



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

“Estructura y relaciones ecológicas de los
invertebrados asociados a praderas de
pastos sumergidos (*Ruppia maritima* L.)
en el Sistema Lagunar de Alvarado,
Veracruz, México.”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

ALEJANDRO RAMÍREZ ROJAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA

MÉXICO. D.F.

JUNIO. 2007



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.

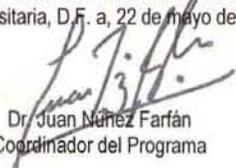
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 4 de diciembre del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Alejandro Ramírez Rojas** con número de cuenta **98538375** con la tesis titulada: **"Estructura y relaciones ecológicas de los invertebrados asociados a praderas de pastos sumergidos (Ruppia marítima L.) en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México"** bajo la dirección del Dr. Sergio Cházaro Olvera.

Presidente:	Dr. Javier Alcocer Durand
Vocal:	Dr. Ramiro Román Contreras
Secretario:	Dr. Sergio Cházaro Olvera
Suplente:	M. en C. Rafael Chávez López
Suplente:	Dr. Fernando Álvarez Noguera

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 22 de Mayo del 2007


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

Esta investigación fue financiada por:

El programa de becas del CONACYT (No. de registro 189407);

El proyecto PAPCA 2003 "Calidad ecológica de los hábitat de pastos sumergidos (*Ruppia maritima* L.) para los peces del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz" y,

El programa de becas de posgrado del COMECyT 2006 (No. de registro 0051).

Tutor Principal:

Dr. Sergio Cházaro Olvera
FES, Iztacala, UNAM.

Comité tutorial:

Dr. Fernando Álvarez Noguera
Instituto de Biología, UNAM.

Dr. Ramiro Román Contreras
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

ÍNDICE

	Página
1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN.....	2
3. ANTECEDENTES.....	5
4. OBJETIVOS	
4.1. Objetivo General.....	8
4.2. Objetivos Específicos.....	8
5. HIPÓTESIS.....	9
6. MATERIAL Y MÉTODOS	
6.1. Área de Estudio.....	10
6.2. Trabajo de Campo.....	11
6.3. Trabajo de Laboratorio.....	13
6.4. Análisis Numérico.....	15
6.4.1. Análisis Univariado.....	15
6.4.2. Análisis Multivariado.....	16
7. RESULTADOS	

	Página
7.1. Variables Ambientales.....	19
7.1.1. Variación espacio-temporal por variable ambiental.....	19
7.1.2. NMDS espacial.....	26
7.1.3. NMDS temporal.....	28
7.2. Resultados Biológicos.....	29
7.2.1. Prueba de asociación Frecuencia / Densidad.....	33
7.2.2. Riqueza taxonómica.....	42
7.2.3. Diversidad	44
7.2.4. Biomasa de <i>R. maritima</i>	46
7.2.5. Relación biomasa de <i>R. maritima</i> y densidad de invertebrados.....	47
7.3. Relaciones especie-ambiente.....	49
7.3.1. CCA temporada de secas.....	49
7.3.2. CCA temporadas de lluvias y nortes.....	53
8. DISCUSIÓN.....	58
9. CONCLUSIONES.....	71
10. LITERATURA CITADA.....	73
11. CRÉDITOS	80

12. Listado taxonómico de los organismos asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudio.....Anexo 1
13. Distribución espacial de los invertebrados asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudio.....Anexo 2
14. Distribución temporal de los invertebrados asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudioAnexo 3
15. Taxa asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudio, procedencia, tipo de alimentación, hábitat y categoría de acuerdo a la prueba de asociación de frecuencia / abundancia.....Anexo 4
16. Fundamentos teóricos de las técnicas de ordenación: Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) y Análisis Canónico de Correspondencias (CCA).....Anexo 5
17. Técnica para la determinación de materia orgánica en los sedimentos.....Anexo 6

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Mapa de la zona de estudio.....	11
Figura 2. Diseño esquemático del nucleador empleado para la toma de muestras biológicas.....	12
Figura 3. Representación esquemática de la toma de muestras de invertebrados asociados a <i>R. maritima</i>	14
Figura 4. Variación espacial y temporal de los valores de (A) salinidad y (B) temperatura por temporada climática.....	19
Figura 5. Variación espacial y temporal de los valores de (A) turbidez y (B) transparencia por temporada climática.....	21
Figura 6. Variación espacial y temporal de los valores de (A) oxígeno disuelto y (B) pH por temporada climática.....	22
Figura 7. Variación espacial y temporal de los valores de (A) biomasa de <i>R. maritima</i> y (B) materia orgánica por temporada climática.....	23
Figura 8. Variación espacial y temporal de los valores de (A) profundidad por temporada climática.....	25
Figura 9. Diagrama de NMDS de los sitios correspondientes a las tres lagunas que conforman la zona de estudio con respecto a las variables ambientales registradas.....	27
Figura 10. Diagrama de NMDS de las temporadas climáticas registradas para la zona de estudio con relación a las variables ambientales registradas.....	28
Figura 11. Prueba de frecuencia y abundancia para determinar las categorías de los invertebrados asociados a <i>R. maritima</i> durante el periodo de estudio.....	34
Figura 12. Valores máximos, mínimos y promedio de riqueza de especies por sitio.....	43
Figura 13. Variación temporal (mensual) de la riqueza taxonómica.....	43
Figura 14. Variación espacial de los valores de diversidad de Shannon durante el periodo de estudio.....	44

Figura 15. Variación mensual de los valores de diversidad de Shannon durante el periodo de estudio.....45

Figura 16. Biomasa de *R. maritima* por unidad de área muestreada por sitio durante el periodo de estudio.....46

Figura 17. Valores mensuales de la biomasa de *R. maritima* por unidad de área muestreada durante el periodo de estudio.....47

Figura 18. Regresión lineal entre la biomasa de *R. maritima* cosechada y (A) Densidad total de invertebrados, (B) Densidad de peracáridos, (C) Densidad de moluscos y (D) Densidad de las especies dominantes.....48

Figura 19. Diagrama de CCA (temporada de secas) de los taxa dominantes y las variables ambientales seleccionadas mediante el modelo de selección previa.....53

Figura 20. Diagrama de CCA (temporadas de lluvias y nortes) de los taxa dominantes y las variables ambientales seleccionadas mediante el modelo de selección previa.....57

ÍNDICE DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Resultados de la comparación entre los sitios de muestreo por temporada climática y por variable ambiental	26
Tabla 2. Densidad total en porcentaje y número de taxa por grupo de invertebrados asociados a <i>R. maritima</i>	29
Tabla 3. Coeficiente de determinación (R^2), correlación de Pearson (r) y valor de significancia (p) de la relación entre la biomasa cosechada de <i>R. maritima</i> y cuatro categorías de invertebrados.....	49
Tabla 4. Valores de los factores de inflación de la prueba de selección de variables para el CCA para la temporada de secas.....	50
Tabla 5. Valores de significancia de las variables ambientales seleccionadas a la relación especies-ambiente en la temporada de secas	50
Tabla 6. Valores de R^2 entre los valores de las especies y cada eje de ordenación del CCA y valores de los scores de las variables ambientales con respecto a cada eje para la temporada de secas.....	51
Tabla 7. Sumario del CCA para la temporada de secas mostrando los valores de correlación y los porcentajes de varianza acumulada de los primeros cuatro ejes de ordenación.....	51
Tabla 8. Valores de los factores de inflación de la prueba de selección de variables para el CCA para las temporadas de lluvias y nortes.....	54
Tabla 9. Valores de significancia de las variables ambientales seleccionadas a la relación especies-ambiente de las temporadas de lluvias y nortes.....	54
Tabla 10. Valores de R^2 entre los valores de las especies y cada eje de ordenación del CCA y valores de los scores de las variables ambientales con respecto a cada eje para las temporadas de lluvias y nortes.....	55
Tabla 11. Sumario del CCA para las temporadas de lluvias y nortes mostrando los valores de correlación y los porcentajes de varianza acumulada de los primeros cuatro ejes de ordenación.....	56

1. RESUMEN

Esta investigación tuvo como objeto describir las variaciones en la estructura de los ensamblajes de invertebrados asociados a *Ruppia maritima* L., identificando el efecto de la fluctuación de algunas variables ambientales tanto espacial como temporalmente, así como la relación entre la biomasa de *R. maritima* y la densidad de los individuos. Se registró un total de 56 taxa, de los cuales el superorden Peracarida fue el que presentó los valores más altos de riqueza taxonómica (19 taxa) y densidad (40.5% de la densidad total). Entre las especies más importantes en términos de densidad y frecuencia sobresalen: *Leptochelia savingyi*, *Gammarus mucronatus*, *Munna* sp., *Apocorophium louisianum*, *Cassidinidea ovalis* y *Hyalella azteca*. No se encontró relación entre la biomasa de *R. maritima* y la densidad de los individuos, lo que sugiere que el incremento en la complejidad estructural de este hábitat promueve procesos de evasión por parte de algunas especies, así como condiciones de estrés fisiológico para otras. No se registró relación entre la oscilación espacial de las variables ambientales y los cambios en la estructura de los ensamblajes de invertebrados, a excepción de algunos casos puntuales generados principalmente por la salinidad. En términos temporales fue posible separar a las temporadas de secas y nortes como condiciones hidrológicas diferentes, lo cual se vio reflejado en cambios en términos de densidad y riqueza taxonómica. Durante la temporada de secas las variables ambientales que explicaron en mayor proporción las variaciones en la densidad de invertebrados fueron la salinidad, el contenido de materia orgánica y la biomasa de *R. maritima*; mientras que para las temporadas de lluvias y nortes fueron la salinidad la temperatura y la turbidez. Al mismo tiempo, las especies respondieron de manera diferente a las mismas variables ambientales durante las temporadas de secas y las temporadas de lluvias y nortes.

ABSTRACT

The aim of present study was to describe the variation of invertebrates assemblages associated with *Ruppia maritima* L., identifying the spatial and temporal effects determined by oscillation of registered environmental variables, as well as the relation between *R. maritima* biomass and organisms densities. A total of 56 taxa were determined, the highest value of taxonomic richness and total density was recorded for superorder Peracarida (19 taxa and 40.5%, respectively). Species as *Leptochelia savingyi*, *Gammarus mucronatus*, *Munna* sp., *Apocorophium louisianum*, *Cassidinidea ovalis* and *Hyalella azteca* registered the highest values of density and frequency. There was no relationship between *R. maritima* biomass and organisms densities, which suggest that an increment in architectural complexity of the habitat promotes evasion mechanisms for some species and stress conditions for others. The spatial variation of the invertebrate assemblages was uncorrelated with the physicochemical variables registered, with some exceptions associated directly with salinity values. The temporal scheme was reflected in the separation of two physicochemical conditions: a) dry season and b) rainy and *nortes* seasons, these conditions produced shifts in organisms densities and taxonomic richness. During dry season, the salinity, organic matter of sediments and *R. maritima* biomass were the environmental variables that better explains the dominant taxa variation; meanwhile, for the rainy and *nortes* seasons the salinity, temperature and turbidity were the variables that better explain the variation in dominant taxa density. For each of the two physicochemical conditions, the dominant taxa were correlated to different variables.

2. INTRODUCCIÓN

México posee aproximadamente 1 567 300 ha de humedales a lo largo de su zona costera, entre los que destacan los sistemas lagunares costeros, los cuales pueden ser desde sistemas de alta energía con intercambio de agua libre hacia el océano, hasta lagunas someras salobres con comunidades de vegetación sumergida y alguna influencia mareal menos directa (Contreras-Espinosa y Warner, 2004). Debido a que las zonas costeras y humedales representan un hábitat importante para numerosas especies de peces, aves, y vegetación (Balcombe *et al.*, 2005), proveen un excelente campo para estudiar las fronteras ecológicas de los sistemas acuáticos en términos biológicos y fisicoquímicos (Rundle *et al.*, 1998).

Las praderas de vegetación sumergida representan una característica conspicua y ecológicamente importante en muchas áreas costeras y estuarinas de poca profundidad; las hojas emergentes y la sub-superficie del sistema radicular proveen una heterogeneidad física y una complejidad estructural por encima del sedimento circundante (van Houte-Howes *et al.*, 2004). En las lagunas costeras las praderas de pastos sumergidos juegan diferentes papeles: componente esencial dentro de la producción primaria, como zonas de refugio, alimentación y crianza para distintos tipos de organismos; como reductoras de la velocidad de las corrientes de agua y al mismo tiempo, del incremento de la tasa de sedimentación (Winfield *et al.*, 1999; Stanfield *et al.*, 1997; García-Montes, 1989).

Ruppia maritima L. es una de tres especies de la familia Ruppiales, su distribución tiene con un límite latitudinal al Norte hasta los 69°; y al Sur, a los 55°. Puede estar presente en gran variedad de hábitats, que van desde bahías costeras, estuarios, fiordos y lagunas, entre otros tipos de cuerpos de agua. En estuarios se encuentra de manera frecuente en elevaciones entre la media mas baja y media mas alta del nivel del agua, con la posibilidad de cubrir extensiones de hasta 7 500 ha (Stevenson, 1988).

El género *Ruppia* esta representado por especies eurihalinas y en particular, *R. maritima* tolera rangos de salinidad muy amplios. Puede mantenerse de

manera indefinida en cultivos a 0 ‰ y de manera natural puede encontrarse en concentraciones de hasta 390 ‰. Por otra parte, la temperatura es la variable más importante para la regulación del crecimiento de esta angiosperma, con un rango de 10 a 33 °C y un óptimo para la germinación y establecimiento de la planta entre 15 a 20 °C. Sin embargo Edwards en 1978 registró la presencia del pasto marino a temperaturas de 36 °C en la laguna Huizache Caimanero (Kantrud, 1991).

La presencia de praderas de pastos marinos es característica en ambientes marinos y estuarinos; por una parte, eleva la diversidad de especies y además añade una influencia estructural sobre la fauna, ampliando la complejidad trófica y del hábitat (Blanchet *et al.*, 2004). El estudio de los factores que regulan a los invertebrados asociados a la vegetación sumergida es extenso en diferentes tipos de ambientes y con diferentes especies de vegetación. Un modelo generalizado sobre la dinámica espacio-temporal de los invertebrados asociados a vegetación sumergida (*Zostera*) propone diferentes elementos bióticos y abióticos que regulan la dinámica de los invertebrados asociados a esta, entre los que destacan: una alta complejidad del hábitat, alta disponibilidad de alimento, alto contenido de materia orgánica, menor velocidad de flujo, sedimentos finos, baja depredación, baja competencia y una alta estabilidad de los sedimentos (Boström y Bonsdorff, 1997).

A pesar de lo anterior, estos factores y sus relaciones pueden cambiar de acuerdo a sitios y momentos específicos. Al referirse a los factores que afectan los cambios en cobertura y abundancia de *Ruppia*, Carruthers *et al.* (1999) mencionaron que no sólo la luz es un factor determinante, sino que las tormentas y la influencia de canales de comunicación con el mar son también factores determinantes. Mientras que Weatherhead *et al.* (2001), encontraron que la posición de las macrofitas en los cuerpos de agua determina la composición de especies de invertebrados asociados a éstas. A su vez, las características hidrológicas, como la velocidad de la corriente, conductividad, y el tipo de sustrato, entre otras, son factores que pueden determinar cambios en este tipo de comunidades (Miserendino, 2001).

En particular, la salinidad es un parámetro que puede producir cambios en la abundancia y biomasa de *R. maritima* y los organismos asociados a ésta (Murphy *et al.*, 2003). Por otra parte, la naturaleza de las comunidades bióticas en los humedales no solamente es función de los factores físicos e hidrogeomorfológicos, sino también del gradiente de salinidad como factor secundario (Contreras-Espinosa y Warner, 2004).

El grupo de los invertebrados es uno de los más diversos, abundantes e importantes en el funcionamiento global de los sistemas estuarinos, ya que ocupan una posición central en la transferencia energética; están integrados por organismos acuáticos y semiacuáticos que inicialmente se desarrollaron en ríos y lagos y que posteriormente, explotaron de manera oportunista y exitosa las lagunas costeras (Sharitz y Batzer, 1999). Así como también por organismos que se desarrollan en el mar y migran hacia los sistemas lagunares costeros para completar su ciclo de vida. Los invertebrados son fuente de alimento para un gran número de especies de peces, por lo que el conocimiento de las relaciones entre las macrofitas y los invertebrados se hace necesaria (Cheruvilil *et al.* 2000).

3. ANTECEDENTES

Existen diversos estudios sobre comunidades de invertebrados asociados a praderas de vegetación sumergida. A pesar de lo anterior, pocas investigaciones han sido llevadas a cabo en praderas de *R. maritima*. Los tópicos principales hacen referencia a la composición de especies, abundancia, diversidad y fluctuaciones espaciales y temporales. Asimismo, algunas investigaciones hacen énfasis sobre las variables ambientales relacionadas con esta comunidad. Entre las más importantes resaltan las siguientes:

Bloomfield y Gillanders (2005), compararon la utilización de diferentes hábitat por invertebrados y peces en aguas estuarinas. Los tipos de hábitat estudiados incluyeron vegetación sumergida representada por *Zostera muelleri* Irmisch ex Aschers, zonas de manglar dominado por *Avicennia marina* (Forsk.), zonas pantanosas con vegetación predominante de *Sarcocornia quinqueflora* (Bunge ex Ung.-Sternb) y áreas sin vegetación.

Blanchet *et al.*, (2004) llevaron a cabo una descripción y caracterización de los ensamblajes macrozoobénticos de una pradera de *Zostera noltii* Hornem., en términos de abundancia, biomasa y composición específica, identificando diferencias espaciales en cuanto a ensambles y discriminando las variables ambientales que explicaron la heterogeneidad observada.

Van Houte Howes *et al.*, (2004) determinaron diferencias espaciales de la comunidad de invertebrados en la transición de zonas con vegetación sumergida (*Zoostera capricornii* Martens ex Aschers), a zonas con sedimentos sin vegetación. El análisis mostró la presencia de comunidades distintivas del borde de las praderas con altos valores de biomasa que pueden influenciar las zonas sin vegetación.

Akin *et al.*, (2003) analizaron la estructura de los ensamblajes de peces y macrocrustáceos a lo largo de un gradiente estuarino. Estos autores determinaron las temporadas durante las cuales se registraron los valores mas altos de riqueza de especies y abundancia, y al mismo tiempo, establecieron

qué zonas del gradiente estaban mejor representadas con respecto al número de individuos. Además, determinaron cuáles fueron las variables ambientales asociadas a la abundancia de los organismos resaltando la posible relación entre éstas, con respecto a factores endógenos y patrones temporales de reproducción y migración.

Douglas y O'Connor (2003), examinaron el efecto de la macrofita exótica *Urochloa mutica* (Forssk.) T.Q. Nguyen sobre los invertebrados epífitos y bentónicos. Al mismo tiempo, compararon la riqueza y abundancia de los invertebrados en cuatro tipos de vegetación sumergida.

Bologna y Heck Jr. (2002), analizaron la riqueza de especies y abundancia de la fauna asociada a vegetación sumergida (*Thalassia testudinum* Banks ex Koenig), enfatizando el efecto de la biomasa y la complejidad estructural de este hábitat. Al mismo tiempo, determinaron los cambios temporales de la composición de especies en las partes centrales y en los bordes de las praderas.

Albertoni *et al.*, (2001) llevaron a cabo un estudio sobre los macroinvertebrados asociados a *Chara angolensis* A. Braun y *Chara fibrosa* Agardh ex Bruz. Emend. R.D. Wood en una laguna costera con procesos artificiales de eutrofización. En este estudio determinaron el efecto de la apertura de la barra arenosa que separa a la laguna del océano sobre la biomasa de la microalga y a su vez sobre la composición de especies y su densidad.

Boström y Bonsdorff (1997), llevaron a cabo un estudio sobre la distribución espacial de los invertebrados benthicos asociados a *Zoostera marina* L. y el efecto del área y número de hojas de la pradera. Al mismo tiempo, establecieron un modelo generalizado de los factores bióticos y abióticos que regulan la estructura de esta comunidad de invertebrados.

Heck Jr. *et al.*, (1995) caracterizaron y compararon la composición de especies, abundancia y biomasa de la macrofauna en sedimentos lodosos/arenosos, en

praderas de *R. maritima* y *Z. marina*. Al mismo tiempo, determinaron la producción secundaria de los ensamblajes en los diferentes hábitats.

Por otra parte, en nuestro país son escasas las investigaciones sobre este tópico, sin embargo, para el caso particular del Sistema Lagunar de Alvarado destacan los siguientes trabajos:

Winfield (1999) llevó a cabo un estudio espacio-temporal de los peracáridos asociados a *R. maritima*, relacionando los cambios en la densidad de organismos con la presencia de un gradiente de salinidad, así como el establecimiento de la asociación de peracáridos con base a factores tales como la disponibilidad de espacio, hábitos alimenticios, pulsos reproductivos, entre otros.

García-Montes (1989) realizó un estudio sobre macroinvertebrados epibentónicos en zonas de provistas y carentes de vegetación sumergida (*R. maritima*), resaltando los cambios de la abundancia de los organismos e identificando las variables ambientales que determinan la densidad de algunos grupos de organismos.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general:

Esta investigación tuvo como objetivo describir la estructura del ensamblaje de invertebrados en las praderas de *R. maritima* en el Sistema Lagunar de Alvarado, considerando los organismos que lo componen, y las variaciones espacio-temporales que presentan. Al mismo tiempo, identificar los parámetros ambientales de las zonas de influencia (marina, estuarina y dulceacuícola) que determinaron su estructura.

4.2. Objetivos específicos:

- A. Elaborar un listado taxonómico de los invertebrados asociados a las praderas de *R. maritima* en el SLA.
- B. Reconocer la dinámica espacio-temporal de los invertebrados asociados a *R. maritima*.
- C. Reconocer la dinámica espacio-temporal de las variables ambientales registradas.
- D. Relacionar las variables ambientales registradas con la variación de la densidad de los invertebrados asociados a *R. maritima*.
- E. Contrastar los resultados obtenidos con relación a otros tipos de sistemas acuáticos y otras especies de vegetación sumergida.

