrustantes (COR) con 8.3% (Tabla 2). La dieta tuvo diferencias significativas entre las épocas climáticas en condición natural ($F_{9,30}=1105.99$; $p<0.001$), donde los contenidos de FIL y MONI aumentaron en la época de lluvias (Tabla 2). La dieta natural presentó diferencias significativas entre los diferentes grupos alimentarios ($F_{4,395}=357.25$; $p<0.001$), ya que los porcentajes

de los grupos de FIL, MONI y DIAT resultaron significativamente mayores que los de MONI, MAN y COR (Tabla 3).

La dieta de *H. zostericola* en condiciones experimentales tuvo una preferencia similar a la de la dieta natural por material vegetal, con los valores más altos para FIL y DIAT (Tablas 2 y 3). La dieta experimental presentó diferencias significativas entre los grupos alimentarios ($F_{6,636}=1105.99$; $p<0.001$), mientras que no hubo diferencias significativas con respecto a la dieta natural ($F_{1,6}= 0.112$; $p >0.05$).

Tabla 2. Porcentaje del promedio de los recursos alimentarios de la dieta de *Hippolyte zostericola* en condición natural en época de estiaje y lluvias, y en la dieta experimental (DIAT= diatomeas; COR= algas coralinas incrustantes; FIL= algas filamentosas; MAN= material animal; y MONI= materia orgánica no identificable; N= número de muestra). ** No incluido.

	N	DIAT	COR	FIL	MAN	MONI
Estiaje	50	24.40 (± 6.70)	8.30 (± 1.87)	30.99 (± 7.57)	14.11 (± 3.97)	22.10 (± 5.52)
Lluvias	50	16.11 (± 6.80)	8.35 (± 1.45)	39.20 (± 7.75)	9.54 (± 4.15)	26.80 (± 5.60)
Natural	100	20.33 (± 6.08)	8.27 (± 1.58)	35.00 (± 6.66)	11.90 (± 3.97)	24.40 (± 5.05)
Experimental	200	30.01 (± 4.86)	5.99 (± 1.56)	36.00 (± 6.25)	**	27.90 (± 5.81)

Tabla 3. Variación del tipo de dieta y temporada. Comparaciones múltiples tipo Tükey (DVS $\alpha=0.05$).

Tratamiento	Comparaciones múltiples tipo Tükey.
Dieta natural	COR MAN < DIAT MONI FIL
Temporada de estiaje	COR MONI MAN < DIAT FIL
Temporada de lluvias	COR MAN < DIAT MONI FIL
Dieta experimental	COR MONI < DIAT FIL

V.3 Tasa de forrajeo individual de *Hippolyte zostericola*

La tasa de forrajeo individual máxima durante el periodo de obscuridad se registró a las 15:00 h con un valor de 1.16 ± 0.36 mg pslc/individuo/hora, seguido por el de las 21:00 h con un valor de 0.58 ± 0.36 mg pslc/individuo/hora, mientras que el valor mínimo fue de 0.38 ± 0.10 mg pslc/individuo/hora a las 18:00 h. Con respecto al periodo de iluminación, el valor máximo fue a las 9:00 horas con un valor de 0.56 ± 0.18 mg pslc/individuo/hora, mientras que el valor mínimo fue a las 6:00 con 0.18 ± 0.04 (Fig. 4; Tabla 4).

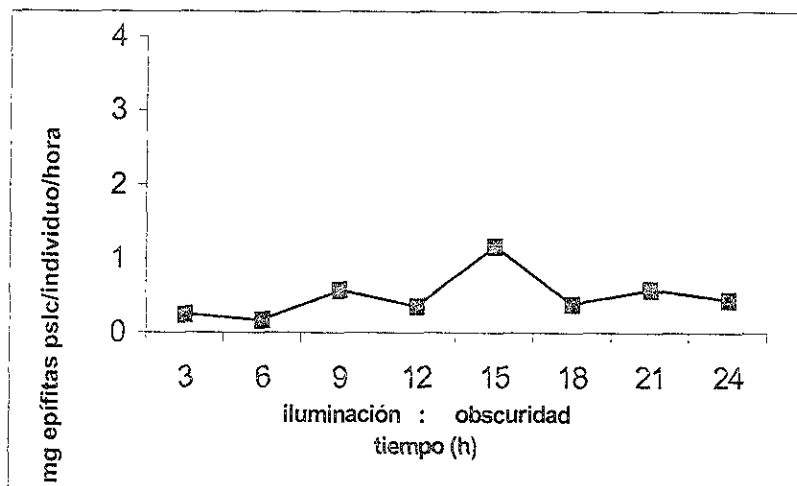


Figura. 4. Tasa de forrajeo individual promedio de *Hippolyte zostericola* sobre epífitas (pslc = peso seco libre de cenizas).

Tabla 4. Variación de la tasa de forrajeo individual en tiempo (horas).

Comparaciones múltiples de la prueba de Tükey (DVS $\alpha=0.05$).

Tratamiento	Tiempo								
Tasa de forrajeo individual	6	3	12	18	<	24	9	21	15

La tasa de forrajeo no presentó diferencias significativas con respecto al factor fotoperiodo ($F_{7,2}=1.377$, $p>0.05$) así como en el efecto combinado del tiempo y periodo ($F_{3,6}=0.393$, $p>0.05$). Sin embargo, en la fase de obscuridad se observaron valores altos de la tasa de forrajeo en comparación con el fotoperiodo de iluminación (Fig. 4).

El número promedio de excretas fue mayor durante la obscuridad con un valor de 7.61 ± 2.1 excretas/individuo/hora, y con un intervalo de 10.39 ± 2.6 excretas/individuo/hora a las 18:00 h a 5.67 ± 1.65 excretas/individuo/hora a las 24:00 h. Con respecto al periodo de iluminación, el valor promedio fue de 2.09 ± 1.80 excretas/individuo/hora, con un intervalo de 4.74 ± 1.8 excretas/individuo/hora a las 9:00 h a 0.87 ± 0.41 excretas/individuo/hora para las 3:00 h (Fig. 5; Tabla 5). El número de excretas producidas durante la obscuridad fue 1.9 veces mayor que las producidas durante la iluminación.

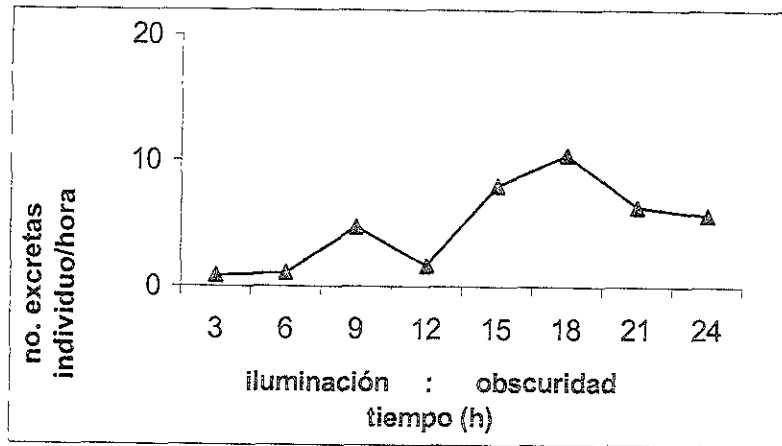


Figura. 5. Número de excretas promedio de *Hippolyte zostericola* durante la tasa individual de forrajeo.

El número de excretas no varió significativamente en tiempo (fotoperiodo) ($F_{3,6}=1.211, p>0.05$).

Tabla 5. Número de excretas de la tasa de forrajeo individual en el tiempo (h). Comparaciones múltiples de la prueba de Tükey (DVS $\alpha=0.05$).