5. HIPOTESIS:

El Sistema Lagunar de Alvarado presenta variaciones fisicoquímicas determinadas principalmente por la presencia de tres temporadas climáticas: secas, lluvias y nortes; al mismo tiempo, presenta una zonación mas o menos definida y que separa a tres zonas de influencia principales: la zona de influencia dulceacuícola, una zona de influencia principalmente marina y una zona de transición en la porción central del vaso lagunar. Debido a estas características espaciales y temporales, se esperó encontrar fluctuaciones en la densidad, riqueza taxonómica, diversidad de los ensambles de invertebrados asociados a las praderas de pastos sumergidos como respuesta a las condiciones fisicoquímicas de cada una de las temporadas climáticas, y de cada una de las tres zonas de influencia. A su vez, los grupos que se esperó encontrar en mayor proporción fueron: crustáceos peracáridos y decápodos, moluscos gasterópodos e insectos.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

El Sistema Lagunar de Alvarado (SLA) se localiza en la planicie costera del estado de Veracruz, entre los 18° 43' y 18° 52' de latitud Norte y los 95° 42' y 95° 57' de longitud Oeste (Fig. 1). Se compone de tres lagunas principales: Alvarado, Buen País y Camaronera, las cuales se encuentran interconectadas por canales. El área total es de 6200 ha, con una longitud aproximada de 26 km y un ancho promedio de 5 km. El clima es húmedo tropical con una temperatura media anual entre 22 y 26° C. La temperatura media del agua oscila entre 26.6 y 26.1 °C y la precipitación media anual es de 2121 mm. Al sistema desembocan, al sureste, los ríos Papaloapan, Acula y Martín Prieto, mientras que al suroeste desembocan el Blanco y el Camarón. Su eje principal es paralelo a la línea de costa y presenta una boca de comunicación permanente con el mar de 400 m de longitud frente a la desembocadura del Río Papaloapan, y un canal artificial de comunicación en la Laguna Camaronera (Morán-Silva *et al.*, 2005; Contreras y Castañeda, 1995; Villalobos *et al.*, 1975). Para esta región del Golfo de México es posible diferenciar tres temporadas bien definidas: secas, de marzo a mayo; lluvias, de junio a septiembre y nortes, de octubre a febrero, mismas que confieren al sistema una dinámica hidrológica constante a pesar de lo cual se pueden diferenciar tres zonas de influencia: laguna Camaronera, laguna de Buen País y la zona de descarga del Papaloapan, junto a la zona urbana del Municipio de Alvarado (Morán-Silva *et al.*, 2005). El SLA se encuentra casi completamente rodeado por mangle rojo (*Rhizophora mangle* Linnaeus, 1753), al cual se adjunta una zona de mangle negro (*Avicennia germinans* Linnaeus, 1764) y mangle blanco (*Laguncularia racemosa* Macbr., 1930). La vegetación sumergida está dominada por el pasto marino (*R. maritima*) y pequeñas zonas de vegetación halófila.



Fig. 1. Mapa de la zona de estudio donde se muestran los sitios de muestreo. 1) Río Blanco, 2) Aneas, 3) Arbolillo, 4) Buen País, 5) Camaronera 3 y 6) Camaronera 2.

6.2. Trabajo de campo

El presente estudio comprendió el periodo del mes de Marzo (2003) a Julio (2004), durante el cual se llevaron a cabo un total de 12 muestreos, cuatro por temporada climática (Lluvias, Secas y Nortes). La colecta se efectuó en seis sitios (Fig. 1) ubicados de manera preferencial en aquellas zonas donde comúnmente se presentan praderas de vegetación sumergida, y cuya ubicación corresponde a las zonas de influencia definidas por Moran-Silva *et al.*, (2005), los sitios de muestreo fueron:

1. Río Blanco ($18^{\circ} 44.731' N$ y $95^{\circ} 45.74' W$)
2. Aneas ($18^{\circ} 46.405' N$ y $95^{\circ} 46.401' W$)
3. Arbolillo ($18^{\circ} 48.329' N$ y $95^{\circ} 50.093' W$)
4. Buen País ($18^{\circ} 49.1' N$ y $95^{\circ} 51.42' W$)
5. Camaronera 3 ($18^{\circ} 49.995' N$ y $95^{\circ} 53.462' W$)
6. Camaronera 2 ($18^{\circ} 51.506' N$ y $95^{\circ} 54.56' W$)

El equipo de muestreo consistió en un nucleador impermeable de lamina galvanizada de 100 cm altura x 50 cm diámetro, 0.3 m² (Fig. 2) con dos estribos metálicos para facilitar su introducción al sustrato con ayuda de los pies, hasta una profundidad entre 5 y 10 cm.

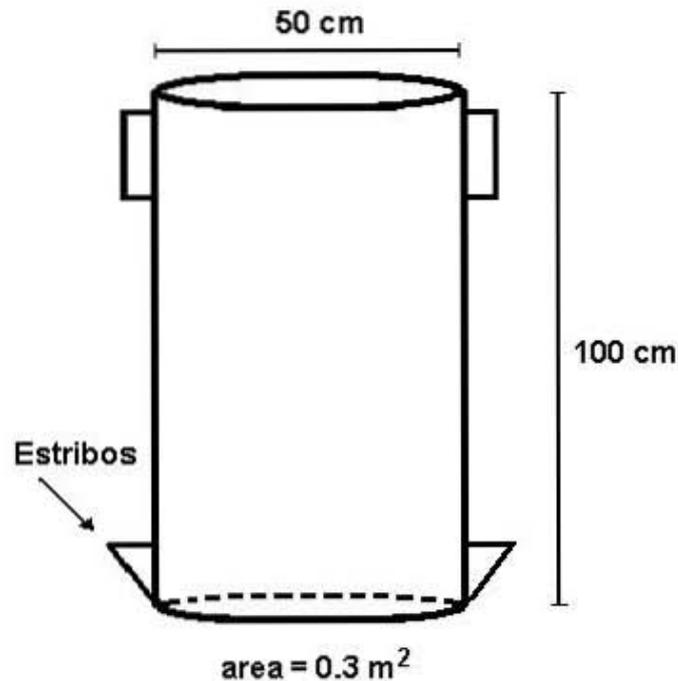


Fig. 2. Diseño esquemático del nucleador empleado para la toma de muestras biológicas.

En cada uno de los sitios de muestreo el nucleador fue introducido a través de la columna de agua y hasta el sustrato para evitar la evasión de organismos, posteriormente se aseguró la introducción del dispositivo hasta una profundidad entre 5 y 10 cm para evitar la contaminación de la muestra (Fig. 3). Una vez colocado el dispositivo para la toma de muestras, se llevó a cabo el siguiente procedimiento:

- a) El agua contenida dentro del nucleador fue extraída con un recipiente plástico de 10 l y filtrada a través de una red de plancton con abertura de malla de 250 μ m. El contenido del copo fue recuperado y depositado en frascos plásticos rotulados, y finalmente fijado con etanol al 80%.

- b) El pasto fue cosechado manualmente, se depositó en bolsas plásticas rotuladas y se fijó con etanol al 80%, para posteriormente separar los organismos asociados y calcular la biomasa de *R. maritima*. El tiempo aproximado para la extracción de la muestra fue de 2 min.

- c) Una vez cosechado el pasto, se tomó del mismo sitio una muestra de sedimento con una microdraga de 1 l de capacidad, el cual se depositó en bolsas plásticas rotuladas, para su traslado y posterior análisis en el laboratorio.

- d) En cada uno de los sitios se registraron los siguientes parámetros fisicoquímicos: temperatura, con un termómetro Taylor de -10°C a 50°C; salinidad, con un salinómetro Yellow Spring A.C.T. modelo 33; oxígeno disuelto, con un oxímetro Oakton DO 100; turbidez, con un turbidímetro LaMotte modelo 2020; transparencia, con un disco de Secchi; y profundidad, con una sondaleza.

6.3. Trabajo de laboratorio

Las muestras de pasto fueron lavadas con agua corriente y etanol hasta que la totalidad de los organismos asociados a esta fuesen separados. Posteriormente se concentraron y depositaron en frascos plásticos rotulados de 1 l de capacidad para finalmente fijarse con etanol al 80%. Los pastos fueron secados a temperatura ambiente durante 7-10 días, después de los cuales se trituraron y se pesaron en una balanza analítica OHAUS Adventurer para obtener la biomasa expresada en peso seco total, con una precisión de ± 0.1 g.

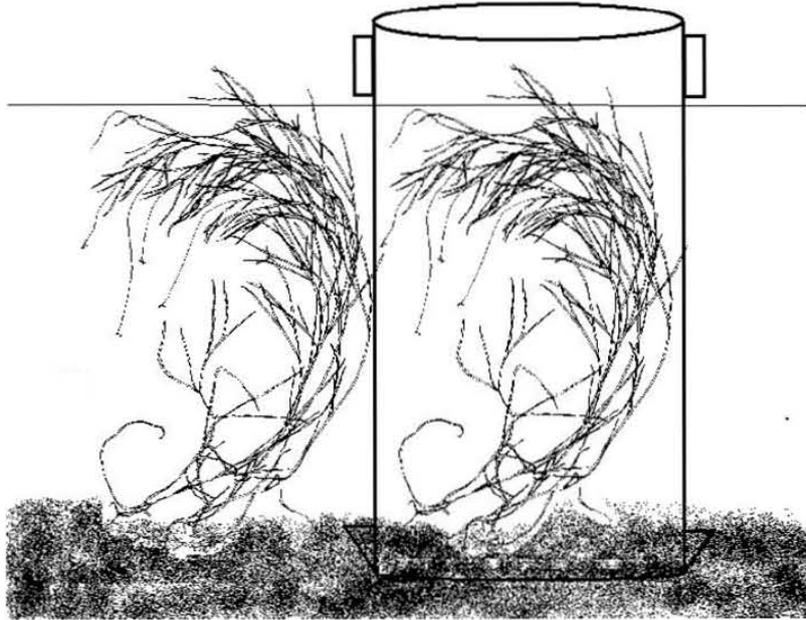


Fig. 3. Representación esquemática de la toma de muestras de invertebrados asociados a *R. maritima*.

Las muestras biológicas fueron revisadas con microscopio estereoscópico para separar, contar e identificar hasta el nivel taxonómico mas bajo posible a los organismos asociados a *R. maritima*. La identificación de los organismos se efectuó de acuerdo a los criterios propuestos por Williams (1984), Reguero y García-Cubas (1989), Kensley y Schotte (1989), Pennak (1991), Thorp y Covich (1991) y Rocha *et al.* (1996). Para la identificación de algunos taxa se solicitó la asistencia de especialistas (ver Créditos).

Las muestras de sedimentos fueron secadas a temperatura ambiente durante 10-15 días, posteriormente se maceraron y se determinó el contenido de materia orgánica mediante el método de oxidación crómica de Walkley y Black (Anexo 6).

Finalmente, los datos de abundancia de las especies se estandarizaron a número de ind \cdot 100 g⁻¹ de *R. maritima*, para homogeneizar el tamaño de las unidades muestrales.

6.4. Análisis numérico.

Con respecto a la información ambiental, se construyó una matriz de registros fisicoquímicos por sitio/mes, para llevar a cabo un análisis espacial y temporal de las condiciones de la zona durante el periodo de estudio. El análisis numérico de los datos biológicos se realizó a partir de la matriz de densidad de invertebrados por sitio/mes. Con esta matriz fue posible llevar a cabo una aproximación espacial y temporal sobre la dinámica de los invertebrados asociados a *R. maritima* en términos de densidad, densidad relativa, frecuencia y riqueza taxonómica. El análisis de los datos numéricos se dividió en dos fases:

6.4.1. Análisis Univariado.

Como fase inicial del análisis se describió la densidad relativa de los taxa registrados durante el periodo de estudio, la aportación porcentual y la descripción de la riqueza taxonómica en términos espaciales y temporales. Por otra parte, se analizó el comportamiento de la densidad ($\text{ind} \cdot 100 \text{ g}^{-1}$ de *R. maritima*) para definir diferencias entre las estaciones y entre las lagunas que conforman el sistema. Por otra parte, se realizó una prueba de correlación para establecer la respuesta de la abundancia de los invertebrados con respecto a la biomasa de *R. maritima*.

La diversidad como parámetro comunitario fue obtenida mediante el criterio de Shannon (nits/org), sobre una matriz de datos promedio por sitio, la elección de este índice se dio en función de mantener la importancia de los taxa raros presentes en el estudio y enfatizar su aportación a los niveles de diversidad. Para este fin se empleó el programa CANOCO v 4.5 (Canonical Correspondence, ter Braak y Smilauer, 1997).

El índice de diversidad de Shannon se calculó como sigue:

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \log_e p_i$$

Donde:

H' = Diversidad de Shannon (contenido de información de la muestra) nits · org⁻¹

p_i = Proporción del taxa i en la muestra = n_i / N

S = Número de taxa en la muestra

N = Número total de individuos en la muestra.

La descripción de las características hidrológicas del SLA se efectuó mediante el análisis del comportamiento espacial y temporal de cada una de las variables fisicoquímicas, considerando los valores obtenidos por temporada climática para cada una de estas por sitio y por mes. Por otra parte, para determinar si se presentaron diferencias significativas en los valores de cada una de las variables ambientales tanto espacial como temporalmente, se llevaron a cabo pruebas de comparación, empleando los valores por sitio y por mes de cada variable ambiental registrada. La existencia de diferencias significativas se determinó mediante un análisis de varianza de una vía (ANOVA) para datos normales ó mediante una prueba de Kruskal-Wallis de una vía, para el caso de datos no normales. La normalidad de los datos fue probada mediante la prueba W de Shapiro-Wilk. Para estos análisis se empleó el software NCSS 2000 y PASS 2000 (Jerry Histze, 2001).

6.4.2. Análisis Multivariado.

Para determinar las diferencias espaciales y temporales de los sitios de muestreo a partir de las zonas de influencia, así como las temporadas climáticas señaladas por Moran-Silva *et al.* (2005), se llevó a cabo un análisis de ordenación indirecto. A partir de la matriz de los valores registrados de los parámetros fisicoquímicos se construyó una matriz triangular de similitud mediante el criterio de Bray-Curtis transformando los datos mediante el uso de raíz cuarta, con la finalidad de homogeneizar las unidades de las variables. A

partir de esta semi-matriz se efectuó un Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS), el cual genera un diagrama de ordenación donde el rango de orden de las distancias entre los sitios de muestreo corresponde al rango de orden de la similitud de una matriz triangular, además de proporcionar un coeficiente de estrés que indica si la representación gráfica obtenida es adecuada para una interpretación ecológica (Clarke y Warwick, 1994).

Para conocer la influencia de las variables ambientales registradas sobre la densidad de los taxa asociados a *R. maritima*, se llevó a cabo un Análisis Canónico de Correspondencias (CCA). Este análisis se efectuó a partir de una matriz de variables ambientales, descartando de esta última aquellos sitios en donde no se registró la presencia de pasto sumergido y una matriz de densidad de los taxa dominantes. Los taxa dominantes se obtuvieron mediante una prueba de asociación de la frecuencia y la abundancia (Sokal y Rohlf, 1995). Este criterio consiste en graficar en modo de dispersión los valores de frecuencia de cada taxa en términos de porcentaje y la abundancia total (expresada en este caso en términos de densidad) transformada [Log (densidad + 1)]. Finalmente, con los valores de mediana para cada conjunto de datos se establecen cuatro cuadrantes en el gráfico, cada uno con una categoría, así por ejemplo, los taxa dominantes fueron aquellos dispersados en el cuadrante superior derecho, que corresponde a los taxa con la frecuencia y abundancia mas altas.

Como primer paso se discriminaron las variables ambientales a usarse en el análisis mediante un modelo de permutación reducido que arrojó valores de inflación, así como valores de p y valores críticos de f , con la finalidad de eliminar aquellas variables que por presentar alta correlación entre sí incluyeran un factor de inflación alto en la prueba. Posteriormente se efectuó el CCA, confirmando la normalidad de los datos mediante la longitud del primer eje de ordenación (≥ 3.0 unidades de desviación estándar) de un Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA). El CCA mediante una técnica de *eigenanálisis* en combinación con criterios de correlación múltiple proporciona los coeficientes de correlación de cada estación y cada especie con respecto a las variables, ubicando espacialmente a lo largo de uno o más gradientes

ambientales importantes a cada una de estas (Jongman *et al.*, 1997). La prueba de significancia para cada uno de los ejes canónicos y para todos en conjunto, se realizó mediante una prueba de permutaciones de Montecarlo con 499 permutaciones bajo un modelo reducido.

Las técnicas multivariadas se llevaron a cabo mediante el uso del software PRIMER v 5.2.2 (Plymouth Routine in Multivariate Ecological Research, Clarke y Warwick, 1994), así como con el software CANOCO v 4.5 (Canonical Correspondence, ter Braak y Smilauer, 1997). El fundamento numérico de las técnicas multivariadas empleadas para el análisis de los datos puede consultarse en el Anexo 5.

7. RESULTADOS

7.1. Variables Ambientales

7.1.1. Variación espacio-temporal por variable ambiental

En términos de salinidad, los valores mas altos se registraron durante la temporada de secas con un valor máximo en el sitio Arbolillo durante el mes de mayo (2004) con 17 PSU mientras que el valor mínimo se registró en el sitio Río Blanco durante el mes de abril del mismo año con 2 PSU. Los valores mas bajos de esta variable se registraron durante la temporada de lluvias con valores de 0 PSU para los sitios Río Blanco, Aneas y Buen País durante septiembre, octubre (2003) y julio (2004); durante esta temporada la porción norte del SLA fue en donde se registraron los valores mas altos con un valor máximo de 14 PSU durante julio (2003) en el sitio Camaronera 2 (Fig. 4 A).

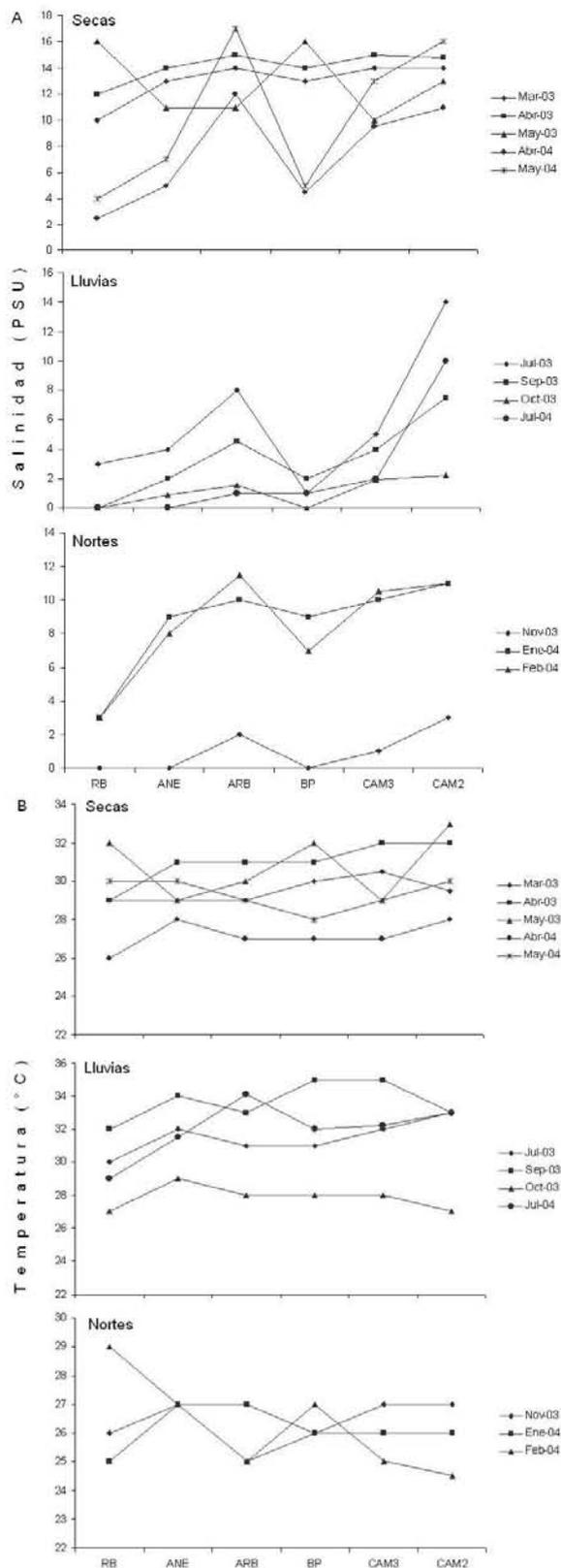


Fig. 4. Variación espacial y temporal de los valores de (A) salinidad (PSU) y (B) temperatura (°C) por temporada climática en el SLA durante el periodo de estudio. Durante la temporada de nortes, los valores de salinidad (Fig. 4 A) oscilaron desde de un mínimo de cero PSU para los sitios Río Blanco, Aneas y Buen

País en noviembre (2003) y hasta 12 PSU en el sitio Arbolillo durante febrero (2004).

En términos de temperatura (Fig. 4 B), durante la temporada de secas el mes de abril (2004) se presentó el intervalo de temperaturas más bajos, con valores de 26 °C (Río Blanco) a 28 °C (Aneas); por otra parte, el mes de mayo presentó la mayor oscilación entre sitios, y al mismo tiempo, fue el mes en el que se registró la temperatura más elevada de esta temporada con 33 °C. Durante la temporada de lluvias se registraron las temperaturas más altas de todo el periodo de estudio con 35 °C en los sitios Buen País y Camaronera 3 (septiembre 2003). Para esta misma temporada, el mes con los registros más bajos fue octubre (2003) con un valor mínimo de 25 °C registrado en el sitio Río Blanco. Para la temporada de nortes se registraron los valores más bajos del periodo de estudio, el valor máximo registrado durante esta temporada fue de 29 °C en el sitio Río Blanco (febrero 2004); mientras tanto, el valor mínimo registrado fue de 24.5 °C en el sitio Camaronera 2 en el mismo mes.

La oscilación espacial y temporal de los valores de turbidez (Fig. 5 A) mostró que durante la temporada de secas, el mes con los valores más altos de esta variable fue mayo (2004) con un valor máximo para la temporada de 35 UNT en el sitio Arbolillo. No obstante, los valores máximos durante todo el estudio se registraron durante la temporada de nortes con un máximo de 90 UNT en el sitio Aneas durante el mes de enero (2004) y 60 UNT durante febrero del mismo año en el sitio Buen País; mientras tanto, los valores mínimos de turbidez se registraron principalmente en la porción norte del SLA, en los sitios Camaronera 2 y 3, registrándose los valores mínimos durante la temporada de secas.