Tratamiento	Tiempo
Tasa de forrajeo individual	iluminación vs obscuridad
	3 6 12 9 < 24 21 15 18

V.4 Tasa de forrajeo colectiva de *Hippolyte zostericola*: Efecto de la densidad de carideos

La tasa de forrajeo colectiva promedio con densidad baja fue de 2.49 ± 0.78 mg pslc/individuo/hora, con la tasa máxima en el intervalo de 36 h con un valor de 3.49 ± 0.10 mg pslc/individuo/hora, y la mínima a las 72 h con un valor de 1.33 ± 0.15 mg pslc/individuo/hora. Con respecto al tratamiento con densidad alta de carideos, la tasa de forrajeo colectiva promedio fue de 1.52 ± 0.34 mg pslc/individuo/hora, con la tasa de promedio máxima a las 36 hrs con un valor de 1.92 ± 0.04 mg pslc/individuo/hora, y la mínima de 1.01 ± 0.14 mg pslc/individuo/hora a las 24 h (Figura 6).

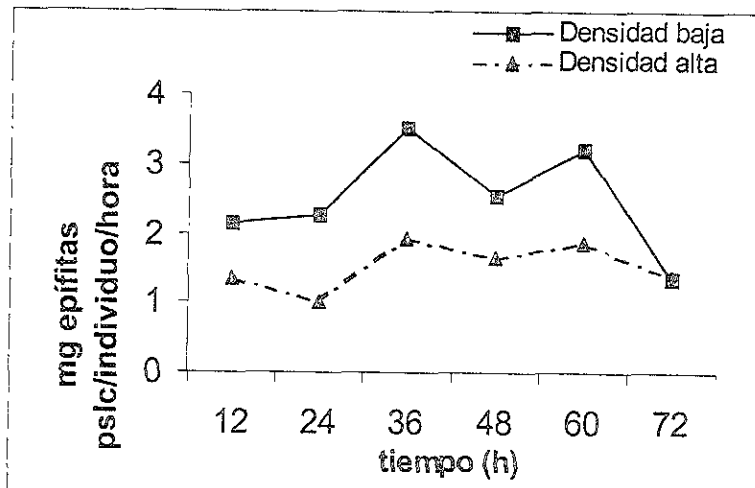


Figura. 6. Tasa de forrajeo colectiva promedio de *Hippolyte zostericola* sobre epifitas. (pslc= peso seco libre de cenizas).

La tasa de forrajeo colectiva de *Hippolyte zostericola* en el tratamiento con densidad baja presentó diferencias significativas con respecto al factor tiempo ($F_{5,35}=6.51$; $p<0.05$), con un gradiente de valores de las 36, 60 y 48 > 24, 12 y 72 h ($\alpha=0.05$). Así mismo, la tasa de forrajeo colectiva con densidad alta también presentó diferencias significativas con respecto al tiempo ($F_{5,35}=6.45$; $p < 0.05$); con un gradiente mayor para 72 48 y 60 > 36, 12, 24 h ($\alpha=0.05$) (Tabla 6).

Tabla 6. Variación de la tasa de forrajeo colectiva de *Hippolyte zostericola* sobre epífitas en tiempo (h). Comparaciones múltiples de la prueba de Tükey (DVS $\alpha=0.05$).

Tratamiento	Tiempo					
Tasa de forrajeo colectiva						
Densidad baja	72	12	<	24	48	60 36
Densidad alta	24	12	72	<	48	60 36

El número de excretas promedio con densidad baja fue de 10.78 ± 4.02 excretas/individuo/hora, con un valor máximo para el intervalo de 36 h con 15.52 ± 4.70 excretas/individuo/hora y un valor mínimo a las 72 h con 5.82 ± 1.98 excretas/individuo/hora. El número de excretas promedio con densidad alta fue de 12.93 ± 2.97 excretas/individuo/hora, con un máximo a las 60 h de 15.73 ± 6.45 y un valor mínimo de 4.21 ± 1.96 excretas/individuo/hora a las 24:00 h (Fig. 7). El número de excretas por individuo por hora fue 1.9 veces mayor en densidad baja que en densidad alta.

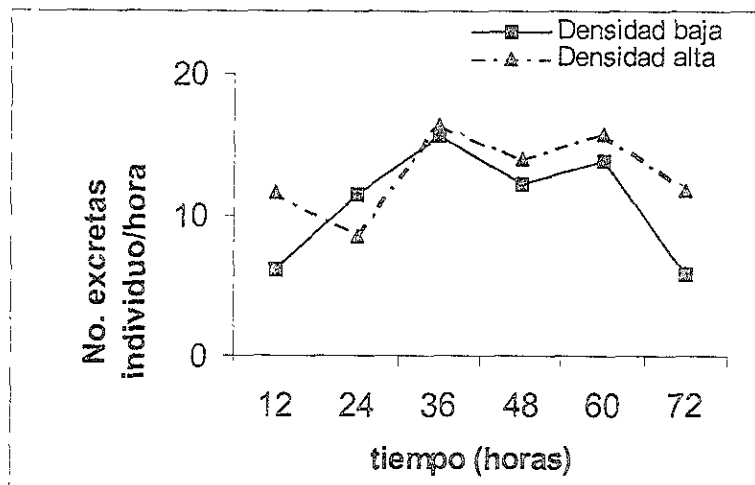


Figura. 7. Número de excretas promedio de *Hippolyte zostericola* durante la tasa colectiva de forrajeo.

El número de excretas registradas con consumo colectivo varió significativamente con respecto al tiempo en el tratamiento de baja densidad ($F_{5,35}=6.69$, $p<0.05$), con un gradiente de valores de las horas 36, 60, 48 > 24 12 y 72 h ($\alpha=0.05$). En densidad alta, el número de excretas varió significativamente ($F_{5,35}=6.45$, $p<0.05$), con un gradiente de valores de las horas 36, 60 y 48 > 72, 12 y 24 ($\alpha=0.05$) (Tabla 7).

Tabla 7. Número de excretas de la tasa de forrajeo colectiva de *Hippolyte zostericola* en el tiempo (h). Comparaciones múltiples de la prueba de Túkey (DVS $\alpha=0.05$).

Tratamiento	Tiempo						
Tasa de forrajeo colectiva							
Densidad baja	72	12	<	24	48	60	36
Densidad alta	24	12	72	<	48	60	36

VI. DISCUSIÓN

Los valores de densidad y biomasa de pastos marinos y epífitas en El Cayo, reflejan la importancia de este hábitat, lo cual se relaciona entre otras funciones con proveer de un substrato heterogéneo que es utilizado por una diversa flora y fauna, y por lo tanto le confiere de un valor del hábitat alto que se refleja en las densidades faunísticas elevadas. Además, constituye áreas de crianza y alimentación, y de zonas de refugio contra la depredación para un gran número de invertebrados y vertebrados que lo utilizan (Escobar, 1984; Barba, 1995; Sánchez *et al.*, 1996; Sánchez y Raz-Guzman, 1997).

Las praderas de *Thalassia testudinum* en El Cayo, es una comunidad en la Laguna de Términos que destaca además de lo anteriormente referido, por su productividad, cobertura, densidad, biomasa foliar y biomasa de las epífitas, siendo estas últimas 4.9, 1.4 y 1.4 veces mayor con respecto a las cuantificaciones previas (Moore y Wetzel, 1988). En tanto que la variación en la biomasa de las epífitas (del 22 al 87% de la biomasa foliar) fue similar a las anteriormente registradas por otros autores para esta localidad y otros sistemas del Golfo de México (10 al 70%) (Moore y Wetzel, 1988; Penhale, 1977 y Morgan y Kitting, 1984). Estos valores de biomasa elevados de epífitas y su alto grado de epifitismo constituyen de una fuente de alimento y de carbono disponible en estos hábitats mediante el forrajeo (Kitting, *et al.*, 1984).