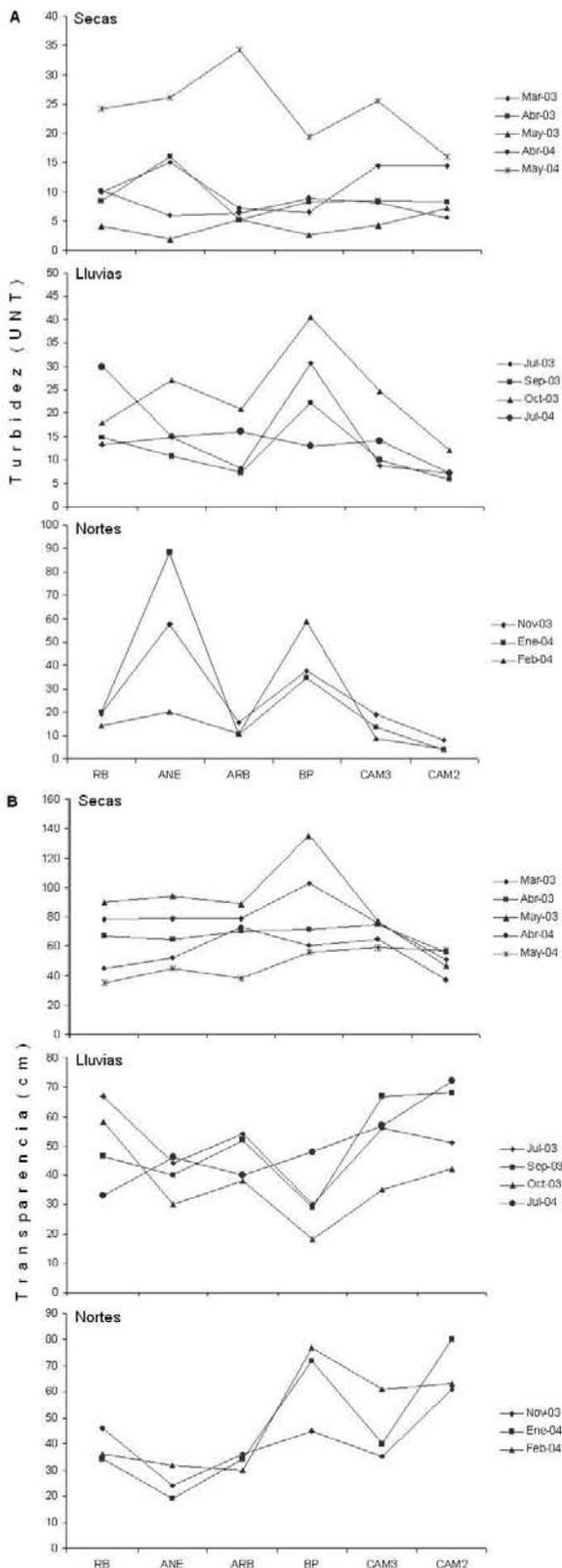


Fig. 5. Variación espacial y temporal de los valores de (A) turbidez (UNT) y (B) transparencia (cm) por temporada climática en el SLA durante el periodo de estudio.

En cuanto a la transparencia, la oscilación espacial y temporal no siguió un patrón fácilmente distinguible (Fig. 5 B). Durante la temporada de secas, los

valores más bajos se registraron en el sitio Camaronera 2, no obstante, estos valores están relacionados con valores bajos de profundidad para este mismo sitio. Por otra parte, el mes de mayo (2004) fue el que registró para todos los sitios, los valores más bajos de transparencia, sin embargo, durante la temporada de secas fue en donde se dio el comportamiento más regular ya que para la temporada de lluvias y nortes, la variación entre los sitios fue mayor.

Con respecto a la variación del oxígeno disuelto (Fig. 6 A), durante el mes de mayo (2003) se presentaron los valores más bajos para la temporada de secas, con un valor mínimo de 3.2 ppm en el sitio Arbolillo; mientras tanto, el valor más alto se registró en el sitio Camaronera 2 con 16.2 ppm durante el mes de abril (2004). Durante la temporada de lluvias, el sitio que presentó constantemente los valores más altos por mes fue Aneas, a excepción de julio (2004) con un máximo registrado durante el mes de julio (2003) con 11.2 ppm. Durante esta misma temporada, los sitios Camaronera 3 y Camaronera 2 fueron los que presentaron las variaciones más reducidas en cuanto a esta variable; mientras tanto, el sitio Río Blanco fue el que presentó la mayor variación registrando durante el mes de octubre (2003) el valor mínimo para la temporada con 3 ppm. Durante la temporada de nortes, el comportamiento general de esta variable fue una disminución en los valores de la porción sur y hacia la porción norte del SLA, siendo noviembre (2003) el mes donde se registró con mayor claridad esta condición.

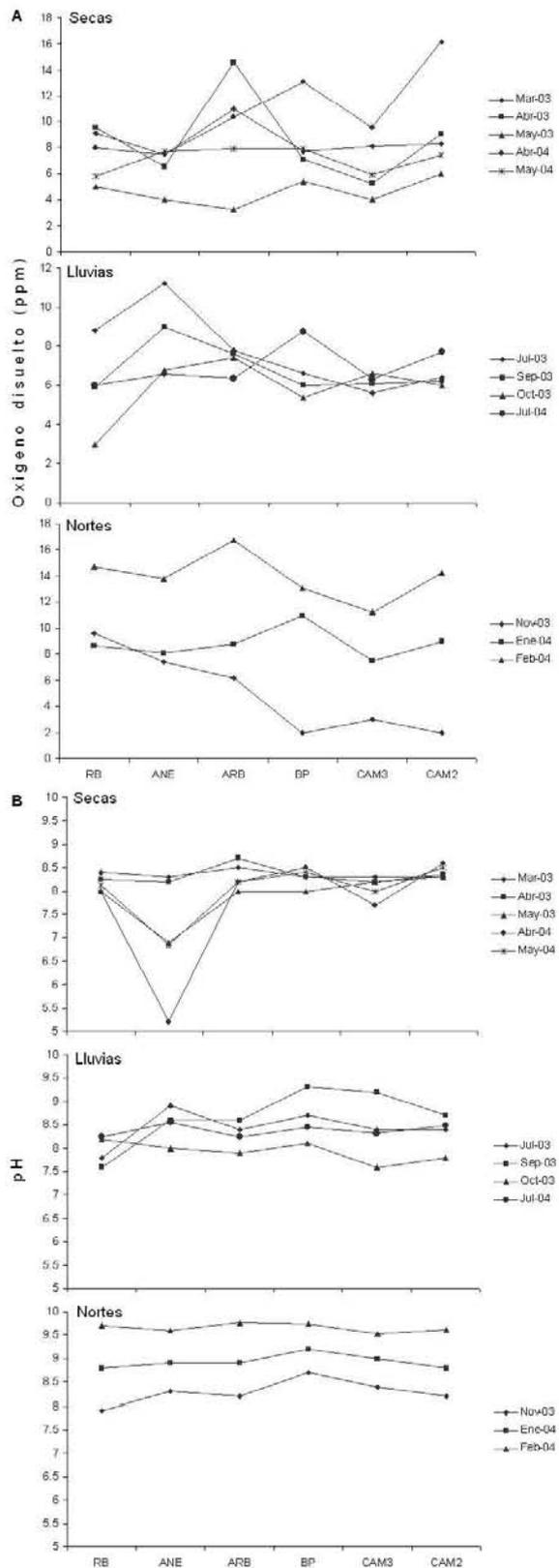


Fig. 6. Variación espacial y temporal de los valores de (A) oxígeno disuelto (ppm) y (B) pH por temporada climática en el SLA durante el periodo de estudio.

Con relación a los valores de pH (Fig. 6 B) el sitio Aneas fue el único que registró valores por debajo de 7, estos tres registros fueron durante la

temporada de secas con el valor más bajo registrado durante marzo (2003) con 5.2. Para el resto de los sitios durante esta temporada, los valores a lo largo del tiempo oscilaron entre 7.7 en el sitio Camaronera 3 (abril, 2004) y 8.7 en el sitio Arbolillo (abril, 2003). Para la temporada de lluvias, los valores de pH tuvieron un rango de variación más alto, registrándose los valores mas bajos durante el mes de octubre (2003) y los más altos durante el mes de septiembre del mismo año. Durante esta misma temporada, los sitios Aneas y Buen País fueron los que tendieron a registrar los valores mensuales más altos. Para la temporada de nortes los valores de pH mostraron un patrón de aumento temporal, ya que conforme avanzó la temporada de nortes, los valores de pH registrado fueron mayores; de esta forma, el mes de noviembre (2003) fue el que registró los valores mas bajos para la temporada, mientras que los más altos se registraron durante febrero (2004).

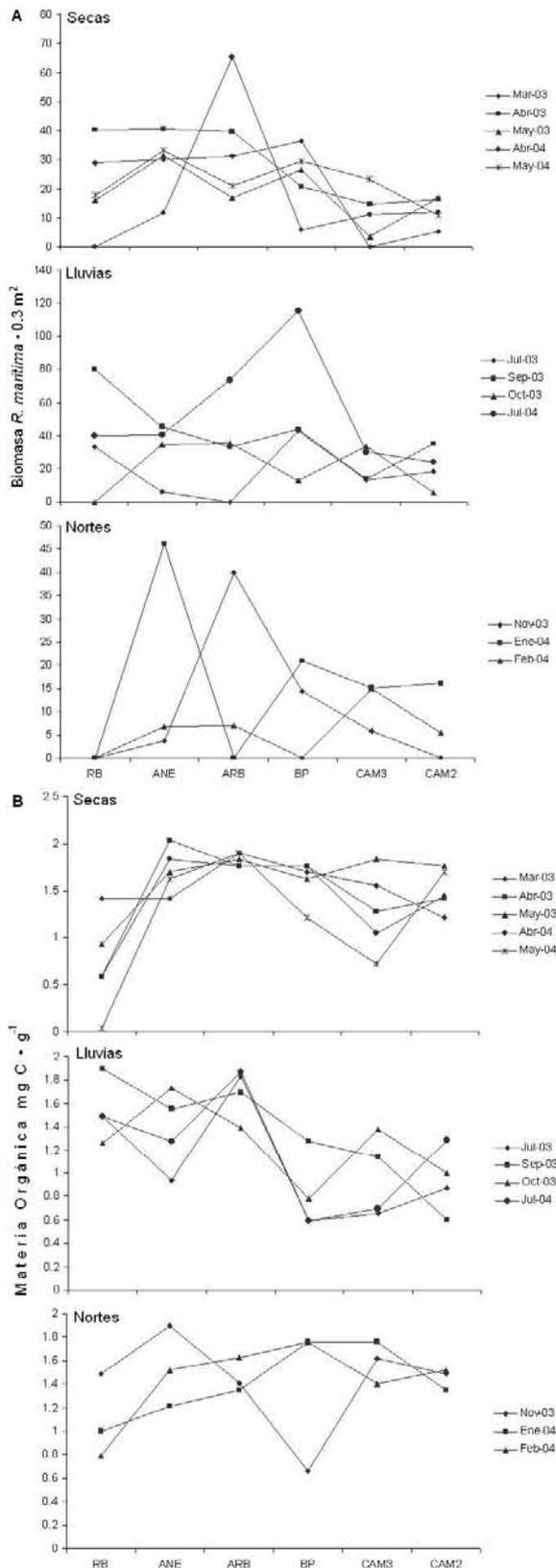


Fig. 7. Variación espacial y temporal de los valores de (A) biomasa de *R. maritima* por unidad de área muestreada ($g \cdot 0.3 m^2$) y (B) materia orgánica ($mg C \cdot g^{-1}$) por temporada climática en el SLA durante el periodo de estudio.

La variación espacio temporal de la biomasa cosechada de *R. maritima* por unidad de área (Fig. 7 A) mostró que durante la temporada de lluvias existió una tendencia de disminución a partir de la porción sur del SLA y hacia la porción norte, siendo los sitios Camaronera 2 y 3 donde se registraron los valores mas bajos para esta temporada. Asimismo, se dieron dos registros de ausencia de pasto sumergido en los sitios Río Blanco (abril, 2004) y Camaronera 3 (marzo, 2003) mientras que el registró más alto para esta temporada se dio en el sitio Arbolillo (abril, 2004) con $65.3 \text{ g} \cdot 0.3 \text{ m}^2$. Para la temporada de lluvias, los sitios Camaronera 3 y Camaronera 2 fueron los que presentaron la menor variación mensual en cuanto a los valores de biomasa cosechada, mientras tanto, sitios como Río Blanco, Arbolillo y Buen País presentaron oscilaciones amplías con respecto a esta variable. El valor máximo para la temporadas y para el periodo de estudio se registro durante julio (2004) con $115.3 \text{ g} \cdot 0.3 \text{ m}^2$ en el sitio Buen País. Durante la temporada de nortes, la fluctuación registrada para los meses de noviembre (2003) y enero (2004) fue muy amplia, con valores que oscilaron de cero y hasta $46.12 \text{ g} \cdot 0.3 \text{ m}^2$ en el sitio Aneas.

Con relación a los valores de materia orgánica (Fig. 7 B), durante la temporadas de secas, el sitio Río Blanco fue el que presentó los valores mensuales mas bajos, registrando un mínimo de $0.037 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$ durante el mes de mayo (2004), mientras tanto, el sitio Arbolillo fue el que presentó la oscilación mensual más baja con valores que oscilaron de 1.76 a $1.9 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$. Durante la temporada de lluvias, los valores mas altos se registraron en los sitios Río Blanco en septiembre (2003) y Arbolillo en julio (2004) con 1.9 y $1.87 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$, respectivamente, mientras que en los sitios Camaronera 2 y 3, fue donde se registraron los valores mensuales más bajos. Durante la temporada de nortes los sitios Arbolillo y Camaronera 2 fueron los que presentaron la menor variación mensual de esta variable, mientras que sitios como Río Blanco y Buen País mostraron oscilaciones marcadas de la variable conforme avanzó la temporada. El valor máximo registrado para esta temporadas se localizó en el sitio Aneas (noviembre, 2003) con $1.9 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$, mientras que el valor mínimo se registró en el sitio Buen País, en este mismo mes, con $0.658 \text{ mg C} \cdot \text{g}^{-1}$.

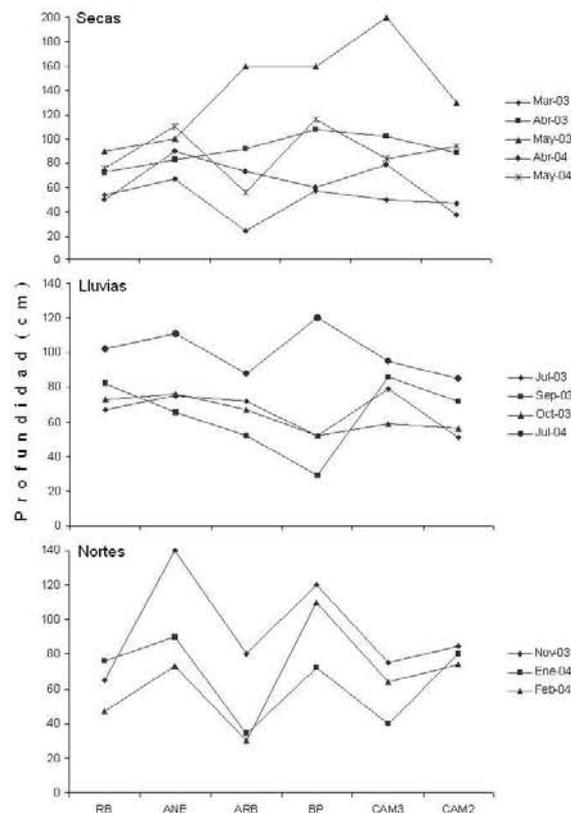


Fig. 8. Variación espacial y temporal de los valores de la profundidad (cm) por temporada climática en el SLA durante el periodo de estudio.

Con respecto a la variación espacial y temporal de los valores de profundidad (Fig. 8), durante la temporada de secas los sitios que presentaron la menor oscilación mensual fueron Río Blanco (54 a 90 cm) y Aneas (67.5 a 110 cm), mientras que el mes con la menor variación entre sitios fue abril (2003; para esta misma temporada, el valor máximo de profundidad se registró en el sitio Camaronera 3 durante el mes de mayo (2003) con 200 cm. Durante la temporada de lluvias el mes donde se registraron las mayores profundidades por sitio fue julio (2004) con un máximo registrado en el sitio Buen País (120 cm), no obstante, en este mismo sitio también se registró el valor mínimo para la temporada con 29 cm (septiembre, 2003); para esta misma temporada, el mes en el que se registraron las mayores profundidades por sitio fue julio (2004). Finalmente, durante la temporada de nortes el sitio Camaronera 2 fue el que presentó la menor oscilación en cuanto a esta variable (74 a 85 cm), mientras que el sitio Aneas presento la mayor variación (73 a 140 cm).

La comprobación de la existencia de diferencias significativas en cuanto a los valores de cada una de las variables ambientales por sitio para cada una de las temporadas climáticas (Tabla 1) mostró que para la temporada de secas se presentaron diferencias significativas entre sitio con respecto a los valores de pH, biomasa cosechada y contenido de materia orgánica del sedimento.

Tabla 1. Resultados de la comparación entre los sitios de muestreo por temporada climática y por variable ambiental ($\alpha = 0.05$)

	Temperatura	Salinidad	Turbidez	Oxígeno	pH	Profundidad	Transparencia	Biomasa	M.O.
SECAS	A $p=$ 0.875865	A $p=$ 0.262729	KW $p=$ 0.940855	A $p=$ 0.486760	KW $p=$ 0.048154**	KW $p=$ 0.633466	A $p=$ 0.207909	A $p=$ 0.036021**	A $p=$ 0.000132**
LLUVIAS	A $p=$ 0.821698	A $p=$ 0.007546**	A $p=$ 0.052409	A $p=$ 0.269483	A $p=$ 0.392903	KW $p=$ 0.499173	A $p=$ 0.055231	A $p=$ 0.574906	A $p=$ 0.002333**
NORTES	A $p=$ 0.733519	A $p=$ 0.592228	KW $p=$ 0.010796**	A $p=$ 0.927305	A $p=$ 0.984849	A $p=$ 0.067537	A $p=$ 0.001805**	A $p=$ 0.668818	A $p=$ 0.575214

A= ANOVA

KW= Kruskal-Wallis

** Diferencias significativas entre los sitios

Para la temporada de lluvias solamente se presentaron diferencias significativas entre los sitios con respecto a los valores de salinidad y contenido de materia orgánica, mientras que para la temporada de nortes, de las nueve variables ambientales consideradas, las diferencias registradas fueron con respecto a la turbidez y la transparencia (Tabla 1).

7.1.2 NMDS espacial

A partir del análisis en conjunto las variables ambientales registradas representado por el diagrama de ordenación del NMDS, se puede establecer que no se presentó una separación clara de los sitios correspondientes a las tres lagunas del SLA. A pesar de lo anterior, es posible identificar un grupo de sitios ubicados en la laguna Camaronera (Fig. 9 1), y otro grupo formado principalmente por sitios ubicados en la laguna de Alvarado (Fig. 9 2).

La representación obtenida puede considerarse adecuada para una interpretación ecológica de acuerdo al nivel de estrés obtenido (0.06). A partir del diagrama de NMDS obtenido puede apreciarse que el esquema hidrológico espacial del SLA tiende a ser heterogéneo, separando de manera parcial las

zonas de influencia reportadas para la zona de estudio (Morán *et al.*, 2005). Los sitios de la laguna de Alvarado (A) no se agrupan regularmente, e incluso representan extremos del gradiente ambiental, mientras que los sitios de la laguna Camaronera tienden a agruparse con mayor definición.

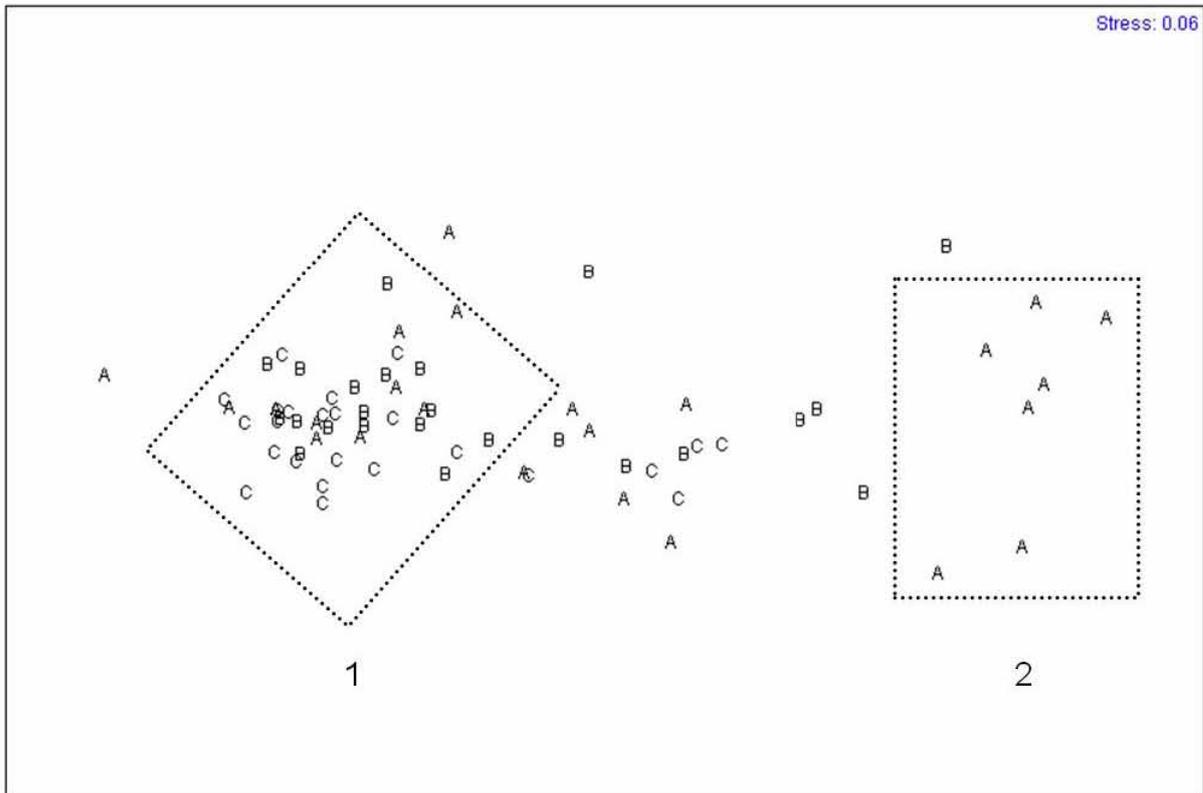


Fig. 9. Diagrama de NMDS de los sitios correspondientes a las tres lagunas que conforman la zona de estudio con respecto a las variables ambientales registradas. A, Alvarado; B, Buen País; C, Camaronera. (Valor de estrés = 0.06).

7.1.3. NMDS temporal

El análisis en conjunto de todos los meses de estudio, separados por temporada climática mostró un esquema mas definido que el análisis espacial. El diagrama de NMDS temporal (Fig. 10) efectuado con los valores de los parámetros fisicoquímicos evidenció una separación clara de los meses que corresponden a la temporada de secas de aquellos meses que corresponden a las temporadas de lluvias y nortes

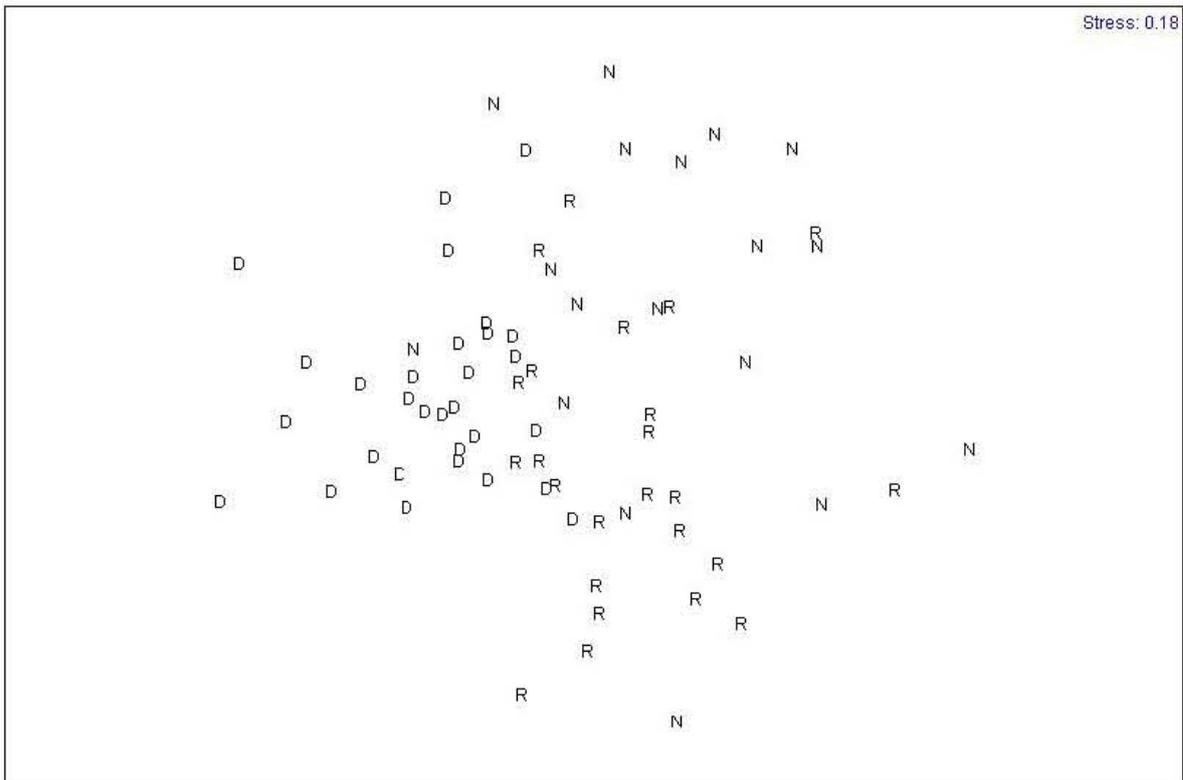


Fig. 10. Diagrama de NMDS de las temporadas climáticas registradas para la zona de estudio con relación a las variables ambientales registradas. N, Nortes; D, Secas; R, Lluvias. (Valor de estrés = 0.18).

De acuerdo a la configuración obtenida fue posible determinar que el SLA se dividió en dos condiciones hidrológicas, por una parte, la temporada de secas, caracterizada por valores de salinidad y temperatura mas elevados; mientras que entre las temporadas de lluvias y nortes, la información fisicoquímica registrada no permitió definir una separación clara. A partir de esta información, el análisis especies-ambiente consideró estas dos condiciones hidrológicas.

7.2. Resultados biológicos

Se registraron un total de 56 taxa asociados a *R. maritima*, de los cuales el superorden Peracarida obtuvo 19 taxa, Mollusca 14, Decapoda 6, Acarii 5, Cladocera 4, Annelida 3, Insecta 2 y finalmente, los grupos representados por un solo taxa fueron: Nematoda, Ostracoda y Cirripedia. El listado taxonómico de las especies se puede consultar en el Anexo 1.

En términos de densidad total por grupo durante el periodo de estudio, el grupo de invertebrados asociados a *R. maritima* estuvo dominado ampliamente por el

superorden Peracarida (Tabla 2), el cual representó el 80.7 % del total de los individuos registrados y estuvo representado por 19 taxa. Los datos de densidad espacial y temporal se pueden consultar en los Anexos 2 y 3, respectivamente.

Tabla 2. Densidad total en porcentaje y número de taxa (nivel mas fino de determinación taxonómica) por grupo de invertebrados asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudio.

Grupo	Densidad total (%)	# de taxa
Peracarida	80,7	19
Mollusca	10,7	14
Ostracoda	3	1
Annelida	2	3
Insecta	1,3	2
Decapoda	1,1	6
Acarii	0,8	5
Nematoda	0,3	1
Cladocera	0,2	4
Cirripedia	0,004	1
Total	100	56

El superorden Peracarida estuvo representado por cuatro órdenes, entre los cuales el orden Tanaidacea fue el de mayor valor de densidad total (40.5 % del total de los organismos registrados). Este orden estuvo representado por tres especies: *Hargeria rapax* (Hargen, 1818), *Discapseudes holthuisi* (Bâsescu y Gutu, 1975) y *Leptochelia savignyi* (Krøyer, 1842). Este último fue la especie con los valores mas altos de densidad, registrando un valor máximo durante el mes de marzo (2003) en la estación Camaronera 3 con un valor de 14322 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, no obstante en diferentes meses los registros de esta especie fueron nulos en todos los sitios considerados en el estudio. Por otra parte, el orden Amphipoda (28.1% del total de los organismos registrados), registró el valor más alto en cuanto a riqueza taxonómica con 10 taxa, en este orden, sobresale *Gammarus mucronatus* Say, 1818, el cual registró una densidad máxima en el sitio Camaronera 3 durante el mes de febrero (2004) con 5851 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*; y *Apocorophium louisianum* (Shoemaker, 1934), que obtuvo un registro máximo de densidad durante el mes de febrero (2004) en el sitio Camaronera 2 con 1645 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. El orden

Isopoda representó el 12.1% de los organismos registrados y estuvo formado por cinco taxa de los cuales *Munna* sp. (Krøyer, 1839) fue una de las especies con el mayor porcentaje de frecuencia y densidad, con un valor máximo de densidad durante el mes de abril (2003) en el sitio Río Blanco, con 3018 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

La totalidad de las especies anteriormente mencionadas fueron registradas en todos los sitios estudiados durante las tres temporadas climáticas. Finalmente, el orden Mysidacea, estuvo solamente representado por *Mysidopsis almyra* Bowman, 1964, especie que solamente fue registrada en tres ocasiones en el sitio Buen País (mayo 2003) y en Arbolillo (noviembre 2003 y junio 2004).

El grupo de los moluscos fue el segundo en orden de importancia con relación a la densidad total (10.7% del total de organismos registrados) y también el segundo en cuanto a riqueza taxonómica con 14 taxa. La clase Gastropoda estuvo representada por seis taxa, de los cuales *Neritina virginea* Linnaeus, 1758 fue la especie que obtuvo los mayores registros de densidad total, representando el 4.6% del total de los individuos registrados; el máximo valor de densidad para esta especie se registró en el sitio Buen País (abril 2004) con 1373 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. La especie *Neritina reclivata* Say, 1822, fue la que registró el segundo valor máximo de densidad total, con un máximo registrado de 833 ind • 1100g⁻¹ de *R. maritima* en el sitio Buen País (mayo 2003). Por otra parte, la clase Bivalvia estuvo representada por ocho especies, de las cuales *Rangia cuneata* (Gray, 1831) fue la que obtuvo el mayor valor de densidad total, representando el 1.1% de los organismos registrados; esta especie alcanzó el mayor valor de densidad en el sitio Buen País (mayo 2003) con 722 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. Las tres especies anteriormente mencionadas tuvieron registros de presencia en todos los sitios estudiados, sin embargo, *R. cuneata* no tuvo ningún registro durante la temporada de lluvias.

El orden Ostracoda registró oscilaciones en los valores de densidad que fluctuaron desde cero organismos registrados, hasta un máximo de 2262 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima* en el sitio Arbolillo durante julio (2003); durante el estudio, este taxa no fue registrado en dos de los seis sitios estudiados, los

cuales fueron: Aneas y Buen País, no obstante, representó el 3% del total de organismos registrados.

Entre los anélidos, la clase Polychaeta representó el 1.9% de los organismos registrados durante el periodo de estudio; estuvo representada por dos familias: Nereidae, que fue registrada en todos los sitios de estudio, alcanzando un valor máximo de $529 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima* durante mayo de 2003 en el sitio Camaronera 3, mientras que la familia Pilargidae registró el valor máximo en el sitio Río Blanco (abril 2003) con $155 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. La segunda clase registrada fue Oligochaeta, que se registró solamente en los sitios Río Blanco, Buen País y Camaronera 2 durante la temporada de secas con un valor máximo de $73 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Se registraron dos órdenes de la clase Insecta; por una parte, la familia Chironomidae (Diptera) se registró en todos los sitios estudiados con un registro máximo durante la temporada de nortes con $773 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima* en el sitio Aneas (octubre 2003). Por otra parte, el orden Ephemeroptera, que tuvo una distribución restringida a los sitios de la laguna de Alvarado y Buen País y del cual no se obtuvieron registros durante la temporada de nortes. El mayor valor de densidad de esta taxa se registró durante el mes de mayo (2004) en el sitio Buen País, con $9 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

El grupo de los decápodos estuvo representado por seis especies de las cuales, dos especies de palaemónidos registraron los mayores valores de densidad total; *Palaemonetes pugio* Holthuis, 1949 con $1107 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima* durante el periodo de estudio. El mayor registro de densidad de esta especie se dio durante el mes de julio (2003) en el sitio Camaronera 2 con $184 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. Por otra parte, *Macrobrachium acanthurus* Holthuis, 1952 se registró en todos los sitios de estudio, excepto Buen País, durante las tres temporadas climáticas, con una densidad máxima registrada en el sitio Río Blanco (abril 2003) con $109 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. Solo se registraron dos especies de braquiuros: *Armases ricordi* (H. Milne Edwards, 1853) en tres de los sitios estudiados: Aneas, Arbolillo y Camaronera 2 y *Callinectes sapidus*

Rathbun, 1896, la cual solo se registró durante la temporada de lluvias en los sitios Aneas y Camaronera 2.

El grupo de los ácaros estuvo representado por cinco taxa de los cuales *Mamersellides* sp. Lundblad, 1937 registró la densidad total más alta durante el periodo de estudio con $911 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. Esta especie no se registró en dos de los sitios estudiados: Aneas y Camaronera 2, además los registros de esta especie estuvieron restringidos a la temporada de secas. El segundo valor máximo de densidad lo registró *Piona* sp. Koch, 1842 con $208 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima* durante la temporada de secas en el sitio Río Blanco (abril 2003); sin embargo, esta especie no se registró en los sitios Buen País y Aneas y tampoco durante la temporada de nortes.

El nemátodo *Actinolaimus* sp. Cobb, 1913, fue registrado en todos los sitios durante las tres temporadas climáticas, registrando los mayores valores de densidad durante la temporada de nortes, con un registró máximo de $195 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima* en el sitio Aneas (octubre 2003).

Se registraron cuatro especies del orden Cladocera, tres de las cuales solo se registraron durante la temporada de lluvias (*Sarsilatona serricauda* Sars, 1901; *Ilyocriptus spinifer* Herrick, 1884; *Alona cf. davidii*) y una durante lluvias y nortes (*Simocephalus mixtus* Sars, 1903); ninguna especie se registró en los sitios correspondientes a la laguna Camaronera, dos especies en la laguna de Buen País (*A. cf. davidii* y *S. mixtus*) y las cuatro en la laguna de Alvarado. El sitio Río Blanco (septiembre 2003) fue donde se registró el valor mayor de densidad total de *A. cf. davidii* y *S. mixtus* con 114 y $34 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, respectivamente.

El cirripedio *Balanus* sp. Da Costa, 1778, fue registrado únicamente en el sitio Camaronera 3 durante la temporada de secas, particularmente en el mes de mayo (2003) con un total de $6 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

7.2.1. Prueba de asociación Frecuencia / Densidad.

Con base en la prueba de frecuencia y densidad (Fig. 11) se determinó que de los 56 taxa asociados a *R. maritima* registrados durante el periodo de estudio, 26 fueron dominantes (46.4%). Por otra parte, las especies raras (especies con baja frecuencia y baja abundancia), también representaron el 46.4%; finalmente, las categorías de especies comunes y especies estacionales fueron representadas por solo dos especies en ambos casos, lo que representó un 3.6% para cada categoría. Las especies con distribución temporal y espacial restringida se pueden consultar en el Anexo 4.

La distribución espacial y temporal de los 26 taxa considerados dominantes fue amplia ya que a excepción de tres taxa (*R. cuneata*, *P. caroliniana* (Bosc, 1801) y Oribatidae), se registraron en todos los sitios de estudio y durante todas las temporadas climáticas.

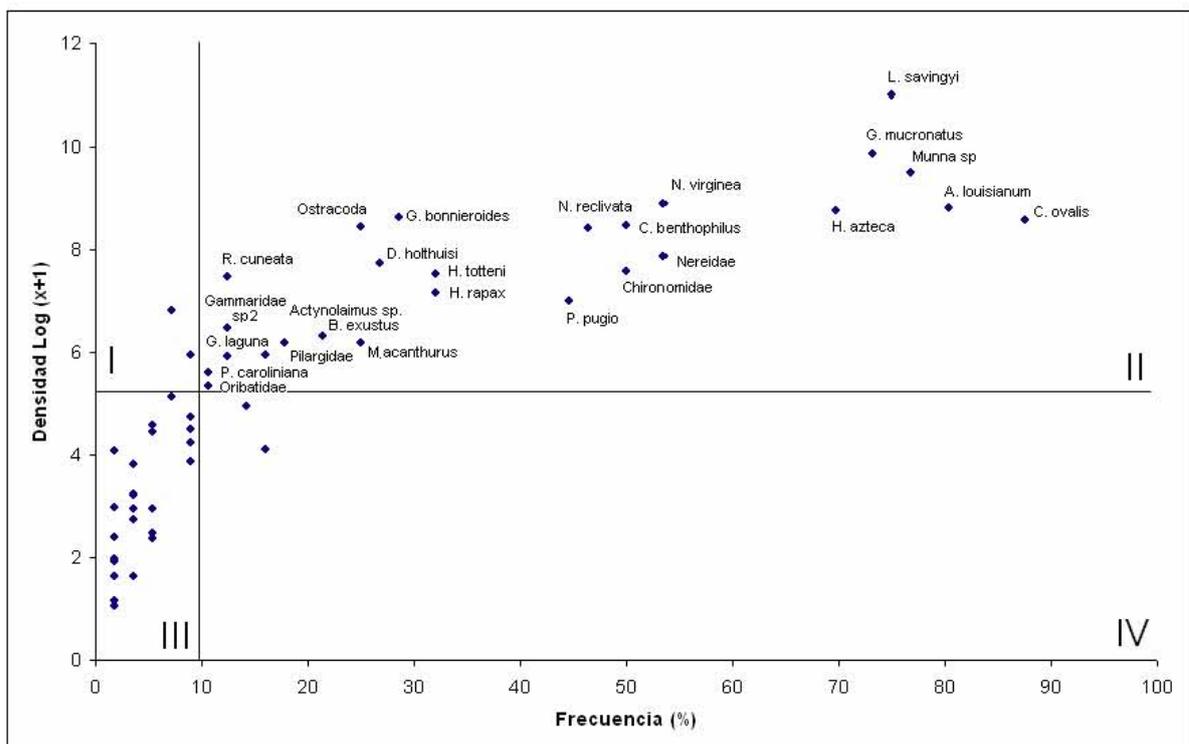


Fig. 11. Prueba de frecuencia y densidad para determinar las categorías de los invertebrados asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudio, las categorías son: (I) Estacionales; (II) Dominantes; (III) Raras y (IV) Comunes. Solo se muestran los nombres abreviados para la categoría Dominantes.

A continuación se presenta un listado detallado de las especies consideradas como dominantes durante el periodo de estudio:

Leptochelia savignyi (Krøyer, 1842)

Especie detritófaga, habitante común de ambientes eurihalinos y asociada a ambientes ricos en detritus orgánico (Kitsos y Koukouras, 2003). Durante este estudio, esta especie registró el mayor valor de densidad total con $59753 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Camaronera 3 durante marzo (2003) con $14323 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. Su frecuencia fue del 75% y el valor promedio de individuos por sitio fue $1067 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Gammarus mucronatus Say, 1818

Especie omnívora, habitual en estuarios y zonas salobres intermareales así como en lagunas hipersalinas, comúnmente asociado a vegetación sumergida (Detwiler *et al.*, 2002). La densidad total registrada para esta especie durante el periodo de estudio fue de $19466 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Camaronera 3 durante febrero (2004) con $5851 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. El porcentaje de frecuencia de esta especie fue de 73.2% y el valor promedio de individuos por sitio fue $348 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Munna sp. (Krøyer, 1839)

El género *Munna* está representado por especies cosmopolitas con un rango mundial de distribución. Se conocen alrededor de 66 especies que ocurren en un margen de profundidad muy amplio e incluso muchas especies son circumpolares (Brandt, 1999). En el SLA, existen evidencias que indican que *Munna* sp. es de origen dulceacuícola y residente permanente de las raíces de lirio acuático *Eichornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach 1883 (Rocha-Ramírez *et al.*, 2006). La densidad total registrada para este taxa fue de $13440 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima* con un valor máximo en el sitio Río Blanco durante abril (2003) con $3018 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. Su porcentaje de frecuencia fue el tercero más alto con 76.8%, y un promedio por sitio de $240 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Neritina virginea Linnaeus, 1758

Especie epifaunal en vegetación sumergida, muy frecuente en zonas intermareales y en aguas salobres. Su nutrición es micrófaga raspando la

vegetación (Reguero y García-Cubas, 1989). En este estudio registró un valor de densidad total de 7260 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado para el sitio Buen País durante abril (2004) con 1373 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. Su frecuencia fue del 53.6% y el valor promedio de individuos por sitio fue 130 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Apocorophium louisianum (Shoemaker, 1934)

Especie eurihalina, comúnmente forma tubos sobre vegetación sumergida o sustratos duros y es componente importante de la dieta de peces estuarinos (Detwiler *et al.*, 2002). La densidad total registrada para esta especie durante el periodo de estudio fue de 6702 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Camaronera 2 durante febrero (2004) con 1645 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. Registró el segundo valor más alto en cuanto a porcentaje de frecuencia con 80.4% y el valor promedio de individuos por sitio fue 120 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Hyalella azteca (De Saussure, 1857)

Especie limnívora de origen dulceacuícola, frecuente en lagunas y ríos que desembocan en el mar; común en presencia de vegetación acuática y algas. Su rango de distribución es desde Canadá hasta América Central (Kruschwitz, 1978). La densidad total registrada para esta especie fue de 6336 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima* con un valor máximo en el sitio Arbolillo durante abril (2004) con 990 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. Su porcentaje de frecuencia fue de 69.6% y un promedio por sitio de 113 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Grandidierella bonnieroides Stephensen, 1948

Especie común en zonas costeras, asociada a vegetación sumergida y algas con sedimentos arcillosos (Appadoo y Myers, 2004). La distribución de esta especie es circumtropical y aparentemente puede representar una especie complejo (Myers, 2004). Durante este estudio, esta especie registró un valor de densidad total de 5587 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado para el sitio Camaronera 2 en marzo (2003) con 2243 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. A pesar de lo anterior, el porcentaje de frecuencia para esta

especie fue de tan solo 28.6% y el valor promedio de individuos por sitio fue 100 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Cassidinidea ovalis Say, 1818

Especie detritófaga, con un rango de distribución desde Nueva Jersey a Florida, Belice, Panamá, Dominica, Lousiana y Veracruz, usualmente en fondos arenosos en pantanos y cuerpos de agua someros con salinidades entre 1 y 35 ‰ (Kensley y Schotte, 1989). Para Venezuela Medina *et al.* (2005) reportan a esta especie asociada a raíces de *R. mangle*. La densidad total registrada para esta especie durante el periodo de estudio fue de 5365 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Río Blanco en abril (2003) con 736 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. Fue la especie con el porcentaje de frecuencia más elevado con 87.5% y el valor promedio de individuos por sitio fue 96 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Cerapus benthophilus Thomas y Heard, 1979

Especie estuarina, común en tubos unidos a hojas de vegetación sumergida así como en el sedimento (Sheridan, 2004). Esta considera como una especie detritófaga de material en suspensión (Gaston *et al.*, 1988). El valor de densidad total registrado para esta especie fue 4797 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Río Blanco durante abril (2003) con 1173 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. El porcentaje de frecuencia que presentó esta especie fue de 50% y el valor promedio de individuos por sitio fue 86 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Ostracoda Latreille, 1802

Organismos principalmente epífitos de plantas emergentes en humedales, zona litoral, pozas y lagos; su alimentación esta principalmente basada en perífiton. Algunas formas bentónicas son comunes en sustratos estuarinos, marinos y dulceacuícolas donde se alimentan principalmente de materia orgánica y bacterias (Yozzo y Steineck, 1994). El valor de densidad total registrado para este taxa fue de 4627 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un máximo registrado en el sitio Arbolillo durante julio (2003) de 2262 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, que

representó casi el 50% de la densidad total. El porcentaje de frecuencia fue de 25% y el valor promedio por sitio fue $83 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Neritina reclivata Say, 1822

Especie común de aguas salobres y dulces, ubicada de manera preferencial sobre vegetación sumergida. Su alimentación es micrófaga por raspado de epifiton (Reguero y García-Cubas, 1989). El valor de densidad total para esta especie fue $4509 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado durante mayo (2003) en el sitio Buen País, con $833 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. El porcentaje de frecuencia para este molusco fue 46.4% con un valor promedio de individuos por sitio de $81 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Nereidae Johnston, 1865

Los miembros de esta familia son usualmente organismos infaunales que pueden habitar una gran variedad de sedimentos (gravas, limos, arcillas), con una gran tolerancia ecológica lo que les confiere una amplia distribución en aguas desde marinas, estuarinas y dulces. Su tipo de alimentación es omnívora, funcionando como depredador activo o como alimentador de depósitos (Scaps, 2002). El valor total de densidad de los poliquetos pertenecientes a esta familia sumó $2632 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Camaronera 3 durante mayo (2003) con $529 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. El porcentaje de frecuencia que registró fue 53.6% y un promedio por sitio de $47 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Discapseudes holthuisi (Bâdescu y Gutu, 1975)

Esta especie de origen dulceacuícola habita preferencialmente zonas con sedimentos lodosos y vegetación sumergida, y su tipo de alimentación es detritívora y micrófaga. La densidad total de esta especie alcanzó un valor de $2311 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Camaronera 3 durante mayo (2003) con $1176 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. El porcentaje de frecuencia para esta especie fue 26.8% y el valor promedio de individuos por sitio fue $41 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Chironomidae

Los dípteros son reconocidos como un grupo de insectos acuáticos ecológicamente importantes que principalmente se alimentan de una gran variedad de materiales de detritus (Pinder, 1986). Para este estudio, este grupo estuvo representado por la familia Chironomidae con un valor total de densidad para el periodo de estudio fue de $1969 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Aneas durante octubre (2003) con $773 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. El porcentaje de frecuencia para este taxa fue de 50%, con un valor promedio por sitio de $35 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Hydrobia totteni Morrison, 1954

Especie epifaunal desde la zona de mareas y hasta los 50 m de profundidad. Su alimentación es de tipo micrófaga (Reguero y García-Cubas, 1989). Este gasterópodo registró un valor total de densidad de $1839 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Arbolillo durante junio (2004) con $362 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. Su porcentaje de frecuencia fue 32.1% con un valor promedio por sitio de $33 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Rangia cuneata (Gray, 1831)

Especie infaunal de sustratos blandos en áreas costeras con influencia de ríos, principalmente en aguas salobres y dulces. Filtradora de partículas orgánicas suspendidas (Reguero y García-Cubas, 1989). El valor de densidad total de este bivalvo alcanzó los $1747 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, con un máximo registrado en el sitio Buen País en el mes de mayo (2003) con $722 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*. Su porcentaje de frecuencia fue 12.5%, sin existir registros durante la temporada de lluvias. El valor promedio de individuos por sitio fue $31 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

Hargeria rapax (Hargen, 1818)

Especie epibéntica de sustratos asociados a vegetación sumergida, principalmente en aguas salobres. Su nutrición es principalmente filtradora y detritófaga (Sheridan y Livingston, 1983). El valor de densidad total para el periodo de estudio de este tanaidaceo fue de $1296 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Camaronera 2 durante mayo (2004).