Las variaciones en la densidad y la biomasa de los pastos se pueden explicar en función de la respuesta a cambios ambientales en escalas temporales (de gran escala) y locales (Alcoverro *et al.*, 1995), como la claridad del agua, características del substrato, corrientes y mareas, y salinidad que repercuten en los ritmos de crecimiento y longevidad de las hojas de los pastos, así como la disponibilidad del substrato para la colonización y de los nutrimentos (Romero, 1989). Así también factores biológicos como la presión de forrajeo (Klumpp *et al.*, 1992; Neckles *et al.*, 1993) y las epífitas errantes (Orth y van Montfrans, 1984) que son importantes reguladores de las poblaciones de los pastos marinos. A pesar de

la gran diversidad de epífitas de los pastos existe poca información relacionada con la distribución y patrones de abundancia espacial y temporal (Borowitzka y Lethbridge, 1989). Los patrones existentes reflejan las características de las epífitas así como la morfología y longevidad de sus hospederos los pastos en una área determinada (Heijs, 1985; Kendrick y Hawkes, 1988; Borowitzka *et al.*, 1990). No obstante que las epífitas y los pastos tienen similares tasas de productividad, las epífitas son el doble de productivas en aguas profundas, turbias o durante climas nublados y en invierno durante los periodos de crecimiento reducido de los pastos en climas templados (Morgan y Kitting, 1984).

Los resultados de este estudio corroboraron la hipótesis planteada al comprobar que el camarón carideo *Hippolyte zostericola* es un forrajero activo de las epífitas del pasto marino *T. testudinum*, ya que estas contribuyeron con más del 60% de su alimento tanto en condiciones naturales como experimentales. Este organismo mostró una preferencia por material vegetal donde los componentes alimentarios dominantes fueron las algas filamentosas (35%) y las diatomeas (20%). No obstante esta preferencia, se consideró que el carideo *H. zostericola* es una especie omnívora, ya que en condiciones naturales el 11% de su dieta estuvo constituida por material animal. Este carideo, forrajea activamente y de manera selectiva sobre epífitas de pastos, a diferencia de otros mesoherbívoros como los moluscos gasterópodos, que son forrajeros activos no selectivos de las epífitas, y remueven todo el material epifítico de las hojas de los pastos debido a su morfología bucal (rádula) y a su conducta de alimentación (Klumpp *et al.* 1992, Jerkanoff, *et al.*, 1996).

Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en el consumo de los alimentos en la dieta natural entre épocas climáticas, lo cual sugiere que éstos se encuentran disponibles para su consumo durante todo el año. Las algas filamentosas y las diatomeas son materiales sucesionales tempranos, y son más palatables al contener un valor nutricional mayor y una complejidad estructural menor, así como por su disponibilidad y abundancia, por lo que los

mesoherbívoros las utilizan como un recurso alimentario importante. Estas asociaciones son comunes en las hojas de pastos marinos y macroalgas en los ambientes tropicales y subtropicales (Jerkanoff y Nielsen, 1996).

La preferencia por material vegetal epifítico se ha observado en otros carideos como *Palaemonetes pugio*, que es el carideo más estudiado y dominante en ambientes estuarinos templados y subtropicales. Esta es una especie omnívora que se alimenta de epífitas de *Halodule wrightii*, así como de *Spartina alterniflora*, *Ruppia marina*, *Ulva* sp y *Enteromorpha* sp y de invertebrados como poliquetos. Este carideo puede asimilar el detrito del pasto y su alto contenido de fibra, así como el alto contenido de proteínas que ofrece la macroalga *Ulva*. En estudios de isotopía de $\delta^{13}\text{C}$ en invertebrados asociados a pastos marinos, se encontró que los valores isotópicos de los invertebrados son cercanos al material vegetal como el de las epífitas, lo cual indica que estas son consumidas por estos organismos (Dugan, 1982; Kitting, 1984; Kitting *et al.*, 1984; Minello y Zimmerman, 1991; Raz-Guzman, 1995).

Al igual que en otros mesoherbívoros como los anfípodos e isópodos, los camarones carideos son importantes forrajeros de las epífitas de pastos y macroalgas, así como del detrito. Estos mesoherbívoros exhiben una variedad de conductas de alimentación las cuales dependen de sus aparatos bucales (Viejo y Arrontes, 1992; Poore, 1994; Jerkanoff y Nielsen, 1997). No obstante, existen diferencias con relación a las dietas de varios mesoherbívoros reportadas en literatura, lo que se atribuye a la variación en la abundancia de los alimentos preferidos, las condiciones estacionales, a la edad del forrajeador, y a los diferentes métodos de investigación de la dieta ya sea por el análisis de marcadores del alimento (van Montfrans *et al.*, 1982), la observación de la conducta de alimentación (Robertson y Mann 1982; Kitting *et al.*, 1984), el análisis isotópico de los tejidos corporales comparados con sus fuentes (Fry, 1984, Kitting *et al.*, 1984) y por experimentos de selección del alimento (Zimmerman *et al.* 1979, Viejo y Arrontes, 1992).

La tasa de forrajeo individual del carideo *H. zostericola* sobre las epífitas de *T. testudinum* se observó de manera continua desde las primeras horas de los experimentos, lo cual se atribuye por una parte, al periodo de ayuno y por otro lado, a la conducta de actividad y alimentación de este organismo, donde los valores máximos de consumo fueron obtenidos en el periodo de obscuridad, lo cual coincide con la conducta de la mayoría de los mesoherbívoros que presentan una mayor actividad nocturna (Fig. 4). Esta conducta está relacionada con los patrones de actividad de estos organismos que responden a las presiones por depredación, donde en los hábitats de pastos marinos, la mayoría de los depredadores son acechadores visuales, mientras que los mesoherbívoros, reducen su actividad en el día y se encuentran cerca de la base de los rizomas, y por la noche migran hacia la punta de las hojas para alimentarse de las agrupaciones de epífitas que crecen en dicha zona. La actividad continua de alimentación es común en otros grupos de crustáceos como en cangrejos ermitaños, donde se relaciona con el patrón de actividad y movilidad del organismo (Cannicci *et al.*, 1996).

En tanto que, en la tasa de forrajeo colectiva para ambas condiciones densidades baja y alta, se obtuvo una tendencia similar entre condiciones por valores máximos hacia la parte media del experimento. Esto se explica como un efecto debido al periodo de ayuno, por lo que en las primeras horas el carideo tiene un consumo acelerado del alimento, sin embargo este, debe pasar por un periodo de asimilación y de las características fisiológicas del organismo, llamado tiempo de residencia del alimento. Este tiempo es de duración variable. El incremento en la tasa de alimentación no necesariamente implica que ocurre una facilitación del alimento. Viejo y Arrontes (1992) observaron que para los anfípodos, se reduce la eficiencia digestiva como una consecuencia del tiempo de residencia intestinal.

Por otro lado, el número de excretas para ambas condiciones presentó al igual que en la tasa de forrajeo un comportamiento similar, sin embargo el número

de excretas por individuo fue mayor para el tratamiento de densidad alta como un consecuencia de la abundancia de carideos (Fig. 7). En este estudio, se relacionó directamente el número de excretas con la tasa de forrajeo, donde en el periodo de obscuridad se obtuvieron los valores más altos. Lo anterior concluye que tanto la tasa de forrajeo como la de excreción es continua y preferentemente nocturna (Figs. 4-7).

La tasa de forrajeo obtenida para *H. zostericola* fue 3.4 veces mayor que la tasa de forrajeo para otros carideos como *P. pugio* y 1.4 veces menor que la del anfípodo *Cymadusa compta* (Jerkanoff *et al.*, 1996). Esta diferencia se atribuye principalmente a la talla del organismo, al tiempo de residencia del alimento y a las capacidades digestivas del mismo. Lo anterior permite cuantificar el impacto por forrajeo que estos mesoherbívoros producen en las agrupaciones de epífitas de pastos marinos, aunado con su densidad alta en estos hábitats. Esto corrobora la hipótesis planteada en este trabajo, donde los mesoherbívoros, y los carideo en este caso, son organismos que regulan el crecimiento y la abundancia de las epífitas de pastos marinos. Esto fue cuantificado al representar el efecto de la densidad de los carideos sobre la tasa de forrajero colectiva. La tasa de forrajeo fue mayor para el tratamiento de baja densidad de carideos, como un efecto directamente relacionado con una mayor disponibilidad de substrato y, a su vez debido a su conducta caminadora y de alimentación y movilidad no restringida. En tanto, que para el tratamiento de densidad de carideos alta, se restringió el espacio (substrato), y por lo tanto en una disminución en la movilidad por lo que se observó una tasa de forrajeo menor debido al efecto de la competencia por espacio-recurso.