El porcentaje de frecuencia de esta especie fue de 32.1% y el valor promedio por sitio fue 23 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Palaemonetes pugio Holthuis, 1949

Especie estuarina, típica de praderas de vegetación sumergida, con un rango de tolerancia a la salinidad alrededor de 10 a 22 ‰. La nutrición de esta especie es principalmente detritófaga (Williams, 1984). La densidad total de esta especie fue de 1107 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Camaronera 2 durante julio (2003) con 184 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. Su porcentaje de frecuencia fue 44.6% con un promedio por sitio de 20 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Brachidontes exustus Linnaeus, 1758

Especie epifaunal sobre rocas y bancos de ostión, con distribución muy frecuente en aguas salobres someras. Se distribuye desde Carolina del Norte, Golfo de México y Antillas hasta Brasil y Uruguay (Reguero y García-Cubas, 1989). La densidad total de este bivalvo fue de 555 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un valor máximo de 227 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, registrado en el sitio Buen País durante abril (2004). Su porcentaje de frecuencia fue 21.4% y un promedio por sitio de 10 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Actinolaimus sp. Cobb, 1913

Especie asociada a sustratos suaves, común en ríos y lagos de agua dulce o baja salinidad. Su tipo de alimentación es omnívora y de hábitos depredadores (Yeates, *et al.*, 1993). Esta nematodo registró una densidad total de 488 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un valor máximo en el sitio Aneas en el mes de durante octubre (2006) con 195 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. Su porcentaje de frecuencia fue 19.9% con un promedio por sitio de 9 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Macrobrachium acanthurus Holthius, 1952

Especie típica de ríos en zonas costeras y bahías, usualmente asociada a aguas salobres, de alimentación omnívora. Su rango de distribución es desde el estuario de Neuse (Carolina del Norte) hasta Rio Grande do Sul, Brasil

(Williams, 1984). El valor de la densidad total para esta especie fue de 481 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un máximo en el sitio Río Blanco durante abril (2003) de 109 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. El porcentaje de frecuencia de esta especie fue 25% con un promedio por sitio de 9 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Pilargidae Saint-Joseph, 1899

Los individuos de esta familia de poliquetos registraron una densidad total durante el periodo de estudio de 393 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un valor máximo registrado en el sitio Río Blanco durante abril (2003) con 155 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. Su porcentaje de frecuencia fue 16.1% con un valor promedio por sitio de 7 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Gitanopsis laguna McKinney, 1978

Especie epibéntica asociada a varios tipos de sustratos. Este anfípodo obtuvo un valor de densidad total de 373 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un máximo en el sitio Camaronera 2 durante febrero (2004) de 204 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. El porcentaje de frecuencia de esta especie fue el segundo más bajo dentro de las especie dominantes con apenas 12.5% y un valor promedio por sitio de 7 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

Polymesoda caroliniana (Bosc, 1801)

Especie común en bocas de ríos, hasta donde llega la influencia de la marea, típica de aguas salobres de baja salinidad y agua dulce. Es una especie filtradora considerada como infauna de fondos suaves (Reguero y García-Cubas, 1989). La densidad total para esta especie fue de 271 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, con un valor máximo en el sitio Río Blanco (abril, 2003) de 200 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*, lo que representó mas del 70% del total de los registros de densidad. Presentó la frecuencia más baja dentro de las especies dominantes con 10.7% y un promedio por sitio de 5 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. Esta especie no fue registrada durante la temporada de lluvias.

Oribatidae

Esta familia de ácaros presentó el porcentaje de frecuencia y el valor de densidad total más bajo entre las especies dominantes con 10.7% y $88 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*, respectivamente. Además, no hubo registros de esta familia para la temporada de nortes. Por otra parte, el valor máximo registrado para este taxa fue de $68 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima* en el sitio Arbolillo en el mes de abril (2004), y un promedio por sitio de $2 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*.

7.2.2. Riqueza taxonómica

En términos de riqueza taxonómica total, el sitio Río Blanco registró el valor más alto con 39 taxa, seguido por los sitios Arbolillo y Camaronera 2 (37 taxa), Buen País y Camaronera 3 (35 taxa), mientras que el valor total mas bajo lo registró el sitio Aneas con 28 taxa. Los valores promedio de riqueza por sitio (Fig. 16) muestran que la variación espacial de este parámetro osciló entre 9 (Aneas) y 14 taxa (Camaronera 2); el valor máximo se registró en el sitio Río Blanco con 25 taxa, mientras que los valores mínimos registrados fueron en los sitios Río Blanco y Aneas, con 2 taxa cada uno.

La variación de este parámetro fue mayor en los sitios de la porción sur de la laguna, desde Río Blanco hasta Arbolillo (Fig.12), mientras que para los sitios de la porción norte (desde Buen País hasta Camaronera 2) la oscilación en los valores de riqueza fue menor. No se encontraron diferencias significativas en los valores de riqueza taxonómica por sitio (Kruskal-Wallis $p = 0.186146$).

En términos temporales, la variación en la riqueza taxonómica mostró que en temporada de secas se registró el mayor promedio, con 13.7 (Fig. 13); mientras que en la temporada de nortes se registró el valor más bajo con 10.6, además de registrarse un valor máximo de 16 taxa, mientras que para secas y lluvias fue registrado un máximo de 25 y 22 taxa, respectivamente.

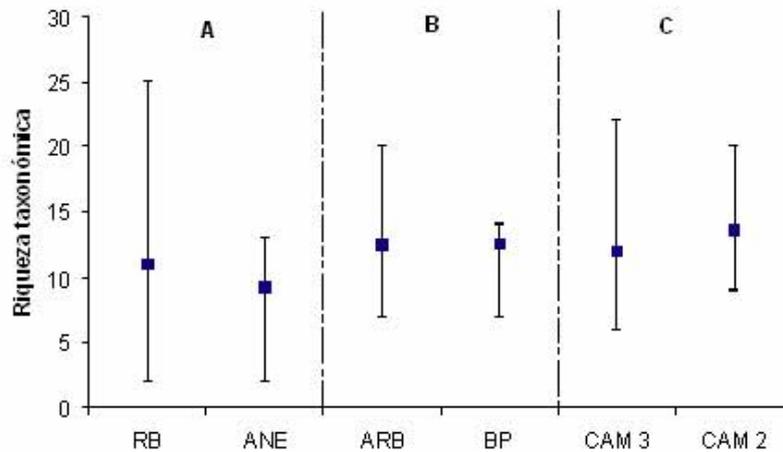


Fig. 12. Valores máximos, mínimos y promedio de riqueza taxonómica por sitio. A, Alvarado; B, Buen País y C, Camaronera.

La prueba de ANOVA demostró que existieron diferencias significativas entre los valores de riqueza para las temporadas climáticas ($p = 0.041594$); y para determinar entre cuales temporadas se registraron estas diferencias se realizó una prueba de comparación múltiple donde la diferencia significativa de este parámetro se detecto entre las temporadas de Secas y Nortes (Bonferroni $z = 2.3940 < 2.472343$).

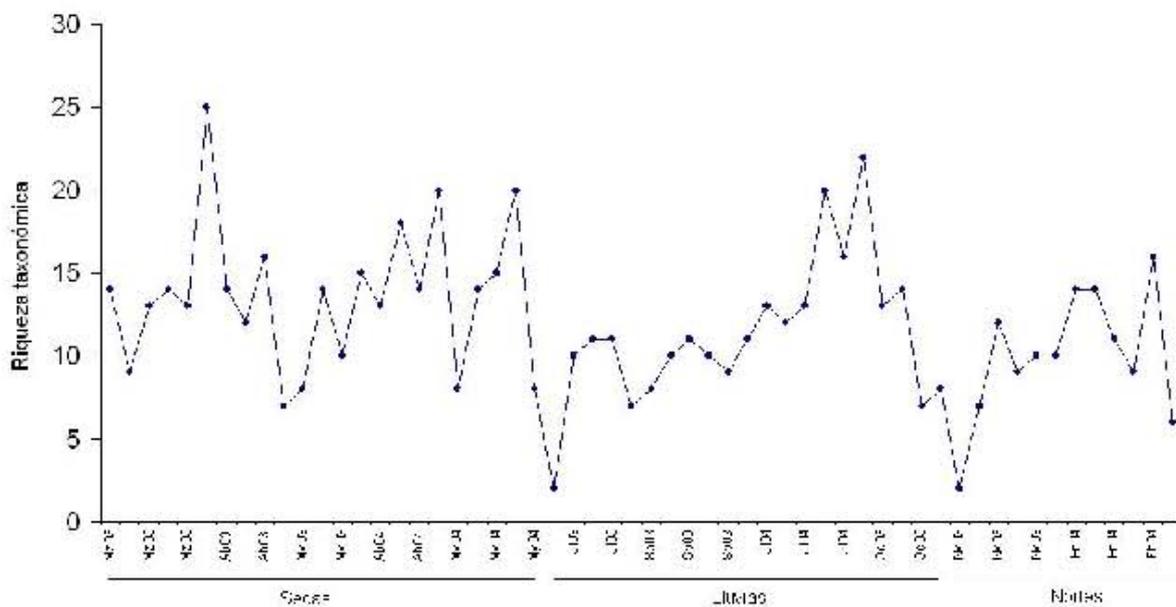


Fig. 13. Variación temporal (mensual) de la riqueza taxonómica durante el periodo de estudio.

7.2.3. Diversidad

La variación espacial de los valores de diversidad de Shannon demostró que en los sitios correspondientes a la laguna de Buen País se registró el promedio más alto con $1.72 \text{ nits} \cdot \text{org}^{-1}$, seguido por los sitios de la laguna de Alvarado con $1.52 \text{ nits} \cdot \text{org}^{-1}$ y finalmente, los sitios de la laguna Camaronera con $1.47 \text{ nits} \cdot \text{org}^{-1}$ (Fig. 14); sin embargo, la variación más baja se registró en esta última laguna, con una oscilación entre 0.65 y $2.2 \text{ nits} \cdot \text{org}^{-1}$, mientras que la variación más alta se registró en la laguna de Alvarado, con valores desde 0.69 hasta $2.51 \text{ nits} \cdot \text{org}^{-1}$. Esta variación puede estar explicada por la oscilación en la riqueza registrada en los sitios Río Blanco y Aneas. En el sitio Río Blanco durante abril (2003) se registró un total de 25 taxa, mientras que este mismo sitio durante julio del mismo año y el sitio Aneas (noviembre 2003), se registraron únicamente dos taxa.

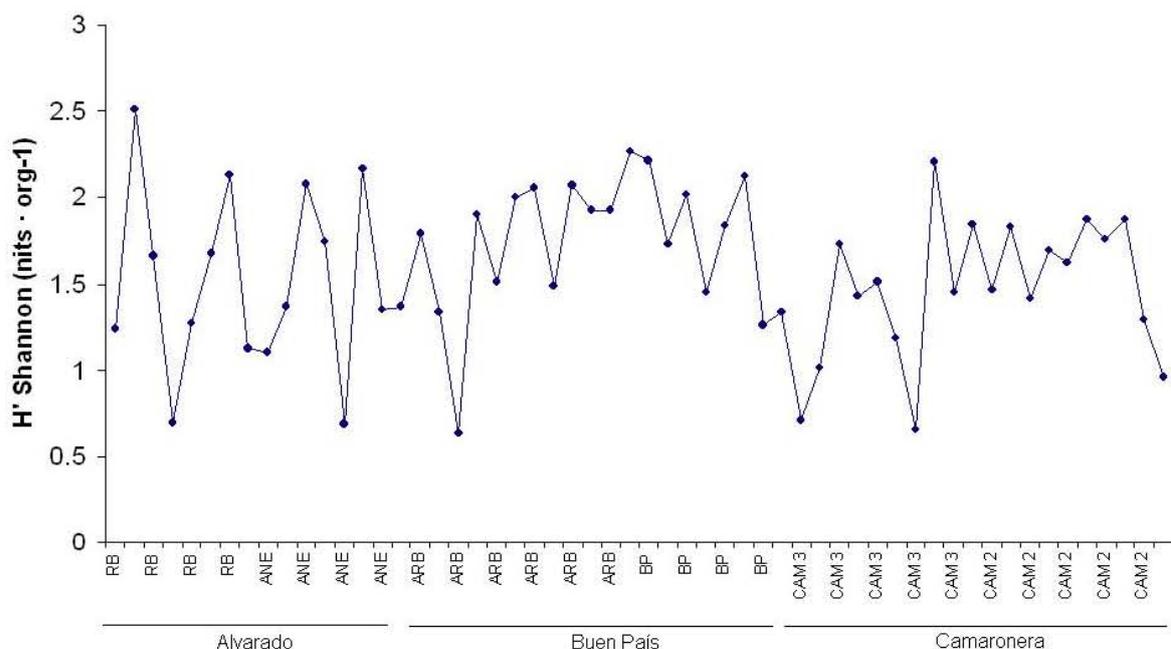


Fig. 14. Variación espacial de los valores de diversidad de Shannon ($\text{nits} \cdot \text{org}^{-1}$) durante el periodo de estudio.

Para el caso de la laguna de Buen País, el registro mas bajo de diversidad, con $0.635 \text{ nits} \cdot \text{org}^{-1}$, se presentó en el sitio Arbolillo (julio 2003), donde se registraron 11 taxa; sin embargo, la densidad de los ostracodos fue mayor ($2262 \text{ ind} \cdot 100\text{g}^{-1}$ de *R. maritima*) con respecto a la densidad del resto de los taxa encontrados. Por otra parte, el valor de diversidad más bajo se registró en la laguna Camaronera ($0.655 \text{ nits} \cdot \text{org}^{-1}$), particularmente en el sitio

Camaronera 3 durante el mes de febrero (2004); en este caso, el valor se explicó por los valores de densidad del anfípodo *G. mucronatus* (5851 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*), caso similar al siguiente valor más bajo de diversidad registrado en este sitio (0.7 nits • org⁻¹) durante el mes de marzo (2003), donde se registró el valor más alto de densidad del tanaidaceo *L. savignyi*, con 14323 ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*. A pesar de lo anterior, no se encontraron diferencias significativas en los valores de diversidad por laguna durante el periodo de estudio (ANOVA $p = 0.170437$).

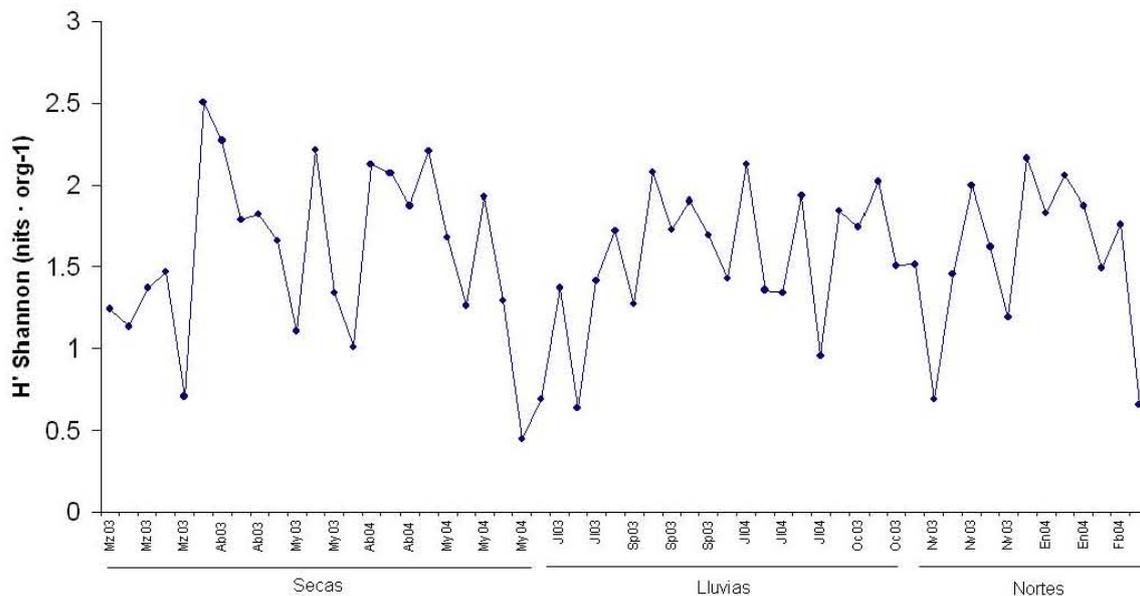


Fig. 15. Variación mensual de los valores de diversidad de Shannon (nits · org⁻¹) durante el periodo de estudio.

En términos temporales la variación de los valores de diversidad demostró que en la temporada de nortes se registró el valor mayor con 1.59 nits • org⁻¹, mientras que el valor mas bajo se registró en la temporada de lluvias con 1.49 nits • org⁻¹ (Fig. 15). Por otra parte, la mayor variación de este parámetro se presentó durante la temporada de secas, con una oscilación de los valores de diversidad desde 0.44 hasta 2.51 nits • org⁻¹, valores que corresponden al mínimo y máximo registrado para el periodo de estudio; mientras tanto, en la temporada de lluvias, se registró el menor valor promedio y también el menor rango de variación de este parámetro. A pesar de lo anterior no se encontraron diferencias significativas en los valores de diversidad entre las temporadas climáticas (ANOVA $p = 0.804425$).

7.2.4. Biomasa de *R. marítima*

La variación espacial mas alta en términos de biomasa de de *R. marítima* durante el periodo de estudio (Fig. 16) se registró en el sitio Río Blanco obtuvo el mayor número de registros nulos de pasto sumergido, no obstante; este sitio fue el que registró el valor promedio más alto durante el periodo de estudio con 36.56 g, seguido por el sitio Camaronera 3 con 36.34 g. misma laguna registró el valor promedio más alto (26.09 g). Por otra parte, los sitios Camaronera 2 y Buen País fueron los que registraron el valor de frecuencia más alto (91.6 %), sin embargo, representaron los sitios con los valores promedio de biomasa mas bajos con 15.07 y 16.25 g, respectivamente. El valor de frecuencia mas bajo fue registrado en la laguna de Buen País (96%); sin embargo, fue la laguna que registró el valor promedio más bajo con 21.19 g. A pesar de lo anterior, no se encontraron diferencias significativas entre los valores de biomasa de *R. marítima* por sitio, durate el periodo de estudio (Kruskal-Wallis $p = 0.120853$).

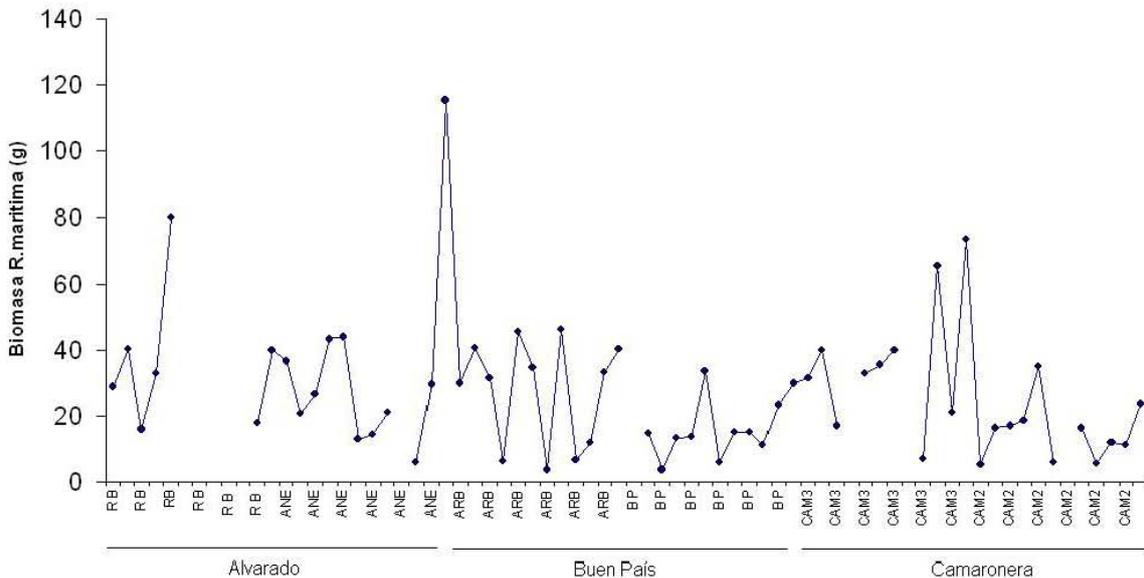


Fig. 16. Biomasa de *R. marítima* por unidad de área muestreada por sitio durante el periodo de estudio, (n= 12 para cada sitio).

El esquema de variación temporal de la biomasa cosechada de *R. marítima* durante el periodo de estudio (Fig. 17), demostró que durante la temporada de lluvias se registraron los valores más altos de biomasa, particularmente durante el mes de julio (2004) con 115.3 g y durante septiembre (2003) con 80.1 g.

Como contraparte, el mayor número de registros nulos de biomasa de *R. marítima* se presentaron durante los meses correspondientes a la temporada de nortes, lo cual se vio reflejado en un promedio de 13.3 g durante estos meses. Los valores por mes en cuanto a la biomasa de *R. marítima* por unidad de área muestreada mostraron diferencias significativas (Kruskal-Wallis $p=0.007537$).