El efecto de la competencia ha sido comprobado en condiciones experimentales donde el anfípodo *Hyale nilssoni* en competencia con sus congéneres disminuye su tasa de forrajeo, y cambia su preferencia del recurso alimentario por efectos de competencia (Viejo y Arrontes, 1996). Sin embargo, el anfípodo *Hyale* aumenta su tasa de forrajeo en presencia del isópodo *Dynamene*

bidentata debido a los siguientes mecanismos: a) el isópodo facilita el acceso al alimento del anfípodo al proveer de zonas más accesibles para el forrajeo, como lo son los tejidos donde ya no existen células de la pared celular, b) las partes dañadas pueden estimular el forrajeo de los anfípodos, y c) el anfípodo puede reprocesar las excretas del isópodo (Viejo y Arrontes, 1992).

El forrajeo directo sobre las epífitas reduce significativamente entre el 20 y 60% de la producción primaria y en el caso de gasterópodos tróquidos que forrajean sobre *Posidonia oceanica*, éstos remueven el 40% de las epífitas (van Montfrans, 1984). La eficiencia de asimilación de los forrajeros muestra una preferencia por las epífitas más simples morfológicamente que para las macroepífitas. Siendo que los gasterópodos que se alimentan de macroalgas pierden el 80% del carbón ingerido vía material fecal, mientras que cuando consumen microflora sólo pierden del 13-23 % (Peduzzi, 1987). El alimento no es un recurso limitante para los mesoherbívoros y aún durante periodos de abundancia de los forrajeros la biomasa de éstos es baja con relación a la de las plantas en donde la proporción puede ser de 1:160 (Nicotri, 1980; Arrontes, 1990).

El forrajeo es una actividad relacionada con la búsqueda y adquisición de alimentos vegetales en una variedad de hábitats (Chapman y Underwood, 1992). En ambientes marinos, los forrajeros incluyen a poliquetos, moluscos, equinoideos, asteroideos, crustáceos, y vertebrados como peces, reptiles y mamíferos (Hawkins y Hartnoll, 1983). Sin embargo, de éstos, los mesoherbívoros son importantes además de por su densidad, por sus altas tasas de forrajeo de epífitas y macroalgas debido a su palatabilidad y valor alimenticio altos (Kitting, *et al.*, 1984; Hay *et al.*, 1988), así como por la selectividad diferencial de su alimento en función de la morfología funcional de sus estructuras bucales y la abundancia de estos recursos (Brawley, 1992). Los forrajeros de epífitas de pastos exhiben una variedad de formas, tamaños, taxa y morfologías alimentarias. Estos organismos tienen un impacto significativo en la abundancia de las epífitas de pastos, pero la naturaleza de este impacto puede variar con el tiempo y el espacio y

con la densidad de herbívoros y epífitas (Jerkanoff y Nielsen, 1996). Las actividades de forrajeo reducen la mortalidad de los pastos al mantener las hojas limpias de epífitas y de sedimento fino. Los mesoherbívoros tienen un papel central como controladores del crecimiento algal epifítico y como un vehículo de transferencia de energía de las epífitas a niveles altos de consumidores (Mazzella *et al.*, 1992; Llansó *et al.*, 1998).

El carideo *H. zostericola* resultó ser una especie omnívora que forrajea sobre material vegetal, principalmente epífitas filamentosas y diatomeas de *T. testudinum* al reducir significativamente el peso de las mismas a través de su consumo en los experimentos. Lo anterior se determinó en base a el análisis de los contenidos estomacales, en condiciones naturales y experimentales, así como en el análisis del número de excretas. En este estudio también, se determinaron las tasas de forrajeo individual y colectiva con densidades alta y baja de *H. zostericola* sobre epífitas, lo cual permitió establecer que este mesoherbívoro, además de ser un componente abundante de los substratos con vegetación acuática sumergida en la Laguna de Términos y en los principales sistemas estuarinos del Golfo de México mexicano, juega un papel central como controlador del crecimiento algal epifítico reduciendo la mortalidad de los pastos y es un vehículo de transferencia de la energía de las epífitas a través de su biomasa a niveles tróficos superiores (Cattaneo, 1982; Mazzella *et al.* 1992; Llansó *et al.*, 1998).

En el presente trabajo se cumplieron los objetivos de determinar la dieta alimentaria del camarón carideo *Hippolyte zostericola* en condiciones natural y experimental sobre epífitas de pasto marinos, así como la evaluación de las tasas de forrajeo individual y colectiva. Se sugiere efectuar el seguimiento de las tasas de forrajeo en la escala espacial en localidades con condiciones diversas de composición y biomasa de pastos marinos, y de epífitas, tanto con diferentes densidades de carideos, así como en escalas temporales amplias.

VII. CONCLUSIONES

Los valores elevados de densidad, biomasa foliar y biomasa de epífitas corroboran la importancia de las praderas de pastos de El Cayo como un hábitat que alberga una gran densidad y diversidad faunísticas, ya que proveen de alimento y substrato. Donde las epífitas constituyeron del 20-60% de la biomasa total de las hojas de *Thalassia testudinum*.

La dieta tanto en condiciones natural como experimental de *Hippolyte zostericola*, tuvo una preferencia por material vegetal principalmente por diatomeas y algas filamentosas (>60%), sin embargo en condición natural se registró un consumo del 12% de material animal, por lo que se concluye que este organismo es omnívoro.

La tasa de forrajeo promedio individual así como el número de excretas promedio tuvieron sus valores máximos en el periodo de obscuridad, lo cual se relacionó con su conducta de actividad y consumo de alimento en la obscuridad como un efecto de respuesta contra la depredación. La tasa de forrajeo en condiciones de obscuridad fue casi del doble que la tasa de forrajeo en iluminación.

La tasa de forrajeo colectiva tanto en densidad baja como en densidad alta tuvo sus valores máximos a las 36 horas, mientras que se observó que en densidad baja el consumo fue casi del doble que en densidad alta. Esta tendencia se relacionó con un efecto debido a la competencia por recurso.

Con respecto al número de excretas en ambas densidades, se observó un comportamiento similar al de la tasa de forrajeo, ya que tanto el consumo como la excreción son continuos.

Se comprobó que tanto el consumo directo de epífitas así como indirectamente por el número de excretas, fueron métodos confiables para evaluar y cuantificar el consumo de epífitas de *T. testudinum* por el mesoherbívoro *H. zostericola*.

Se corroboró que el carideo *H. zostericola* es un forrajero activo de epífitas de *T. testudinum* lo cual tiene relevancia al transferir energía vía biomasa entre los productores primarios y niveles tróficos superiores, ya que este camarón carideo es un componente faunístico numéricamente dominante asociado con la VAS en la mayoría de los sistemas estuarinos mexicanos del Golfo de México.

Por último, se sugiere realizar estudios en otras localidades con diferente composición de pastos y epífitas, y llevar a cabo experimentos de selección de alimentos (epífitas) para cuantificar el impacto por forrajeo de los carideos y la preferencia alimentaria, así como la combinación de diversos métodos que conlleven a la replicación y validación de los datos.

VIII. LITERATURA CITADA

Adams, S. M., y J. W. Angelovic, 1970. Assimilation of detritus and its associated bacteria by three species of estuarine animals. *Chesapeake Science*, 11: 249-254.

Alcoverro, T., C.M. Duarte y J. Romero, 1995. Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica*: contribution of large-scale versus local factors to seasonality. *Marine Ecology Progress Series*, 120: 203-210.

Alcoverro, T., C.M. Duarte y J. Romero, 1997. The influence of herbivores on *Posidonia oceanica* epiphytes. *Aquatic Botany*, 56: 93-104.

Alldregde, A. L. y J. M. King, 1980. Effects of moonlight on the vertical migration patterns of demersal zooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 44: 133-156.

Arrontes, J., 1987. Estrategias adaptativas de isópodos en la zona intermareal. Tesis doctoral. Universidad de Oviedo.

Arrontes J., 1990. Diet food preference and digestive efficiency in intertidal isopods inhabiting macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 139:231-249.

Ballantine, D. L. y H. J. Humm, 1975. Benthic algae of the Anclote Estuary. 1. Epiphytes on seagrass leaves. *Florida Science*, 38: 150-162.

Barba, M.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 UNAM. 50 p.

Borowitzka, M.A. y R. C. Lethbridge, 1989. Seagrass epiphytes. In: Larkum, A.W.D., A. J. McComb, and S.A. Shepherd, (Eds). Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region. The Netherlands, Elsevier. pp 458-199.

Borowitzka, M.A., R. C. Lethbridge y L. Charlton, 1990. Species richness, spatial distribution and colonization pattern of algal and invertebrate epiphytes on the seagrass *Amphibolis griffithii*. Marine Ecology Progress Series, 64: 281-291.

Boudouresque, C. F. y A. Meinesz, 1982. Découverte de l'herbier de Posidonies. Parc National de Port-Cros, 80 pp.

Borum, J., 1985. Development of epiphyte communities on eelgrass (*Zostera marina* L.) along a nutrient gradient in a Danish estuary. Marine Biology, 87:211-218.

Borum, J., 1987. Dynamics of epiphyton on eelgrass (*Zostera marina* L.) leaves: relative roles of algal growth, herbivory and substratum turnover. Limnology and Oceanography, 32: 986-992.

Borum, J. y S. Wium-Andersen, 1980. Biomass production of epiphytes on eelgrass (*Zostera marina* L.) in Oresund, Denmark. Ophelia Supplement, 1: 57-64.

Bramwell, M. D. y W. J. Woelkerling, 1984. Studies on the distribution of *Pneophyllum-Fosliella* plants (Corallinacea, Rhodophyceae) on leaves of the seagrass *Amphibolis antarctica* (Cymodoceaceae). Australian Journal of Botany, 32:131-137.

Brawley, S.H., 1992. Mesoherbivores. In: John, D.M. Hawkins, S.J., Price, J.H. (Eds). Plant-animal interactions in the marine benthos. Clarendon Press, Oxford: pp 235-363.

Brawley, S.H. y W.H. Adey, 1981. The effects of micrograzers on algal community structure in a coral reef microcosm. *Marine Biology*, 61:167-178.

Bulthuis, D. A., 1987. Effects of temperature on photosynthesis and growth of seagrasses. *Aquatic Botany*, 27: 27-40.

Bulthuis, D. A. y W. J. Woelkerling, 1983. Seasonal variation in standing crop, density and leaf growth rate of the seagrass, *Heterozostera tasmanica*, in Western Port and Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Aquatic Botany*, 16: 137-148.

Buschmann, A. H., 1990. Intertidal macroalgae as refuge and food for amphipod in central Chile. *Aquatic Botany*, 36: 237-245.

Caine, E. A., 1980. Ecology of two littoral species of caprellid amphipods (Crustacea) from Washington, USA. *Marine Biology*, 56:327-335.

Cambridge, M. L., A. W. Chiffings, C. Brittan, L. Moore, y A. J. McComb, 1986. The loss of seagrasses in Cockburn Sound, Western Australia. 2. Possible causes of seagrasses decline. *Aquatic Botany*, 24:269-285.

Cambridge, M. L. y J. Kuo, 1979. Two new species of seagrasses from Australia, *Posidonia sinuosa* and *Posidonia angustifolia* (Posidonaceae). *Aquatic Botany*, 6: 307-328.

Cambridge, M. L. y A. J. McComb, 1984. The loss of seagrasses in Cockburn Sound, Western Australia. 1. The time course and magnitude of seagrasses decline in relation to industrial development. *Aquatic Botany*, 20:229-243.

Cannicci, S, F. Daddouh-Guebas, D. Anyona y M. Vannini, 1996. Natural diet and feeding habitats of *Thalamita crenata* (Decapoda: Portunidae). *Journal of Crustacean Biology*, 16(4): 678-683.

Cates, R. G., y G. H. Orians, 1975. Successional status and the palability of plants to generalized herbivores. *Ecology*, 56: 410-418.

Cattaneo, A., 1982. Grazing on epiphytes. *Limnology and Oceanography*, 28(1):124-132.

Chace, F. A., Jr., 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea:Decapoda:Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 98: i-x, 1-179.

Chapman, M. G. y A. J. Underwood, 1992. Foraging behavior of marine benthic grazers. In: *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. John, D. M., Hawkins, S. J. and Price, J. H. (Eds). Systematics Association Special Volume No. 46. Clarendon Press, Oxford. pp. 289-317.

Crawley, M. L., 1983. *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*. University of California Press, Berkeley, CA, 437 pp.

D' Antonio, C., 1985. Epiphytes on the rocky intertidal red alga, *Rhodomela larix* (Turner) C. Agardh: Negative effects on host and food for herbivores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 86: 197-218.

Darnell, R. M., 1967. Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem, p. 376-382. In: G.H. Lauff (ed.), *Estuaries*. Publ. No. 83, AAAS, Washington, D.C.

De la Lanza, G., y C. Tovilla, 1986. Una revisión sobre la taxonomía y distribución de los pastos amarillos. *Universidad y Ciencia*. 3(6): 17-38.

den Hartog, G., 1977. Structure and function and classification in seagrass communities. In *Seagrass ecosystems: a scientific perspective*, C. P. McRoy y C.

- Helfferich (Eds.). New York: Marcel Dekker, 89-119.
- Dennison, W. C., 1987. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany*, 27: 15-26.
- Ducker, S. C., N. J. Ford, y R. B. Knox, 1977. Biology of Austalian seagrasses: the genus *Amphibolis* C. Agardh (Cymodoceaceae). *Australian Journal of Botany*, 25: 67-95.
- Dugan, P.J., 1982. Seasonal and geographic distribution of seven decapod crustaceans in Apalachee Bay, Florida. *Contributions to Marine Science*, 26: 65-79.
- Edgar, G.J., 1992. Patterns of colonization of mobile epifauna in a Western Australian seagrass bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 144: 205-234.
- Escobar, B. E. G., 1984. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos en la laguna de Términos, Campeche: composición y estructura. Tesis de Maestría. UACPyP-CCH. Universidad Nacional Autónoma de México. 191 p.
- Fonseca, M. S. and W. J. Kenworthy, 1987. Effect of current on photosynthesis and distribution of seagrasses. *Aquatic Botany*, 27: 59-78.
- Fry, B. 1984. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios and the trophic importance of algae in Florida *Syringodium filiforme* seagrass meadows. *Marine Biology*, 79: 11-19.
- Gallegos, M.E., M. Merino, N. Marbá, C. M. Duarte, 1992. Flowering of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: age-dependence and interannual variability. *Aquatic Botany*, 43:249-255.
- Gallegos, M.E., M. Merino, N. Marbá, C. M. Duarte, 1993. Biomass and dynamics of

Thalassia testudinum in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. Marine Ecology Progress Series, 95:185-192.

Gallegos M.E. 1995. Dinámica de poblaciones y crecimiento de los pastos marinos caribeños *Thalassia testudinum* Banks ex König, *Syringodium filiforme* Kütz., y *Halodule wrightii* Ascherson. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias UNAM. 150 p.

Gambi, M. C., M. Lorenti, G. F. Russo, M. B. Scipione, y V. Zupo, 1992, Depth and seasonal distribution of some groups of the vagile fauna of *Posidonia leaf stratum*: structural and trophic analyses. P.S.Z.N.I.: Marine Ecology, 13:17-39.

Gore, R. F., E. E., Gallagher, L. E. Scotto, y K. A. Wilson, 1981. Studies of decapod crustacea from the Indian River region of Florida. XI. Community composition, structure, biomass and species-area relationships of seagrass and drift algae-associated macrocrustaceans. Estuarine and Coastal Shelf Science, 12: 485-508.