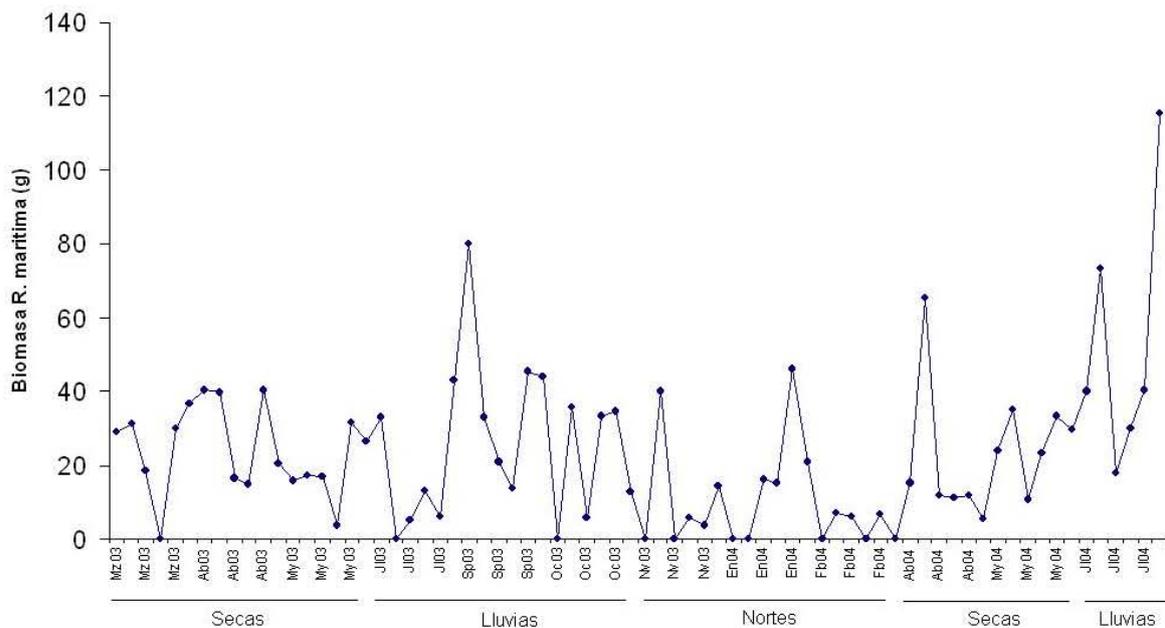


Fig. 17. Valores mensuales de la biomasa de *R. marítima* por unidad de área muestreada durante el periodo de estudio (n= 30 para secas, n= 18 para lluvias y n= 24 para nortes).

7.2.5. Relación biomasa de *R. marítima* y densidad de invertebrados

Las pruebas de regresión lineal y correlación para determinar la relación entre la biomasa cosechada de *R. marítima*, y los individuos registrados, se realizó para cuatro categorías de organismos: a) densidad total de invertebrados, b) peracáridos, c) moluscos y d) especies dominantes (Fig. 18).

Los resultados de la prueba de regresión lineal y correlación demostraron que para las cuatro categorías de organismos considerados la variación en la densidad registrada es independiente de manera significativa de la biomasa cosechada de *R. marítima* (Tabla 3), por lo que no fue posible establecer una relación directa entre el aumento de la biomasa con un aumento en la densidad de los categorías consideradas. Este resultado estuvo apoyado en la variación

entre el número de organismos extraídos a partir de una cantidad específica de biomasa de *R. maritima*; por ejemplo, en el sitio Camaronera 3 durante el mes de marzo 2003 la biomasa cosechada fue de 34.7 g (peso seco), y la densidad total obtenida fue de 17112 organismos, mientras que en esta misma estación durante el mes de abril 2004, la biomasa fue similar (32.2 g peso seco) pero la densidad total fue de tan sólo 312 organismos.

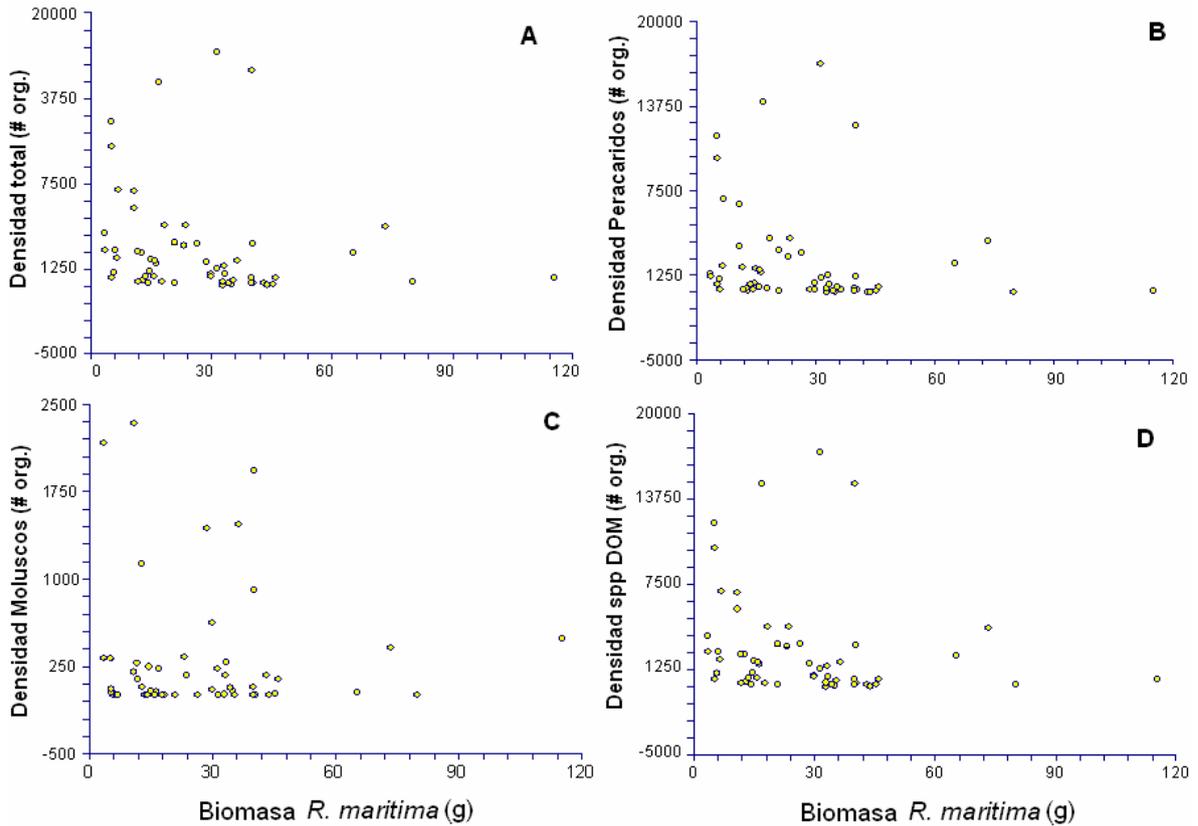


Fig. 18. Regresión lineal entre la biomasa de *R. maritima* cosechada y (A) Densidad total de invertebrados, (B) Densidad de peracáridos, (C) Densidad de moluscos y (D) Densidad de las especies dominantes.

Tabla 3. Coeficiente de determinación (R^2), correlación de Pearson (r) y valor de significancia (p) de la relación entre la biomasa cosechada de *R. maritima* y cuatro categorías de invertebrados.

Categoría de organismos	R^2	r	Valor de p
Densidad total de Invertebrados	0.0315	-0.1775	4.2273
Densidad total de Peracáridos	0.0282	-0.1679	3.7061
Densidad total de Moluscos	0.0006	-0.0246	2.5433
Densidad total de especies Dominantes	0.0340	-0.1843	4.2692

7.3. Relaciones especies-ambiente

Para determinar las relaciones especies-ambiente entre las variables ambientales registradas y la abundancia de las especies asociadas a *R. maritima* durante el periodo de estudio, se seleccionaron solamente las especies dominantes obtenidas a partir de la prueba de asociación de densidad / frecuencia (Fig. 11). Por otra parte, el análisis se realizó de manera independiente para la temporada de secas y para las temporadas de lluvias y nortes que, de acuerdo al NMDS, fueron las dos condiciones hidrológicas que se presentaron en el SLA durante el periodo de estudio. En ambos casos, el primer paso consistió en seleccionar las variables ambientales que explicaron en mayor proporción la dispersión de las especies sobre los ejes de ordenación del CCA.

7.3.1. CCA temporada de secas

A partir de la prueba de selección previa de variables ambientales mediante el modelo de permutación restringido para llevar a cabo el CCA, se determinó que de las 9 variables ambientales registradas solo se emplearan seis. El criterio de selección fue el valor de inflación obtenido para cada una de las variables (Tabla 4), donde el oxígeno, la profundidad y la transparencia fueron las variables con los factores más altos.

Tabla 4. Valores de los factores de inflación de la prueba de selección de variables para el CCA para la temporada de secas.

N	Variable	Media (ponderada)	Desv. Estándar	Factor de inflación
1	Temp	29.3668	1.1840	1.9785
2	Sal	12.6274	2.4449	6.3673
3	Turb	10.0935	6.7456	3.9172
4	Oxi	7.7880	2.6528	8.1799*
5	pH	8.1208	0.5533	2.8308
6	Prof	84.4489	49.3623	6.3975*
7	Trans	71.5768	18.8162	9.2616*
8	Biom	22.8697	13.6083	2.4288
9	MO	1.4513	0.4806	2.1248

* Variables que se eliminan del análisis.

La prueba de significancia mediante la prueba de permutaciones de Montecarlo para cada una de las variables ambientales seleccionadas (Tabla 5), mostró que las variables ambientales que contribuyen de manera significativa al análisis especies-ambiente para la temporada de secas fueron la salinidad y la materia orgánica.

Tabla 5. Valores de significancia de las variables ambientales seleccionadas a la relación especies-ambiente en la temporada de secas.

Variable	lambdaA	Valor de p	Valor de F
Sal	0.21	0.046*	2.42
MO	0.18	0.042*	2.24
Prof	0.14	0.110	1.80
Biom	0.11	0.186	1.46
Turb	0.12	0.150	1.51
Temp	0.08	0.312	1.09

* Variables que contribuyeron de manera significativa.

Para el eje 1 del CCA de la temporada de secas, la combinación de variables ambientales registradas que explicó la dispersión de las especies fueron la biomasa cosechada de *R. maritima* y la materia orgánica del sedimento, mientras que para el eje 2 fueron la salinidad y la materia orgánica (Tabla 6).

Tabla 6. Valores de R^2 entre los valores de las especies y cada eje de ordenación del CCA y valores de los scores de las variables ambientales con respecto a cada eje para la temporada de secas.

N	Variable	eje 1	eje 2	eje 3	Eje 4
	R^2 (SPEC,ENV)	0.798	0.785	0.729	0.712
1	Temp	-0.3892	0.0669	0.2113	-0.1168
2	Sal	-0.2869	0.6618*	0.0355	-0.2203
3	Turb	0.2941	0.4808	-0.0060	0.3564
4	pH	-0.3526	0.4216	-0.3792	-0.1392
5	Biom	0.3506*	0.2176	-0.0436	-0.1701
6	MO	-0.5346*	0.0520*	0.3821	0.3032

La varianza total explicada por los primeros tres ejes de ordenación de la relación especies-ambiente sumó un 79%, y la suma de los valores propios de los ejes arrojó un valor de inercia total de 2.018 (Tabla 7). Este valor de inercia, que representa la cantidad total de variación explicada por el análisis de CCA,

permite considerar al diagrama como una representación interpretable en términos ecológicos y estadísticos. A su vez, la relación entre los invertebrados y las variables ambientales fue diferente de la aleatoriedad de manera significativa para los cuatro ejes del CCA (Monte Carlo $p = 0.006$).

Tabla 7. Sumario del CCA para la temporada de secas mostrando los valores de correlación y los porcentajes de varianza acumulada de los primeros cuatro ejes de ordenación.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Valores propios	0.346	0.196	0.117	0.102	2.018
Correlaciones especies-ambiente	0.798	0.785	0.729	0.712	
Porcentaje de varianza acumulada de:					
los datos de las especies	17.1	26.8	32.6	37.7	
las relaciones especies-ambiente	41.4	64.8	78.8	91.0	
Suma de todos los valores Propios					2.018
Suma de todos los coeficiente canónicos					0.836

Durante la temporada de secas las variables ambientales que determinaron el gradiente ambiental fueron la biomasa de *R. maritima*, el contenido de materia orgánica en el sedimento y la salinidad, lo cual ofrece un esquema diferente a lo obtenido para la temporada de nortes. Además, la relación entre variables también se registraron algunas diferencias; por ejemplo, para la temporada de secas, los valores la temperatura fueron opuestos a los de la turbidez y la biomasa (Fig. 19) mientras que la relación entre la salinidad y la turbidez fue mayor con respecto a la temporada de nortes, ya que mostraron una relación opuesta. La variable ambiental con la menor influencia general sobre la densidad de las especies para la temporada de secas fue la temperatura, lo cual puede apreciarse por la longitud del vector que representó este parámetro ambiental.

En términos de la relación especies-ambiente, para la temporada de secas, las densidades de Gammaridae 2, *P. pugio*, *G. mucronatus*, *H. rapax*, *C. benthophilus* y *B. exustus* estuvieron determinadas principalmente por los valores de turbidez y biomasa de *R. maritima* (Fig. 19). Por otra parte, el grupo de especies formado por *N. virginea*, *N. reclivata*, *M. acanthurus*, *C. ovalis*, *A. louisianum*, *G. bonnieroides* y *D. holthuisi* se relacionó de manera positiva con

un conjunto de variables principalmente, la temperatura, la salinidad y el contenido de materia orgánica del sedimento. En este grupo de especies, la relación mas clara es la registrada entre el tanaidaceo *D. holthuisi* y la temperatura. El resto de las especies mostraron una posición dentro del gradiente ambiental registrado que no permite distinguir una relación directa entre éstas y alguna de las variables ambientales, no obstante, el vector de la salinidad permite ubicar a taxa como *P. caroliniana*, Pilargidae, Ostracoda, *H. azteca*, *H totteni*, *Actinolaimus* sp. y *Munna* sp. como organismos que registraron sus densidades más altas en sitios con condiciones de salinidad baja. Esta relación es similar a la densidad de las larvas de díptero (Chironomidae), los poliquetos de la familia Nereidae y el molusco *R. cuneata*, que registraron sus densidades mas altas en sitios con valores bajos de turbidez.

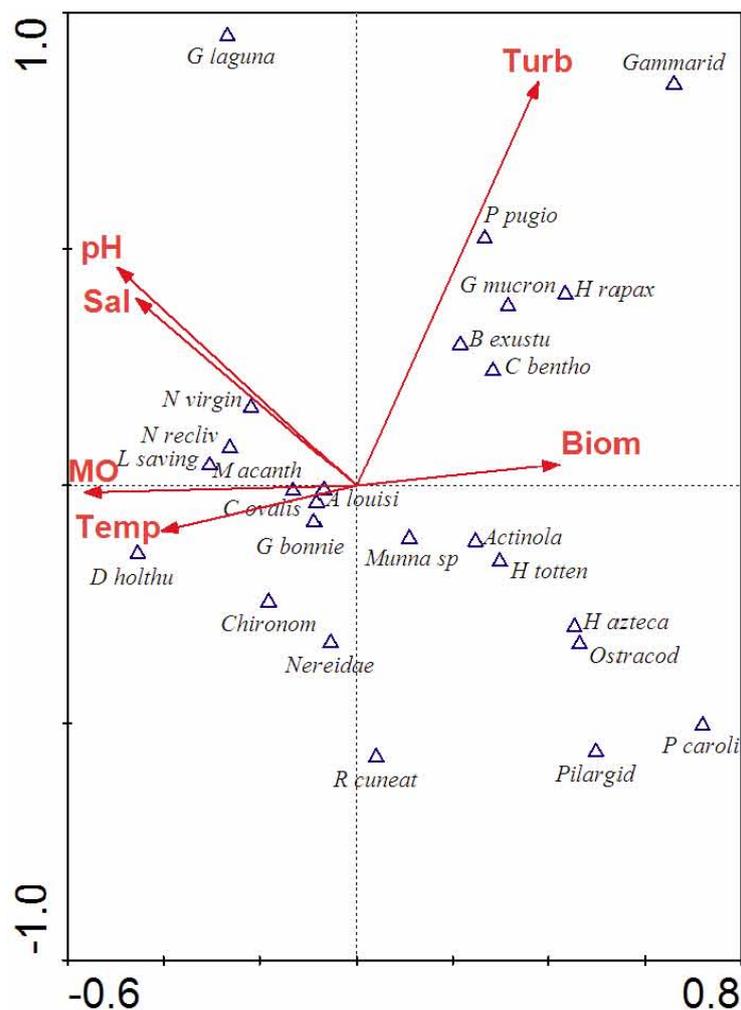


Fig. 19. Diagrama de CCA (temporada de secas) de los taxa dominantes y las variables ambientales seleccionadas mediante el modelo de selección previa.

7.3.2. CCA temporadas de lluvias y nortes

Mediante la prueba de selección previa de variables ambientales con un modelo de permutación restringido para llevar a cabo el CCA se determinó que de las 9 variables ambientales registradas sólo se emplearan seis. El criterio de selección fue el valor de inflación obtenido para cada una de las variables (Tabla 8) donde el oxígeno el pH y la transparencia, fueron las variables con los factores más altos.

Tabla 8. Valores de los factores de inflación de la prueba de selección de variables para el CCA para la temporadas de lluvias y nortes.

N	Variable	Media (ponderada)	Desv. Estándar	Factor de inflación
1	Temp	28.9523	4.1876	2.6443
2	Sal	7.1483	5.016	4.7926
3	Turb	15.2409	14.6316	4.8364
4	Oxi	9.9308	4.1249	8.0963
5	pH	8.8878	0.637	9.0488
6	Prof	72.4531	26.7716	4.8023
7	Trans	46.7785	16.6196	6.1244
8	Biom	20.4786	21.8451	2.0852
9	MO	1.3886	0.3522	1.4786

* Variables que se eliminan del análisis.

La prueba de significancia mediante la prueba de permutaciones de Monte Carlo para cada una de las variables ambientales seleccionadas (Tabla 9), demostró que las variables ambientales que contribuyeron de manera significativa al análisis especies-ambiente fueron la salinidad, el contenido de materia orgánica del sedimento y la turbidez.

Tabla 9. Valores de significancia de las variables ambientales seleccionadas a la relación especies-ambiente de las temporadas de lluvias y nortes.

Variable	lambdaA	Valor de p	Valor de F
Sal	0.60	0.002*	4.25
MO	0.34	0.034*	2.68
Prof	0.22	0.070	1.87
Biom	0.20	0.078	1.80
Turb	0.24	0.014*	2.41
Temp	0.14	0.204	1.50

* Variables que contribuyeron de manera significativa.

De acuerdo a los valores de los scores de cada variable ambiental con respecto a los dos primeros ejes de ordenación (Tabla 10), se estableció que el primer eje se definió por la turbidez y la salinidad, mientras que el segundo eje del CCA estuvo definido por la temperatura y también por la turbidez. En otros términos, las variables que determinan cada eje representaron la mejor combinación de variables que explican la dispersión de las especies a lo largo del gradiente ambiental registrado durante la temporada de nortes.

Tabla 10. Valores de R^2 entre los valores de las especies y cada eje de ordenación del CCA y valores de los scores de las variables ambientales con respecto a cada eje para la temporadas de lluvias y nortes.

N	Variable	eje 1	Eje 2	eje 3	eje 4
	R^2 (SPEC,ENV)	0.9072	0.9087	0.5822	0.6271
1	Temp	0.1224	0.6336*	-0.1329	-0.2629
2	Sal	-0.7357*	-0.2151	-0.083	-0.204
3	Turb	0.6319*	-0.2516*	-0.0303	0.2013
4	Prof	0.3605	0.606	-0.0652	0.3615
5	Biom	0.0952	0.4988	0.3475	0.0047
6	MO	-0.3783	-0.1978	-0.0128	0.4904

* Variables que determinan en mayor proporción cada eje.

La varianza total explicada por los tres primeros ejes de ordenación de la relación especies-ambiente sumó 86%, y la suma de los valores propios de los ejes arrojó un valor de inercia total de 3.468 (Tabla 11). Este valor de inercia, el cual representa la cantidad total de variación explicada por el análisis de CCA, permitió considerar el diagrama como una representación interpretable en términos ecológicos y estadísticos. A su vez, la relación entre los invertebrados y las variables ambientales fue diferente de la aleatoriedad de manera significativa para el primer eje de CCA (Monte Carlo $p = 0.006$), así como para los cuatro ejes en conjunto (Monte Carlo $p = 0.002$).

La relación especies-ambiente durante la temporada de nortes puede apreciarse en el diagrama de ordenación de CCA (Fig. 20) y al mismo tiempo, es posible identificar las variables ambientales que explicaron en mayor proporción, la densidad de determinadas especies. En este sentido sobresale

la relación positiva entre la turbidez y un grupo de especies, principalmente compuesto por los taxa Chironomidae, *Actynolaimus* sp., los moluscos *N. reclivata* y *R. cuneata*, así como el peracáridos *D. holthuisi*.

Tabla 11. Sumario del CCA para las temporadas de lluvias y nortes mostrando los valores de correlación y los porcentajes de varianza acumulada de los primeros 4 ejes de ordenación.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Valores propios	0.535	0.387	0.167	0.1	3.468
Correlaciones especies-ambiente	0.907	0.909	0.582	0.627	
Porcentaje de varianza acumulada de:					
los datos de las especies	15.4	26.6	31.4	34.3	
las relaciones especies-ambiente	42.4	73	86.2	94.1	
Suma de todos los valores Propios					3.468
Suman de todos los coeficiente canónicos					1.264

En estas temporadas climáticas las variaciones de la densidad de especies como los peracáridos *G. mucronatus* y *C. benthophilus* estuvo principalmente relacionada con el contenido de materia orgánica del sedimento mientras que *N. virginea* y en menor proporción *H. azteca* presentaron una alta correlación con la profundidad. Esta última variable ambiental, estuvo relacionada positivamente con la temperatura y a su vez con la biomasa cosechada, y con respecto a estas dos últimas, entre las especies con una correlación positiva destacan *B. exustus*, *M. acanthurus* y en menor proporción *L. savignyi*.

Para estas temporadas climáticas, el gradiente ambiental formado mediante el CCA estuvo determinado principalmente por la salinidad, la temperatura y la turbidez (vectores de mayor longitud en el diagrama). A este respecto se registró una relación positiva entre sitios con alta salinidad y los sitios con los valores más elevados de materia orgánica en el sedimento, los cuales a su vez tuvieron una relación negativa con los sitios con valores altos de profundidad, temperatura y biomasa cosechada elevada. Este último aspecto es contrario a lo registrado para la temporada de secas, donde existió una relación positiva entre los sitios con valores altos de temperatura y sitios con valores elevados de temperatura. Para las temporadas de lluvias y secas, el contenido de materia orgánica del sedimento fue la variable con menor influencia sobre los

valores de densidad de las especies, lo cual esta representado en el diagrama de CCA por la longitud del vector (Fig. 20).