Greening, H. S. and R. J. Livingston, 1982. Diel variation in the structure of seagrasses associated epibenthic macroinvertebrated communities. Marine Ecology Progress Series, 7: 147-156.

Hawkins, S. J. y R. G. Hartnoll, 1983. Grazing on intertidal algae by marine invertebrates. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review, 21: 195-282.

Harlin, M.M., 1980. Seagrass Epiphytes. Pp. 117-151. In: R.C. Phillips and C.P. McRoy (Eds.). Handbook of Seagrasses Biology: An ecosystem Perspective. Garland STPM Press, New York.

Hay, M.E., y W. Fennical, 1988. Marine plant-herbivore interactions: the ecology of chemical defense. Annual Review of Ecology and Systematic, 19: 111-145.

Heijs, F.M.L., 1985. The seasonal distribution and community structure of the epiphytic algae on *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers. From Papua New Guinea. *Aquatic Botany*, 21: 295-324.

Hillman, k., D. I. Walker, A. J. McComb and A. W. D. Larkum, 1989. Productivity and nutrient limitation. *In*: Larkum, A.W.D., A. J. McComb, and S.A. Shepherd, (Eds). *Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. The Netherlands, Elsevier. pp 635-685.

Hobson, E. S., 1974. Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fishery Bulletin*, 72: 915-1031.

Holmlund, M. B., C.H. Peterson, y M.E. Hay, 1990. Does algal morphology affect amphipod susceptibility to fish predation? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 139:65-83.

Homziack, J., M. S. Fonseca y W. J. Kenworthy, 1982. Macrobenthic community structure in a transplanted eelgrass (*Zostera marina*) meadow. *Marine Ecology Progress Series*, 9: 211-221.

Howard, R. K. ,1982. Impact of feeding activities of epibenthic amphipods on surface fouling of eelgrass leaves. *Aquatic Botany*, 14: 91-97.

Howard, R. K., 1987. Diel variation in the abundance of epifauna associated with seagrasses of the Indian River, Florida, USA. *Marine Biology*, 96: 137-142.

Howard, R. K., G. J. Edgar y P. A. Hutchings, 1989. Faunal assemblages of seagrass beds. *In*: Larkum, A.W.D., A. J. McComb, and S.A. Shepherd, (Eds). *Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. The Netherlands, Elsevier. pp. 536-564.

Humm, H. J., 1964. Epiphytes of the seagrass *Thalassia testudinum*, in Florida. Bulletin of Marine Science Gulf Caribbean, 14: 306-341.

Hutchings, P. A. 1982. The fauna of Australian seagrass beds. Proceedings of Linnean Society of New South Wales, 106:181-200.

Hutchings, P. A., F. E. Wells, D. I. Walker, y G. A. Hendrick, 1991. Seagrass, sediment and infauna-a comparison of *Posidonia australis*, *Posidonia sinuosa* and *Amphibolis antarctica* in Princess Royal Harbor, south western Australia. II. Distribution, composition and abundance of macrofauna. In: F.E. Wells *et al.* (Eds.) Proceedings of the 3rd International Marine Biological Workshop: The flora and fauna of Albany, Western Australia. Western Australian Museum, Perth. 2:611-634.

Jacobs, R. P. W. M., y T. M. P. A. Noten, 1980. The annual pattern of the diatoms in the epiphyton of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Roscoff, France. Aquatic Botany, 8: 355-370.

Jerkanoff, P., A. Brearley, y J. Nielsen, 1996. Factors affecting grazer-epiphyte interactions in temperate seagrass meadows. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review, 34: 109-162.

Jerkanoff, P. y J. Nielsen, 1997. The relative importance of amphipod and gastropod grazers in *Posidonia sinuosa* meadows. Aquatic Botany, 56: 183-202.

Johnstone, I. M., 1979. Papua New Guinea seagrasses and aspects of the biology and growth of *Enhalus acoroides* (L. F.) Royle. Aquatic Botany, 7: 197-208.

Kairesalo, T. ST., G. Jonsson, C. Lindegaard y P. M. Jonasson, 1992. Metabolism

and community dynamics within *Nitella opaca* (Charophyceae) beds in Thingvallavatn. *Oikos*, 64 (1-2): 241-256.

Kendrick, G. A. y M. W. Hawkes, 1988. The epiphyte *Microcladia coulteri* (Rhodophyta): changes in population structure with spatial and temporal variation in availability of host species. *Marine Ecology Progress Series*, 43: 79-86.

Kendrick, G. A., J. M. Huisman y D. I. Walker, 1990. Benthic macroalgae of Shark Bay, Western Australia. *Botanica Marina*, 33: 47-54.

Kikuchi, T. y J. M. Pérès, 1977. Consumer ecology of seagrass beds: 147-193. In: C.P. McRoy y C. Helfferich (Eds.). *Seagrass Ecosystems*. Marcel Dekker, Inc., New York. 414 p.

Kirkman, H. y P. C. Young, 1981. Measurement of health and echinoderm grazing on *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Aquatic Botany*, 10: 329-338.

Kirkman, H. and D. I. Walker, 1989. Regional studies – Western Australian Seagrass. *In*: Larkum, A.W.D., A. J. McComb, and S.A. Shepherd, (Eds). *Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. The Netherlands, Elsevier. 157-181.

Kitting, C. L., 1984. Selectivity by dense populations of small invertebrates foraging among seagrass blade surfaces. *Estuaries*, 7: 276-299.

Kitting, C. L., B. Fry, y M. D. Morgan, 1984. Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food webs in seagrass meadows. *Oecologia*, 62: 145-149.

Klumpp, D. W. y P.D. Nichols, 1983. A study of food chains in seagrass communities. V. Utilisation of the seagrass *Posidonia australis* as food by the rock crab *Nectocarcinus integrifrons* (Labreille) (Crustacea: Decapoda: Portunidae).

Marine Biology Letters, 4: 331-339.

Klumpp, D. W., R. K. Howard y D. A. Pollard, 1989. Trophodynamics of nutritional ecology of seagrass communities. *In*: Larkum, A.W.D., A. J. McComb, and S.A. Shepherd, (Eds). Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region. The Netherlands, Elsevier. 394-457.

Klumpp, D. W., J. T. Salita-Espinosa, y M. D. Fortes, 1992. The role of epiphytic periphyton and macroinvertebrate grazers in the trophic flux of a tropical seagrass community. *Aquatic Botany*, 43:327-349.

Lanyon, J., C. J. Limpus, y H. Marsh, 1989. Dugongs and turtles: grazers in the seagrass system. *In*: Larkum, A.W.D., A. J. McComb, and S.A. Shepherd, (Eds). Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region. The Netherlands, Elsevier. pp. 610-634.

Llansó, R. J., S. S. Bell y F. E. Vose, 1998. Food habits of red drum and spotted seatrout in a restored mangrove impoundment. *Estuaries*, 21(2): 294-306.

Lewis, F. G. III., 1984. Distribution of macrobenthic crustaceans associated with *Thalassia*, *Halodule* and bare sand substrata. *Marine Ecology Progress Series*, 19: 101-113.

Lewis, J. B., y C. E. Hollingsworth, 1982. Leaf epifauna of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, 71: 41-49.

Lodge, D. M., 1991. Herbivory on freshwater microphytes. *Aquatic Botany*, 41: 195-224.

Lubchenco, J. y S. D. Gaines, 1981. A unified approach to marine-plant herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and*

Systematic, 12: 405-437.

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

Marsh, G. A., 1973. The *Zostera* epifaunal community in the York River, Virginia. *Chesapeake Science*, 14: 87-97.

Masini, R. J. L., C. J. Simpson y A. J. McComb, 1990. Effects of light and temperature on the photosynthesis of seagrasses, epiphytes and macroalgae and implications for management of the Albany Harbours. Environmental Protection Authority Technical Series, 32.

Mazzella, L. y R. S. Alberte, 1986. Light adaptation and the role of autotrophic epiphytes in primary production of the temperate seagrass *Zostera marina* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 100:165-180.