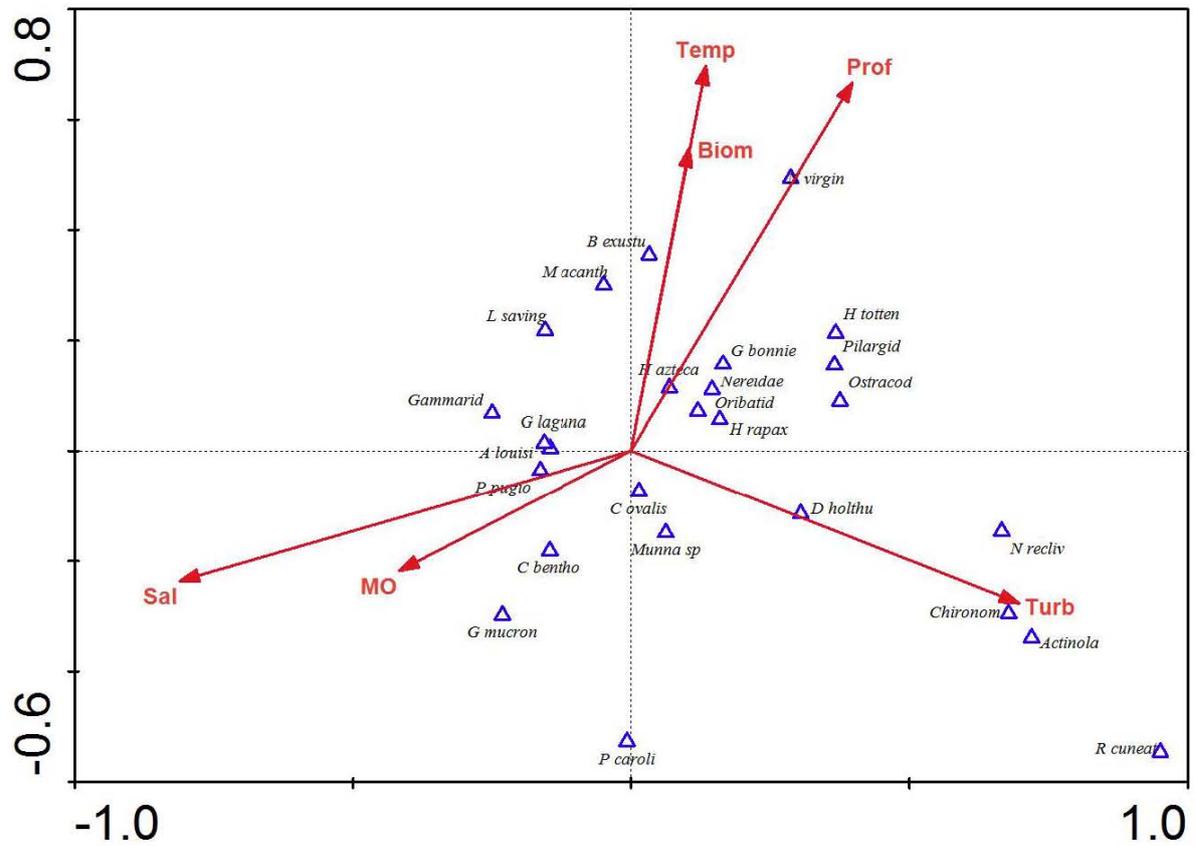


Fig. 20. Diagrama de CCA (temporadas de lluvias y nortes) de los taxa dominantes y las variables ambientales seleccionadas mediante el modelo de selección previa.

8. DISCUSIÓN

El estudio de zonas acuáticas con vegetación sumergida ha sido objeto de diversos estudios desde hace algunas décadas, en los cuales se han resaltado diferentes aspectos de importancia ecológica de estos sistemas. En particular, las praderas de vegetación sumergida proveen un sistema de alta complejidad estructural alrededor de los sedimentos (Van Houte-Howes *et al.*, 2004) lo que produce un aumento del número de organismos, así como una diversidad más alta con respecto a zonas aledañas sin vegetación (Boström y Bonsdorff, 1997). Sin embargo, en nuestro país, muchos tipos de sistemas costeros, entre éstos, las praderas de vegetación sumergida, están siendo degradadas y destruidas por falta del reconocimiento ecológico que poseen (Contreras-Espinosa y Warner, 2004). Evidencia de este fenómeno, es la escasez de investigaciones relacionadas a la estructura y funcionamiento de este tipo de ecosistemas en las zonas costeras mexicanas. Entre los trabajos que sirven como punto de referencia para esta investigación, se encuentran aquellos llevados a cabo por Winfield (1999) y García-Montes (1989), ambos en el SLA.

De los 56 taxa de invertebrados asociados a *R. maritima*, el grupo mejor representado fue el de los peracáridos con 16 taxa. De manera similar, García-Montes (1989) registró en zonas con pastos y sin pastos marinos un total de 41 taxa, de los cuales 16 taxa fueron peracáridos; mientras que Winfield (1999) reportó 11 especies de este grupo de crustáceos asociadas a *R. maritima*. En este grupo, García-Montes (1989) reportó a *D. holthuisi* y *Teleotanaia gerlachi* (Lang, 1956) (Tanaidacea) como las especies dominantes; en este sentido Winfield (1999) reportó a *C. ovalis*, *G. mucronatus*, *A. louisianum* y *D. holthuisi*. Estos resultados contrastan con los registros del presente estudio en tres especies principalmente; por una parte, no se registró al tanaidáceo *T. gerlachi* durante el periodo de estudio; con respecto a *D. holthuisi*, ambos autores señalaron a esta especie con alta dominancia, mientras que en este estudio la dominancia de esta especie fue menor; por último, los trabajos previos no reportan al isópodo *Munna* sp., el cual fue una especie con alta dominancia. Del resto de los grupos reportados por García-Montes (1989) sobresalen las diferencias en cuanto al número de moluscos registrados (14 taxa en éste

estudio, 6 taxa por García-Montes) y en el número de crustáceos no peracáridos (7 taxa en este estudio, 17 taxa por García-Montes).

Las diferencias entre los estudios previos y el presente pueden estar explicadas por tres factores principales: a) los taxa considerados (Winfield, 1999 sólo consideró en su estudio al grupo de los peracáridos); b) la ubicación de zonas de muestreo, García-Montes (1989) seleccionó zonas de muestreo en áreas con y sin vegetación sumergida; y c) procedimientos de muestreo, los dispositivos para la toma de muestras y la abertura de malla utilizada para separar a los organismos fue diferente (García-Montes y Winfield, 600 μm ; esta investigación, 250 μm). Con relación a este último factor, algunas comparaciones pueden ser difíciles de realizar debido a diferencias en los invertebrados seleccionados por distintos procedimientos de muestreo (Blanchet *et al.*, 2004; Van Houte-Howes *et al.*, 2004; Heck Jr. *et al.*, 1995). Sin embargo, en el esquema general pueden establecerse similitudes y diferencias con base en los registros puntuales de una misma zona de estudio.

Por otra parte, los cambios en la estructura de los ensamblajes de invertebrados y macrocrustáceos estuarinos pueden ser explicados por variaciones de pequeña y gran escala, tales como cambios estacionales en las variables fisicoquímicas locales ó historias de vida y migraciones regionales (Akin *et al.*, 2003), así como a reemplazos de especies por procesos de introducción natural o inducida como en el caso de la desaparición de *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758), una almeja local de la bahía de Arcachon, que ha sido sustituida por la especie introducida *Ruditapes philippinarum* (Adams y Reeve, 1850) en los últimos 20 años (Blanchet *et al.*, 2004).

En este sentido, el isópodo *Munna* sp. muestra tolerancia a las variaciones hidrológicas en el SLA, principalmente a la fluctuación temporal y espacial de la salinidad. En la actualidad, los valores de frecuencia y densidad de esta especie son muy elevados (densidad total = 13440 ind \bullet 100g⁻¹ *R. maritima*). Esta especie también ha sido reportada como componente dominante del ensamble de invertebrados asociados a la raíz de lirio acuático *E. crassipes* en

el SLA (Rocha-Ramírez *et al.*, 2006) y en una serie de visitas prospectivas en la cuenca alta del Río Papaloapan (localidad Tlalixcoyan 18° 36.37060´ N, 95° 38.5767´), llevadas a cabo durante la realización de esta investigación, este isópodo fue encontrado asociado a vegetación sumergida y flotante, lo que evidencia el origen dulceacuícola de esta especie. Mientras tanto, otras especies de peracáridos como *Leptocheirus rhizophorae* Ortiz y Lalana, 1980, *Hastorius* sp. y *Metopella nasuta* (Boeck, 1861), reportados como fauna asociada a praderas de vegetación sumergida en el SLA no fueron registradas en este estudio. Lo anterior puede reforzar un posible reemplazo de especies en las praderas de vegetación sumergida del sistema lagunar.

En los sistemas estuarinos, la presencia de vegetación sumergida es el factor más importante para determinar modelos de distribución espacial de macrofauna béntica (Albertoni *et al.*, 2001) ya que, incluso, en comparaciones entre diferentes hábitat de estos sistemas se ha registrado que aquellos con vegetación sumergida soportan un mayor número de organismos y una mayor riqueza taxonómica; a pesar de lo anterior, no se puede establecer que esta condición se cumpla en todos los casos ya que los hábitat estuarinos pueden diferir regionalmente de acuerdo al régimen de mareas y vegetación, haciendo difícil una conclusión generalizada sobre qué tipo de hábitat soporta una mayor abundancia y riqueza de especies de invertebrados (Bloomfield y Gillanders, 2005). Sin embargo ha sido posible reconocer diferentes parámetros en las praderas de vegetación sumergida que pueden explicar la dinámica de los invertebrados que se encuentran, los cuales pueden agruparse en tres categorías principales: a) aspectos relacionados a la arquitectura de la vegetación, b) procesos ecológicos de los organismos y c) variación espacial y temporal de parámetros fisicoquímicos.

La complejidad estructural de las praderas de vegetación sumergida fueron medidas en términos de biomasa, ya que un incremento de este parámetro en el área muestreada, implica una mayor densidad foliar. Boström y Bonsdorff (1997) registraron que en praderas de *Z. marina* tanto la abundancia como la riqueza de especies fue mayor con relación a registros de zonas adyacentes de sedimentos descubiertos, determinando que la mayor abundancia de la

macrofauna puede estar relacionada con mayor biomasa y un aumento en la complejidad del hábitat.

Durante el periodo de estudio, los sitios de la laguna de Alvarado registraron el valor promedio más alto de biomasa, así como la mayor variación de este parámetro. En particular, el sitio Río Blanco mostró variaciones marcadas de biomasa con una oscilación entre 0 y 80 g peso seco; a pesar de lo anterior sólo se registraron diferencias significativas en los valores de biomasa por sitio para la temporada se secas. Sin embargo, la variación más alta en los valores de riqueza taxonómica y la segunda variación mas importante en los valores de diversidad se registraron en los sitios de la laguna de Alvarado, lo que indica que puede haber otros factores que expliquen la variación de la riqueza y la diversidad en las praderas de vegetación sumergida y no necesariamente, la variación espacial de la biomasa.

En este sentido, Heck Jr. *et al.* (1995) compararon entre distintos hábitat, incluyendo zonas con *Z. marina* y *R. maritima*, y encontraron que las praderas de *R. maritima* soportaron un número muy bajo de macroinvertebrados en comparación con el resto de los hábitat estudiados; mientras que Van Houte-Howes *et al.* (2004) encontraron que conforme las raíces de la vegetación sumergida consolidan el sedimento y se incrementa la biomasa, se registran abundancias mas bajas de macroinvertebrados. Los resultados de las pruebas de regresión y correlación entre la biomasa cosechada de *R. maritima* y la densidad de diferentes grupos de organismos (densidad total de todas las especies, de peracáridos, de moluscos y de las especies dominantes) en este estudio, mostraron que existe una independencia entre el número de organismos registrados y la cantidad de biomasa. Este fenómeno puede ser explicado por un aumento en el número de rizomas y en la complejidad de la pradera de vegetación sumergida, lo cual puede inhibir los procesos de excavación y crecimiento de juveniles recientemente asentados (Van Houte-Howes *et al.*, 2004); a su vez, el incremento de la biomasa de *R. maritima* promueve un incremento en la cantidad de detritus orgánico, lo cual produce condiciones anóxicas y, consecuentemente, se previene la acumulación de números elevados de organismos (Heck Jr. *et al.*, 1995).

Los resultados de esta investigación concuerdan con lo reportado por Bologna y Heck Jr. *et al.* (2002), quienes registraron los valores mas bajos de densidad de invertebrados en zonas donde la biomasa y la complejidad estructural de la vegetación sumergida (*T. testudinum*) fueron mayores. Virnstein *et al.* (1984) sugirieron que la falta de una relación positiva entre la biomasa de vegetación sumergida y la fauna asociada puede indicar una situación compleja, que implica procesos de depredación y búsqueda de refugio, así como la selección de bordes en las praderas; esta situación se cumple para grupos como los peracáridos, lo cual es similar a lo encontrado en el presente estudio para este grupo ya que no se registró una relación entre el aumento en la biomasa de *R. maritima* y la densidad de los peracáridos.

Diversos estudios comparan la relación entre la densidad, biomasa y riqueza de especies de invertebrados entre diferentes sustratos de vegetación sumergida, entre los cuales, Douglas y Connor (2003) determinaron que los macroinvertebrados fueron insensibles a las diferencias entre tres especies de macrofitas, particularmente en el hábitat epifítico. En este sentido, en el presente estudio, no se encontró una relación entre la biomasa de *R. maritima* y la densidad de organismos registrada. Sin embargo, la vegetación sumergida del SLA esta dominada por esta especie, lo que descarta la posibilidad de una comparación entre diferentes tipos de vegetación sumergida.

Las variaciones en la riqueza taxonómica y de la biomasa de *R. maritima* durante el periodo de estudio mostraron diferencias significativas entre las temporadas de secas y las temporadas de lluvias y nortes. En ambos casos, los valores mas bajos se registraron durante la temporada de nortes; esta evidencia sugiere que la presencia del pasto sumergido es dependiente de las variaciones fisicoquímicas temporales en la zona de estudio, principalmente de la salinidad. A pesar de considerarse a *R. maritima* como una de las especies con mayor tolerancia a la salinidad (Kantrud, 1991), se ha demostrado que cambios de éste parámetro, pequeños y moderados en periodos de tiempo cortos, pueden afectar la fisiología de la planta, principalmente en términos fotosintéticos, de tal forma que puede desaparecer en sistemas que fluctúan de

estuarinos a marinos (Murphy *et al.*, 2003) así como en ambientes costeros, donde existen cambios dramáticos en la abundancia de vegetación sumergida (Heck Jr. *et al.*, 1995).

En el caso de la riqueza taxonómica el valor promedio más alto se registró para la temporada de lluvias (16.7 taxa); no obstante, durante la temporada de secas, con un promedio de 15.4 taxa se registraron diferencias con respecto a la temporada de nortes (10.1 taxa). Este resultado puede ser explicado por la influencia temporal de las variables ambientales en el SLA; el NMDS permitió separar la temporada de secas de las temporadas de lluvias y nortes en términos hidrológicos (Fig. 10). Por una parte, las temporadas de lluvias y nortes caracterizadas por fluctuaciones amplias de las variables ambientales registradas, especialmente en términos de salinidad, temperatura, oxígeno disuelto y biomasa de *R. maritima*; y, la temporada de secas, caracterizado por valores más elevados de temperatura, salinidad, transparencia y valores intermedios de biomasa de *R. maritima*.

Los resultados anteriores son similares a los reportados por Blanchet *et al.* (2004) quienes registraron que los sitios con los niveles más bajos de estrés abiótico (fluctuaciones de salinidad y temperatura moderadas, baja tasa de emersión) soportaron la mayor riqueza de especies, mientras que en ambientes controlados en mayor medida por los factores abióticos el valor de la riqueza de especies fue menor.

Las diferencias existentes entre la biomasa de *R. maritima* y riqueza taxonómica se explicaron principalmente por el esquema temporal de variación fisicoquímica, es decir, la separación de las temporadas con base a las variables ambientales registradas y que el NMDS representó adecuadamente. Esto concuerda con lo registrado por Akin *et al.* (2003) quienes determinaron que la variación temporal de las variables ambientales y la biota, fue mayor que la variación espacial a la escala que estudiaron, que fue similar a la del presente estudio.

En términos de diversidad este patrón de variación no fue encontrado ya que el valor de diversidad más alto se registró durante la temporada de nortes (1.59 nits · org⁻¹), apenas seguido por el valor registrado para la temporada de secas (1.58 nits · org⁻¹). Estos valores pueden representar la variación espacial y temporal de algunas de las especies registradas en este estudio. En principio, de los 56 taxa registrados el 46.4% fueron considerados raros por sus valores bajos de densidad y frecuencia, de tal forma que algunos registros puntuales repercuten directamente sobre los valores de diversidad. En este sentido, registros ocasionales de especies como *S. mixtus*, *A. cf davidii*, *S. serricauda*, *I. spinifer* (Cladocera) y de algunas especies de moluscos, todos organismos de origen dulceacuícola, explican el valor de la riqueza promedio mas alta registrada durante la temporada de lluvias (16.7 taxa). No obstante, el valor de diversidad más alto se registró en la estación de nortes debido principalmente a que en esta temporada climática coexistieron taxa tanto dulceacuícolas como estuarinos, ya que las especies que arriban al SLA durante las lluvias se establecen gradualmente en las praderas de *R. maritima*; este fenómeno concuerda con lo establecido por Boström y Bonsdorff (2000) quienes reportan un efecto temporal del post-establecimiento de invertebrados en vegetación sumergida.

Además, la presencia de algunos taxa numéricamente dominantes explicó la variación espacial de la diversidad, pues el valor más bajo registrado para los sitios de la laguna Camaronera (1.47 nits · org⁻¹), estuvo relacionado con la menor riqueza promedio registrada durante el periodo de estudio en el sitio Camaronera 3 (12 taxa). Particularmente, en esta porción del sistema lagunar la dominancia numérica de anfípodos como *G. bonnieroides*, *A. louisianum*, Gammaridae 2, *C. benthophilus*, isópodos como *C. ovalis* y decápodos como *M. acanthurus* fue evidente, lo cual se ve reflejado en los valores de diversidad para esta laguna.

En términos de diversidad fue complicado establecer la presencia de un patrón espacial ó temporal; sin embargo, los cambios estacionales produjeron una confluencia de taxa en la porción central del SLA durante la temporada de lluvias, mientras que en los sitios de la laguna Camaronera presentaron los ensamblajes mas reducidos, menos variables y con una dominancia en

términos de densidad por pocas especies. A este respecto, fue posible determinar que las diferencias entre los ensamblajes de cada laguna fueron un reflejo de cambios en la abundancia relativa de algunas especies comunes entre las tres lagunas y de la ocurrencia de pocas especies en solo alguno de los sitios. En este sentido Akin *et al.* (2003) determinaron que los cambios temporales en la composición de especies pueden ser influenciados por dinámicas temporales de reclutamiento y por respuestas de poblaciones puntuales a diferentes factores ambientales. En este estudio la estructura comunitaria fue variable, pero estable (la diferencia entre el valor promedio más bajo y más alto de diversidad fue de una décima) lo que sugiere que las diferencias se deben a un reemplazo temporal de especies pero con una estabilidad de los rangos de abundancia.

Las técnicas multivariadas han sido usadas de manera exitosa para identificar diferencias espaciales y temporales en la distribución y abundancia de macroinvertebrados acuáticos relacionadas con factores físicos y químicos (Thorpe y Lloyd, 1999). En este sentido, el análisis de CCA se realizó de manera independiente para la temporada de secas y para las temporadas de lluvias y nortes ya que entre estas se registraron diferencias significativas en términos hidrológicos. La finalidad en ambos casos fue determinar las variables ambientales que determinaron la densidad de las especies.

Entre las variables ambientales que se han señalado como factores en la composición y estructura de invertebrados acuáticos asociados a vegetación sumergida se encuentran la calidad del agua en términos de temperatura, pH, conductividad y oxígeno disuelto (Soldner *et al.*, 2004); el contenido de materia orgánica y concentración de feofitina (Van Houte-Howes *et al.*, 2004); la profundidad y la distancia con respecto a la línea de costa (Akin *et al.*, 2003); la salinidad y las variaciones de este parámetro en los sistemas estuarinos (Albertoni *et al.*, 2001); la velocidad de la corriente, textura granulométrica y oxígeno disuelto (Miserendino, 2001); así como el uso de suelo y la composición del sustrato (Thorpe y Lloyd, 1999). Esta información evidencia que las investigaciones realizadas en diferentes sistemas y con diferentes tipos de vegetación sumergida contribuyen a la determinación de factores

ambientales que expliquen la distribución y/o abundancia de los invertebrados asociados a vegetación sumergida considerando, entre otras cosas, las características particulares de cada sitio y cada hábitat, así como las diferentes escalas que se manejan en los diferentes estudios.

El conjunto de factores ambientales no fue el mismo para las temporadas de secas y nortes, tal y como se registró en la prueba de selección previa de variables ambientales del CCA. De esta forma, para la temporada de secas las variables ambientales que determinaron el gradiente ambiental fueron la salinidad, el contenido de materia orgánica en el sedimento y la biomasa de *R. maritima*; el porcentaje de variación explicada por los dos primeros ejes de ordenación fue del 64.8% (Tabla 7). Con relación a lo anterior, Albertoni *et al.* (2001) determinaron que la entrada de agua de mar al sistema costero puede promover diferencias en los grupos que caracterizan a la fauna asociada a *Chara* spp, con una separación de los ensamblajes mesohalinos de aquellos dulceacuícolas.

Los resultados de esta investigación sugieren que la influencia de la salinidad se puede apreciar desde dos perspectivas: a) temporalmente existió una influencia de este parámetro sobre la biomasa de *R. maritima* y a su vez, sobre las fluctuaciones de los invertebrados, particularmente durante la temporada de secas donde la estructura general de los taxa registrados en términos de densidad, riqueza taxonómica y diversidad fue mas homogénea; y b) espacialmente la influencia de la salinidad determinó una riqueza baja caracterizada por la presencia de especies principalmente estuarinos con altas densidades en la porción norte del sistema lagunar particularmente en los sitios de la laguna Camaronera.

Entre las especies relacionadas directamente con la salinidad se registraron a *N. virginea*, *N. reclivata*, *L. savignyi* y *M. acanthurus*; Akin *et al.* (2003) registraron a *P. pugio* como una especie asociada a la salinidad aunque esta última se encontró asociada en mayor proporción a los valores de turbidez durante la temporada de secas. Como contraparte, los taxa dulceacuícolas tuvieron una relación negativa con la salinidad (Fig. 19), de tal forma que su distribución estuvo restringida a los sitios de la porción sur del sistema lagunar,

particularmente en la laguna de Alvarado. Entre estas taxa se encuentran Pilargidae, *P. caroliniana*, Ostracoda, *H. azteca*, *H. totteni*, *Actinolaimus* sp. y en menor proporción, debido a sus elevados valores de densidad, *Munna* sp. lo cual puede ser una medida de la amplia capacidad osmorreguladora de esta especie.

Otro de los factores que determinaron el gradiente principal durante la temporada de secas fue la materia orgánica; la variación espacial de este parámetro fue significativa, registrándose los valores más elevados en los sitios de la laguna Buen País. El contenido de materia orgánica puede ser considerado como un indicador de disponibilidad de alimento para invertebrados alimentadores de depósito y si hay resuspensión, para alimentadores de suspensión (Snelgrove y Butman, 1994). Entre las especies asociadas con este parámetro se registró a *L. savingyi*, *D. holthuisi*, *C. ovalis* y *A. louisianum*, las cuales tuvieron registros importantes de densidad en los sitios de la laguna Buen País y que son a su vez, especies con hábitos de alimentación basados en la suspensión y resuspensión de materia orgánica.