Mazzella, L., M. C. Buia, M. C. Gambi, M. Lorenti, G. F. Russo, M. B. Scipione y V. Zupo, 1992. Plant animal trophic relationships in the *Posidonia oceanica* ecosystem of the Mediterranean Sea. In: Jonh, D.M., Hawkins, S.J. and Price, J.H. (eds). *Plant-Animal interactions in the marine benthos*. Systematics Association Special Volume 46. Oxford. Clarendon Press. pp. 165-187.

Mazzella, L., y G. F. Russo, 1989. Grazing effect of two *Gibbula* species (Mollusca, Archaeogastropoda) on the epiphytic community of *Posidonia ocaeanica* leaves. *Aquatic Botany*, 35: 357-373.

McComb, A. J., M. L. Cambridge, H. Kirkman y J. Kuo, 1981. The biology of Austalian seagrasses. In *The biology of Austalian plants*, J.S. Pate. y A. J. McComb (Eds.). Nedlands: The University of Western Australia Press, pp 258-293.

- McRoy, C. P. y C. Helfferich, 1977. *Seagrass Ecosystems: A scientific Perspective*, Introduction. M. Dekker, New York. 314 p.
- Méndez, I., 1976. Comparación de medias de población. IIMAS-UNAM Comunicaciones Técnicas. Serie Azul: monografías 3,(17) 39.
- Meyer, J. L., E. T. Schultz, y G. S. Helfman, 1983. Fish schools: An asset to corals. *Science*, 220: 1047-1049.
- Minello, R. J. y T. J. Zimmerman, 1991. The role of estuarine habitats in regulatory growth and survival of juvenile penaeid shrimp. In: *Frontiers of shrimp research. Developments in aquaculture and fisheries science*, 22. Eds. Deloach, P. J., W. J. Dougherty y M. A. Davidson. Elsevier Amsterdam. pp 1-16.
- Moore, A. K. y R. L. Wetzel, 1988. The distribution and productivity of seagrasses in the Terminos Lagoon. In: *Ecology of Coastal Ecosystems in the Southern Gulf of Mexico: The Terminos Lagoon Region*. Yáñez-Arancibia, A. and J.W. Day, Jr. (Eds). Chap. 12: 207-220. Inst. Cienc. del Mar y Limnology and UNAM, Coast. Ecology Inst. LSU. OEA. Editorial Universitaria, México, D.F. 518 p.
- Morgan, M. D., 1980. Grazing and predation of the grass shrimp *Palaemonetes pugio*. *Limnology and Oceanography*, 25: 896-902.
- Morgan, M. D. y C. L. Kitting, 1984. Productivity and utilization of the seagrass *Halodule wrightii* and its attached epiphytes. *Limnology and Oceanography*, 29: 1066-1076.
- Morgan, S. G., 1990. Impact of planktivorous fishes on dispersal, hatching, and morphology of estuarine crab larvae. *Ecology*, 71: 1639-1652.
- Neckles, H. A., R. L. Wetzel, y R. J. Orth, 1993. Relative effects of nutrient

enrichment and grazing on epiphyte-macrophyte (*Zostera marina* L.) dynamics. *Oecologia*, 93:285-295.

Neckles, H. A., E. T. Koeepfler, L. W. Haas, R. L. Wetzel, y R. L. Orth, 1994. Dynamics of epiphytic photoautotrophs and heterotrophs in *Zostera marina* (Eelgrass) microcosm: responses to nutrient enrichment and grazing. *Estuaries*, 17: 597-605.

Nelson, W. G., 1979. Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 38: 225-245.

Nelson, W. G. y M. A. Capone, 1990. Experimental studies of predation on polychaetes associated with seagrass beds. *Estuaries*, 13(1): 51-58.

Nicotri, M. E., 1977. Grazing effects of four marine intertidal herbivores on the microflora. *Ecology*, 58: 1020-1032.

Nicotri, M. E., 1980. Factors involved in herbivore food preferences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 42: 13-26.

Nielsen, J. y R. Lethridge, 1989. Feeding and the epiphyte food resource of gastropods living on the leaves of the seagrass *Amphibolis griffithii* in southwestern Australia. *Journal of the Malacology Society of Australia*, 10: 47-58.

Olesen, B. and K. Sand-Jensen, 1994. Patch dynamics of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 106: 147-156.

Orians, G. H. y D. H. Hanzen, 1974. Why are embryos so tasty? *American Naturalist*, 108:581-592.

Orth, R. J., 1992. A perspective on plant-animal interactions in seagrasses: physical and biological determinants influencing plant and animal abundance. In: John, D.M., S.J. Hawkins, and J.H. Price, (Eds). Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos. Systematics Association. Special Volume 46. Clarendon Press, Oxford. pp 147-164.

Orth, R. J. y K. A. Moore, 1986. Seasonal and year-to-year variations in the growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the lower Chesapeake Bay. *Aquatic Botany*, 24: 335-342.

Orth, R. J. y J. van Montfrans, 1984. Epiphyte seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing. A review. *Aquatic Botany*, 18: 43-69.

Ott, J. A., 1980. Growth and production in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *P.S.Z.N.I.: Marine Ecology*, 1: 145-187.

Peduzzi, P., 1987. Dietary preferences and carbon absorption by two grazing gastropods, *Gibbula umbilicaris* (Linne) and *Jujubinus striatus* (Linne). *P. S. Z. N. I.: Marine Ecology*, 8: 359-370.

Penhale, P. A., 1977. Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass (*Zostera marina* L.) community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 26:211-270.

Pollard, D. A., 1984. A review of ecological studies on seagrass-fish communities with particular reference to recent studies in Australia. *Aquatic Botany*, 18: 3-42.

Poore, A. G. B., 1994. Selective herbivory by amphipods inhabiting the brown alga *Zonaria angustata*. *Marine Ecology Progress Series*, 107: 113-123.

Raz-Guzman, A., 1995. Caracterización trófica de los componentes dominantes de

- las comunidades bentónicas en Laguna de Términos, Campeche y en la Plataforma continental adyacente. Tesis doctoral. UACPyP-CCH. UNAM. 85 p.
- Renfro, W. C., 1962. Small beam net for sampling postlarval shrimp. *In: Galveston Biological Lab. June 30, 1962. U.S. Fisheries and Wildlife Services Circulation, 161: 86-67.*
- Richardson, F. D., 1980. Ecology of *Ruppia maritima* L. In New Hampshire (U.S.A.) tidal marshes. *Rhodophora, 82: 403-439.*
- Robertson, A. I. y K. H. Mann, 1980. The role of isopods and amphipods in the initial fragmentation of eelgrass detritus in Nova Scotia, Canada. *Marine Biology, 59: 63-69.*
- Robertson, A. I. y K. H. Mann, 1982. Population dynamics and life history adaptations of *Littorina neglecta* Bean in an eelgrass meadow (*Zostera marina* L.) in Nova Scotia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 63: 151-172.*
- Romero, J., 1989. Epífitos de las hojas de *Posidonia oceanica*: variaciones estacionales y batimétricas de biomasa en la pradera de las islas Medes (Girona). *Oecology Aquatic, 9:19-25.*
- Salemaa, H., 1987. Herbivory and microhabitat preferences of *Idotea* spp. (Isopoda) in the northern Baltic Sea. *Ophelia, 27: 1-16.*
- Sand-Jensen, K., 1977. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquatic Botany, 3: 55-63.*
- Sand-Jensen, K., y J. Borum, 1983. Regulation of growth in eelgrass (*Zostera marina* L.) in Danish coastal waters. *Marine Technical Society Journal, 17: 16.*

Sand-Jensen, K., N. P. Revsback y B. B. Jorgensen, 1985. Microprofiles of oxygen in epiphyte communities on submerged macrophytes. *Marine Biology*, 89: 55-62.

Sánchez A. J., A. Raz-Guzman y E. Barba, 1996. Habitat value of seagrasses for decapods in tropical coastal lagoons of the southwestern Gulf of Mexico: an overview. In: Kuo, J., Ohillips, R.C., Walker, D.I. and Kirkman, H. (Eds.). *Seagrass Biology: Proceedings of an International Workshop*. Rottneest Island, Western Australia. pp 233-240.

Sánchez, A. J. y A. Raz-Guzman, 1997. Distribution patterns of tropical estuarine brachyuran crabs in the Gulf of Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 17 (4): 609-620.

Sánchez, A. J., 1997. Habitat preference of *Penaeus duorarum* Burkenroad (Crustacea: Decapoda) in a tropical coastal lagoon, southwest Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 217(1):107-117.

Shepherd, S. A., A. K. McComb, D. A. Bulthuis, V. Neveraukas, D. A. Steffensen y R. West, 1989. Decline of seagrasses. In: Larkum, A.W.D., A. J. McComb, and S.A. Shepherd, (Eds). *Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. The Netherlands, Elsevier. pp 346-393.

Short, F. T., 1987. Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. *Aquatic Botany*, 27: 41-57.

Silberstein, K., A. W. Chiffings y A. J. McComb, 1986. The loss of seagrass in Cockburn Sound, Western Australia. III. The effect of epiphytes on productivity of *Posidonia australis* Hook.f. *Aquatic Botany*, 24: 355-371.

Sokal, R. R. y F. J. Rohlf, 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. Thrid Edition, W. H. Freeman and Company, New York, 850

pp.

Steinberg, P. D., 1988. Effects of quantitative variation in phenolic compounds on feeding in the three species of marine invertebrate herbivores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 120: 221-239.

Steneck, R. S. D. y L. Watling, 1982. Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs— a functional group approach. *Marine Biology*, 68: 299-320.

Stoner, A. W., 1980. Perception and choice of substratum by epifaunal amphipods associated with seagrass. *Marine Ecology Progress Series*, 3: 105-111.

Stoner, A. W., 1983. Distributional ecology of amphipods and tanaidaceans associated with three seagrass species. *Journal of Crustacean Biology*, 3: 505-518.

Sullivan, M. J., 1979. Epiphytic diatoms of three seagrass species in Mississippi Sound. *Bulletin of Marine Science*, 29: 459-464.

Thayer, G. W., K. A. Bjorndall, J. C. Ogden, S. L. Williams y J. C. Zieman, 1984. Role of larger herbivores in seagrass communities. *Estuaries*, 7: 351-376.

Trocine, R. P., J. D. Rice y G. N. Wells, 1981. Inhibition of seagrass photosynthesis by ultraviolet β -radiation. *Plant Physiology*, 68: 74-81.

Valentine, J. F. y K. L. Heck, 1991. The role of sea urchin grazing in regulating subtropical seagrass meadows: evidence from field manipulations in the northern Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 154: 215-230.

van Montfrans, J., R. J. Orth y S. A. Vay, 1982. Preliminary studies of grazing by

Bittium varium on eelgrass periphyton. *Aquatic Botany*, 14, 75-89.

van Montfrans, J., R. L. Wetzel, y R. J. Orth, 1984. Epiphyte-grazer relationships in seagrass meadows: Consequences for seagrass growth and survival. *Estuaries*, 7: 289-309.

Viejo, R. M. y J. Arrontes, 1992. Interactions between mesograzers inhabiting *Fucus vesiculosus* in northern Spain. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 162: 97-111.

Virnstein, R. W. y P. A. Carbonara, 1985. Seasonal abundance and distribution of drift algae and seagrasses in the mid-Indian River Lagoon, Florida. *Aquatic Botany*, 23: 67-82.

Welsh, L. B., 1975. The role of grass shrimp *Palaemonetes pugio*, in a tidal marsh ecosystem. *Ecology*, 56:513-530.

Wetzel, R. G., 1964. A comparative study of the primary productivity of higher plants, periphyton and phytoplankton in a large, shallow lake. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiologie*, 49: 1-61.

Wickstein, M. K., 1989. *Hippolyte zostericola* (Crustacea: Decapoda) in the Eastern Pacific. *Proceedings of the Biology Society of Washington*, 102(3):644-645.

Williams, B. A., 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press. 550 p.

Williams, S. L., y Ruckelshaus, M. H., 1993. Effects of nitrogen availability and herbivory on eelgrass (*Zostera marina*) and epiphytes. *Ecology*, 74:904-918.

Wood, E. F. J., 1959. Some aspects of the ecology of Lake Macquarie, NSW with

regard to an alleged depletion of fish. VI. Plant communities and their significance. Austrian Journal of Marine and Freshwater Research, 10: 322-340.

Wood, V. y R. Seed, 1983. The effects of shore level on the epifaunal communities associated with *Fucus serratus* (L.) in the Menai Strait, North Wales. Cahiers de Biologie Marine, 21: 135-154.

Zimmerman, R. J., R. Gibson, y J. Harrington, 1979. Herbivory and detritivory among gammaridean amphipods from a Florida seagrass community. Marine Biology, 54: 41-47.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer muy sinceramente a todas aquellas personas que de alguna manera contribuyeron con su apoyo, orientación y colaboración para que este trabajo se haya realizado.

Al Dr. Alberto J. Sánchez Martínez, por todo su apoyo, enseñanza y colaboración así como por su constante motivación y confianza en todos los momentos necesarios, y por su valiosa amistad.

A la Dra. Margarita E. Gallegos Martínez, que además de su orientación y apoyo constante durante la realización de este trabajo, por la colaboración y trabajo en diversos proyectos de las relaciones planta-animal.

A la Dra. Ma. Luisa Andrea Raz-Guzman MacBeth, por su total e incondicional amistad, y por la maravillosa oportunidad de colaborar y trabajar juntos.

A la Dra. Elva G. Escobar Briones, por su ayuda, orientación, así como por sus atinadas sugerencias y comentarios que han sido parte de varios procesos de mi formación durante el doctorado, así como por la gran oportunidad de colaborar en diversos proyectos.

Al Dr. Fernando Álvarez Noguera, por sus valiosas intervenciones en diversos escenarios de mi formación, por su ayuda, orientación y disposición.

Al Dr. Ramiro Román Contreras, por sus sugerencias y críticas valiosas y acertadas para el beneficio de este manuscrito.

Al Dr. Enrique A. Cantoral Uriza, por sus atinadas sugerencias para este trabajo, así como por su amistad.

Al Dr. Luis. A. Soto González, por todas las facilidades ofrecidas durante mi

estancia en el laboratorio de Ecología del Bentos.

Al CONACyT por haberme otorgado una beca de manutención de doctorado no. de becario 95864.

A todos los colegas del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM en especial de los Laboratorios de: Ecología del Bentos, a las chabelitas y anexas, al Biól. Carlos Illescas M, a mis compañeros del posgrado, Paty, Rosa y a Pilar por su constante apoyo y amistad a lo largo de todo este tiempo de conocernos. Del Lab. de Poliquetos a Pablo, Margarita, por su amistad y apoyo, al Cacho, Alejandro, Pilar Amieva y Carmen Espinosa. Lab. de Fitoplancton a Chucho, Maru, del Lab. de Farmacología a Paty Gómez y a Sergio.

A mis colegas y compañeros de la UAM-Iztapalapa del Lab. de Ecosistemas Costeros, al Biól. Francisco Contreras, a Ofelia, Adriana, Aimé, a mis alumnos Rafael, Silvia, Ricardo, Romeo, Alfonso, Maricela, Angélica y Brenda, por la oportunidad de colaborar y trabajar juntos. A los colegas ictiólogos: Oswaldo, Raúl y Enrique.

A las profesoras M. en C. Silvia Díaz-Ruiz y Rebeca Quiñones por su franca e incondicional amistad, y por hacer mejores esos tiempos difíciles. A los colegas del Lab. de Geología y Limnología, a los profesores Beto, Toño, Jose Luis y Roberto por su apoyo.

A la M. en C. Ma. Eugenia Fraile Ortega del laboratorio de Biosistemática Vegetal del Depto. de Biología por su apoyo con el equipo de microscopía.

A los integrantes de la Estación El Carmen del ICMYL, UNAM por todas las facilidades para la elaboración del trabajo de campo, en especial al Téc. Reda.