Durante la temporada de secas se registró una relación negativa entre la materia orgánica y la biomasa de *R. maritima* (tercer factor que definió el gradiente). Además, existió una relación inversa entre la riqueza con respecto al contenido de materia orgánica en el sedimento. De hecho, los sitios Arbolillo y Camaronera 3 registraron los mayores valores de materia orgánica y los menores valores de riqueza. Esto coincide con lo reportado por Heck Jr. *et al.* (1995) quienes asociaron una disminución de la riqueza de especies con el aumento del detritus orgánico. A partir de esta evidencia es posible inferir un proceso en fases: 1) asentamiento de la pradera de *R. maritima*, 2) aumento en la biomasa, 3) incremento en la acumulación de detritus orgánico y de alimentadores de depósito y suspensión, y 4) desaparición de la pradera por condiciones anóxicas.

Para las temporadas de lluvias y nortes las variables ambientales que determinaron el gradiente ambiental fueron la salinidad, la turbidez y la temperatura. Los dos primeros ejes de ordenación explican el 73% (Tabla 11)

de la variación en los datos de la relación especies- ambiente. Tanto para la temporada de secas, como para lluvias y nortes en conjunto, los porcentajes obtenidos son elevados con relación a trabajos similares.

Para estas temporadas la variación de la salinidad fue amplia e irregular, sin embargo, esta variable presentó la mayor correlación con respecto a las densidades de las especies dominantes (Tabla 11). Lo anterior coincide con el esquema general planteado por Albertoni *et al.* (2001), quienes determinaron que este es el factor ambiental con mayor importancia en la determinación de los cambios de invertebrados asociados a vegetación sumergida.

Por otra parte Soldner *et al.*, (2004) consideraron a la temperatura como un parámetro determinante en las fluctuaciones de la abundancia de invertebrados acuáticos. Durante las temporadas de lluvias y nortes, la salinidad y la temperatura fueron los factores con la mayor relación con respecto a la densidad de las especies dominantes, sin embargo sólo algunas especies estuvieron directamente relacionadas con estos parámetros de manera particular (Fig. 20).

Con respecto a la tercer variable que determinó el gradiente, se presentó una relación directa entre los valores de turbidez y la densidad de taxa como Chironomidae, *Actinolaimus* sp., especies dulceacuícolas con registros de densidad elevados en sitios cercanos o propios a la desembocadura del Río Blanco; y también con especies como *R. cuneata*, *N. reclivata* y en menor grado, con el tanaidaceo *D. holthuisi*.

Durante estas temporadas taxa tales como *N. virginea*, *H. azteca*, *G. bonnieroides*, Nereidae y Oribatidae estuvieron relacionados directamente con la profundidad; en este sentido, Akin *et al.* (2003) registraron a la profundidad como un factor que definió temporalmente los ensamblajes de invertebrados y peces. Lo anterior sugiere que praderas con una mayor cobertura vertical producen cambios en la composición de especies con respecto a aquellas praderas someras en donde la temperatura tiende a incrementarse. Por otra parte, la mayor parte de los peracáridos estuvieron relacionados con la materia

orgánica y la salinidad, entre estos se registraron a *G. mucronatus*, *C. benthophilus*, *C. ovalis*, *A. louisianum*, *G. laguna*, Gammaridae 2 y el decápodo *P. pugio*.

Los resultados de esta investigación mostraron que durante el periodo de estudio, el esquema hidrológico temporal determinó en mayor proporción los cambios en los ensamblajes de invertebrados asociados a *R. maritima*, dando como resultado dos condiciones principales: 1) Temporada de secas, con valores estables de densidad, riqueza taxonómica y diversidad y durante la cual las variables ambientales que determinaron en mayor proporción la densidad de las especies la salinidad, la materia orgánica del sedimento y la temperatura, y, 2) Temporadas de lluvias y nortes, con oscilaciones marcadas en los valores de densidad y biomasa de *R. maritima*, durante la cual las variables que determinaron en mayor proporción la densidad de las especies fueron la salinidad, temperatura y la turbidez.

Las investigaciones enfocadas en este ámbito han dejado clara la importancia de las praderas de vegetación sumergida en cuanto a la riqueza de invertebrados asociados a estas. Sin embargo, los procesos que determinan la estructura y variación de estos ensamblajes son dependientes de aspectos, temporales, espaciales, locales y de escala de estudio.

9. CONCLUSIONES

La estructura de los ensamblajes de invertebrados asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudio estuvo representada por oscilaciones de 56 taxa, de los cuales el grupo mejor representado, en términos de densidad y riqueza de especies fue el de los peracáridos, con un total de 19 taxa, de los que *Munna* sp. es un nuevo registro de hábitat para el sistema. Entre las especies que sobresalieron por sus valores de densidad y frecuencia están *L. savignyi*, *G. mucronatus*, *Munna* sp., *A. louisianum*, *C. ovalis* y *H. azteca*; los registros de este trabajo representan el mayor número de peracáridos reportados en el SLA.

La fluctuación espacial de las variables ambientales, riqueza taxonómica y diversidad, no arrojó diferencias significativas entre las zonas de influencia definidas para la zona de estudio.

En cuanto a la diversidad de especies no se encontraron diferencias significativas espacial o temporalmente, lo cual fue resultado de diferencias espaciales de manera puntual que fueron explicadas por cambios de la abundancia relativa de algunas especies comunes y la ocurrencia de pocas especies en sólo en algunos sitios de muestreo.

En términos temporales, fue posible diferenciar dos condiciones en el SLA, la temporada de secas y las temporadas de lluvias y nortes; entre estas dos condiciones se presentaron significativas en términos hidrológicos, en cuanto a la biomasa de *R. maritima*, riqueza taxonómica y densidad de invertebrados.

La temporada de secas presentó fluctuaciones moderadas de la biomasa de *R. maritima*, riqueza taxonómica, densidad de invertebrados y valores de las variables ambientales; mientras que durante la temporada de nortes se presentaron oscilaciones amplias de estos mismos parámetros.

Las diferencias en composición y densidad de los taxa registrados, así como las fluctuaciones de biomasa de *R. maritima* estuvieron asociadas a variaciones fisicoquímicas, principalmente de la salinidad.

No se encontraron evidencias de alguna relación entre la biomasa cosechada de *R. maritima* y la densidad de invertebrados.

Las relaciones especies-ambiente presentaron algunas diferencias para las temporadas de secas y nortes. Para la temporada de secas las variables que determinaron en mayor proporción la formación del gradiente y la densidad de las especies fueron: la biomasa de *R. maritima*, el contenido de materia orgánica del sedimento y la salinidad; mientras que para la temporada de nortes fueron: la salinidad, la temperatura y la turbidez.

12. Anexo 1. Listado taxonómico de los organismos asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudio. El arreglo sistemático cumple con los estándares de la TWG.

Clase	Orden	Familia	Taxa
Adenophorea	Dorylaimida	Actinolaimidae	<i>Actinolaimus</i> sp. Cobb, 1913
Oligochaeta Polychaeta		Nereidae	Oligochaeta Nereidae Johnston, 1865
	Aciculata	Pilargidae	Pilargidae Saint-Joseph, 1899
Gastropoda	Archaeogastropoda	Neritidae	<i>Neritina reclivata</i> Say, 1822 <i>Neritina virginea</i> Linnaeus, 1758
	Limnophila	Lymnaeidae	<i>Fossaria</i> sp.
	Mesogastropoda	Hydrobiidae	<i>Hydrobia totteni</i> Morrison, 1954 <i>Littoridina sphinctostoma</i> Abbott & Ladd, 1951
	Neogastropoda	Nassariidae	<i>Nassarius acutus</i> Say, 1822
Bivalvia	Mytiloidea	Mytiliidae	<i>Brachidontes exutus</i> Linnaeus, 1758 <i>Ischadium recurvum</i> (Rabinesque, 1820)
	Pteroida	Ostreidae	<i>Crassostrea virginica</i> (Gimelin, 1791)
	Veneroida	Curculiidae	<i>Polymesoda caroliniana</i> (Bosc, 1801)
		Dreissenidae	<i>Mytilopsis leucophaeata</i> (Conrad, 1831) <i>Mulinia laterais</i> (Say, 1822) <i>Rangia cuneata</i> (Gray, 1831)
		Solecurtidae	<i>Tagelus plebelus</i> (Lightfoot, 1786)
Arachnida	Acariformes	Pionidae	<i>Piona</i> sp. Koch, 1842
		Oribatidae	Oribatidae
		Mamsersalidae	<i>Mamersellides</i> sp. Lundblad, 1937
		Sperchontidae	Sperchontidae Thor, 1900
			Acari sp 12
Ostracoda			Ostracoda Latreille, 1802
Branchiopoda	Cladocera	Sididae	<i>Sarsilatona serricauda</i> Sars, 1901
		Daphniidae	<i>Simocephalus mixtus</i> Sars, 1903
		Ilyocryptidae	<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1884
		Chydoridae	<i>Alona cf. davidii</i>
Malacostraca	Mysidacea	Mysidae	<i>Mysidopsis almyra</i> Bowman, 1964
	Amphipoda	Amphilochidae	<i>Gitanopsis laguna</i> McKinney, 1978
		Aoridae	<i>Grandidierella bonnieroides</i> Stephensen, 1948
		Corophiidae	<i>Apocorophium lousianum</i> (Shoemaker, 1934)
		Gammaridae	<i>Gammarus mucronatus</i> Say, 1818 Gammaridae sp1 Latreille, 1802 Gammaridae sp2 Latreille, 1802
		Hyalellidae	<i>Hyalella azteca</i> (De Saussure, 1857)
		Ischyroceridae	<i>Cerapus benthophilus</i> Thomas & Heard, 1979
		Melitidae	<i>Melita longisetosa</i> Sheridan, 1979
		Talitridae	Talitridae Rafinesque, 1815
	Isopoda	Asellidae	Asellidae Latreille, 1802
		Cirolanidae	<i>Excrolana braziliensis</i> Richardson, 1912
		Flabelliferae (Suborden)	Flabelliferae Sars, 1882
		Munnidae	<i>Munna</i> sp. (Krøyer, 1839)
		Sphaeromatidae	<i>Cassinidea ovalis</i> Say, 1818
	Tanaidacea	Leptocheiliidae	<i>Hargeria rapax</i> (Hargen, 1818) <i>Leptocheilia savignyi</i> (Krøyer, 1842)
		Parapseudidae	<i>Discapseudes holthuisi</i> (Bâdescu & Gutu, 1975)
	Decapoda	Atyidae	<i>Potimirim mexicana</i> (De Saussure, 1857)
		Palaemonidae	<i>Palaemonetes pugio</i> Holthuis, 1949 <i>Macrobrachium acanthurus</i> Holthuis, 1952
		Peneidae	<i>Litopenaeus setiferus</i> (Linnaeus, 1767)

...ANEXO 1 CONTINUACIÓN

Clase	Orden	Familia	Taxa
		Grapsidae Portunidae	<i>Armases ricordi</i> (H. Milne Edwards, 1853) <i>Callinectes sapidus</i> Rathbun, 1896
Maxillopoda	Sessilia	Balanidae	<i>Balanus</i> sp. Da Costa, 1778
Insecta	Diptera Ephemeroptera	Chironomidae	Chironomidae Ephemeroptera

13. Anexo 2. Distribución espacial de los invertebrados asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudio**. Se presentan los valores de densidad por sitio en ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

TAXA	Laguna de Alvarado		Laguna de Buen País		Laguna Camaronera		TOTAL
	Río Blanco	Aneas	Buen País	Arbolillo	Camaronera 3	Camaronera 2	
<i>Actinolaimus</i> sp.	91	195	67	110	6	19	488
Oligochaeta	73		18			5	96
Nereidae	489	437	174	455	760	317	2632
Pilargidae	155	2	45	105	80	6	393
<i>Neritina reclivata</i>	825	1196	1484	664	102	238	4509
<i>Neritina virginea</i>	674	1615	2096	1740	492	643	7260
<i>Fossaria</i> sp.	9				6		14
<i>Hydrobia totteni</i>	109	166	627	810	128		1839
<i>Littoridina sphinctostoma</i>					59		59
<i>Nassarius acutus</i>					12	13	24
<i>Brachidontes exutus</i>		1	294	80	168	12	555
<i>Ischadium recurvum</i>						18	18
<i>Crassostrea virginica</i>				2			2
<i>Polymesoda caroliniana</i>	200		25	38	8		271
<i>Mytilopsis leucophaeata</i>	209		131	17		21	379
<i>Mulinia lateralis</i>					4		4
<i>Rangia cuneata</i>	391	289	804	220	15	28	1747
<i>Tagelus plebelus</i>			6				6
<i>Piona</i> sp.	118			26	14	51	208
Oribatidae	3	5	9	68		4	88
<i>Mamersellides</i> sp.	627		56	102	127		911
Sperchontidae	8			10	28	13	60
Acari sp 12					4		4
Ostracoda	1258			2873	81	414	4627
<i>Sarsilatona serricauda</i>	10						10
<i>Simocephalus mixtus</i>	64			49			113
<i>Ilyocryptus spinifer</i>	6						6
<i>Alona cf. davidii</i>	131	9	29				169
<i>Mysidopsis almyra</i>			31	54			85
<i>Gitanopsis laguna</i>		28	12	53	31	249	373
<i>Grandidierella bonnieroides</i>	1046		73	377	1765	2326	5587
<i>Apocorophium lousianum</i>	634	268	878	315	1954	2653	6702
<i>Gammarus mucronatus</i>	3825	282	1009	1003	9825	3521	19466
Gammaridae sp1	3		24		12	29	68

...ANEXO 2 CONTINUACIÓN

TAXA	Laguna de Alvarado		Laguna de Buen País		Laguna Camaronera		TOTAL
	Río Blanco	Aneas	Buen País	Arbolillo	Camaronera 3	Camaronera 2	
Gammaridae sp2		4	163	36	63	358	625
<i>Hyalella azteca</i>	1104	153	1126	1999	1155	800	6336
<i>Cerapus benthophilus</i>	1256	45	531	664	877	1423	4797
<i>Melita longisetosa</i>				13		31	44
Talitridae			12			6	18
Asellidae	6					18	24
<i>Excirolana braziliensis</i>	2						2
Flabelliferae	69		13	49		8	139
<i>Munna</i> sp.	3051	163	3521	2332	1565	2807	13440
<i>Cassidinidea ovalis</i>	966	438	876	744	1042	1298	5365
<i>Hargeria rapax</i>	318	16	215	179	152	418	1296
<i>Leptochelia savignyi</i>	925	2262	3898	1618	28247	22802	59753
<i>Discapseudes holthuisi</i>	28	75	7	54	1526	621	2311
<i>Potimirim mexicana</i>	1			3			4
<i>Palaemonetes pugio</i>	75	10	120	90	177	636	1107
<i>Macrobrachium acanthurus</i>	112	7		52	102	208	481
<i>Litopenaeus setiferus</i>		31	14	2			47
<i>Armases ricordi</i>		2		2		6	11
<i>Callinectes sapidus</i>		5				4	10
<i>Balanus</i> sp.					6		6
Chironomidae	56	792	241	545	31	304	1969
Ephemeroptera	5	5	9				18
TOTAL	18932	8498	18637	17555	50624	42330	

**Las diferencias no fueron significativas entre las densidades de individuos por sitio (Kruskal-Wallis $p= 0.767741$)

14. Anexo 3. Distribución temporal de los invertebrados asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudio**. Se presentan los valores de densidad por temporada climática en ind • 100g⁻¹ de *R. maritima*.

TAXA	Temporada climática			TOTAL
	Secas	Lluvias	Nortes	
<i>Actinolaimus</i> sp.	125	10	354	488
Oligochaeta	96			96
Nereidae	2184	266	181	2632
Pilargidae	260	80	54	393
<i>Neritina reclivata</i>	2968	556	986	4509
<i>Neritina virginea</i>	5119	2086	55	7260
<i>Fossaria</i> sp.	14			14
<i>Hydrobia totteni</i>	676	604	560	1839
<i>Littoridina sphinctostoma</i>	59			59
<i>Nassarius acutus</i>	24			24
<i>Brachidontes exutus</i>	349	194	11	555
<i>Ischadium recurvum</i>			18	18
<i>Crassostrea virginica</i>			2	2
<i>Polymesoda caroliniana</i>	260		11	271
<i>Mytilopsis leucophaeata</i>	231	17	131	379
<i>Mulinia lateralis</i>		4		4
<i>Rangia cuneata</i>	1458		289	1747
<i>Tagelus plebelus</i>			6	6
<i>Piona</i> sp.	140	68		208
Oribatidae	77	11		88
<i>Mamersellides</i> sp.	911			911
Sperchontidae	13	48		60
Acari sp 12		4		4
Ostracoda	1452	2665	511	4627
<i>Sarsilatona serricauda</i>		10		10
<i>Simocephalus mixtus</i>		86	27	113
<i>Ilyocripts spinifer</i>		6		6
<i>Alona cf. davidii</i>		169		169
<i>Mysidopsis almyra</i>	28	3	54	85
<i>Gitanopsis laguna</i>	71	49	252	373
<i>Grandidierella bonnieroides</i>	5498	71	18	5587
<i>Apocorophium lousianum</i>	3520	881	2301	6702
<i>Gammarus mucronatus</i>	9421	1674	8371	19466
Gammaridae sp1	44		24	68

... ANEXO 3 CONTINUACIÓN

TAXA	Temporada climática			TOTAL
	Secas	Lluvias	Nortes	
Gammaridae sp2	243	67	314	625
<i>Hyalella azteca</i>	3852	1141	1343	6336
<i>Cerapus benthophilus</i>	2411	205	2181	4797
<i>Melita longisetosa</i>	13		31	44
Talitridae	6		12	18
Asellidae	6		18	24
<i>Excirolana braziliensis</i>	2			2
Flabelliferae	111		28	139
<i>Munna</i> sp.	8497	624	4319	13440
<i>Cassidinidea ovalis</i>	3062	635	1668	5365
<i>Hargeria rapax</i>	735	224	338	1296
<i>Leptochelia savignyi</i>	44980	9357	5416	59753
<i>Discapseudes holthuisi</i>	2045	5	261	2311
<i>Potimirim mexicana</i>	4			4
<i>Palaemonetes pugio</i>	181	348	578	1107
<i>Macrobrachium acanthurus</i>	301	162	18	481
<i>Litopenaeus setiferus</i>		10	37	47
<i>Armases ricordi</i>	2	2	6	11
<i>Callinectes sapidus</i>		10		10
<i>Balanus</i> sp.	6			6
Chironomidae	254	123	1592	1969
Ephemeroptera	9	10		18
TOTAL	101715	22483	32378	

**Las diferencias no fueron significativas entre la densidad de individuos por temporada climática (Kruskal-Wallis $p= 0.078190$)

15. Anexo 4. Taxa asociados a *R. maritima* durante el periodo de estudio, origen, tipo de alimentación y hábitat y categoría de acuerdo a la prueba de asociación de frecuencia y abundancia.

Taxa	Est, Dul ó Mar.	Tipo de alimentación	Hábitat	Clasificación**
<i>Actinolaimus</i> sp.	Dulceacuícola	Omnívora	Infaunal, sustratos suaves	Dominante
Oligochaeta	Dulceacuícola			Rara
Nereidae		Omnívora	Diferentes sedimentos	Dominante
Pilargidae				Rara
<i>Neritina reclivata</i>	Estuarino	Micrófaga	Vegetación sumergida	Dominante
<i>Neritina virginea</i>	Estuarino	Micrófaga	Vegetación sumergida	Dominante
<i>Fossaria</i> sp.	Dulceacuícola			Rara
<i>Hydrobia totteni</i>		Micrófaga	Epifaunal, varios sustratos	Dominante
<i>Littoridina sphinctostoma</i>				Rara
<i>Nassarius acutus</i>				Rara
<i>Brachidontes exutus</i>	Estuarino	Filtradora	Rocas, bancos de ostión	Dominante
<i>Ischadium recurvum</i>	Estuarino	Filtradora	Epifaunal sobre rocas y bancos ostrícolas	Rara
<i>Crassostrea virginica</i>		Filtradora	Epifaunal, formando bancos	Rara
<i>Polymesoda caroliniana</i>		Filtradora	Infauna de fondos suaves	Dominante
<i>Mytilopsis leucophaeata</i>		Suspensívora micrófaga	Infaunal	Estacional
<i>Mulinia laterais</i>		Alimentadora de suspensión	Infaunal sustratos arenosos y lodosos	Rara
<i>Rangia cuneata</i>	Estuarino	Filtradora	Infaunal, sustratos blandos	Dominante
<i>Tagelus plebelus</i>		Filtradora de depósito	Infaunal	Rara
<i>Piona</i> sp.				Rara
Oribatidae				Dominante
<i>Mamersellides</i> sp.				Estacional
Sperchontidae				Común
Acari sp 12				Rara
Ostracoda			Epífitos de plantas emergentes	Dominante
<i>Sarsilatona serricauda</i>	Dulceacuícola			Rara
<i>Simocephalus mixtus</i>	Dulceacuícola			Rara
<i>Ilyocriptus spinifer</i>	Dulceacuícola			Rara
<i>Alona cf. davidii</i>	Dulceacuícola			Rara
<i>Mysidopsis almyra</i>				Rara
<i>Gitanopsis laguna</i>	Estuarino		Epibéntica	Dominante

...ANEXO 4 CONTINUACIÓN

Taxa	Origen	Tipo de alimentación	Hábitat	Clasificación
<i>Grandidierella bonnieroides</i>	Estuarino	Filtradora tubícola	Vegetación sumergida, algas, sedimentos arcillosos	Dominante
<i>Apocorophium louisianum</i>	Estuarino		Sedimentos y vegetación sumergida	Dominante
<i>Gammarus mucronatus</i>	Estuarino	Omnívora	Vegetación sumergida	Dominante
Gammaridae sp1				Rara
Gammaridae sp2				Dominante
<i>Hyalella azteca</i>	Dulceacuícola	Limnívora	Vegetación acuática y algas	Dominante
<i>Cerapus benthophilus</i>	Estuarino	Detritófaga	Vegetación sumergida y sedimentos	Dominante
<i>Melita longisetosa</i>	Estuarino		Epibéntica, varios substratos	Rara
Talitridae				Rara
Asellidae				Rara
<i>Excrolana braziliensis</i>	Marino			Rara
Flabelliferae				Común
<i>Munna</i> sp.	Dulceacuícola			Dominante
<i>Cassidinidea ovalis</i>	Estuarino	Detritófaga	Fondos arenosos, raíces de mangle	Dominante
<i>Hargeria rapax</i>	Estuarino	Filtradora, detritófaga	Vegetación sumergida	Dominante
<i>Leptocheilia savignyi</i>	Estuarino	Detritófaga	Sedimentos ricos en detritus	Dominante
<i>Discapseudes holthuisi</i>	Estuarino	Omnívora	Sedimentos lodosos	Dominante
<i>Potimirim mexicana</i>	Dulceacuícola	Limnívora	Vegetación sumergida	Rara
<i>Palaemonetes pugio</i>	Estuarino	Detritófaga	Vegetación sumergida	Dominante
<i>Macrobrachium acanthurus</i>	Estuarino	Omnívora	Epibéntica	Dominante
<i>Litopenaeus setiferus</i>	Estuarino	Omnívora		Rara
<i>Armases ricordi</i>	Estuarino	Omnívora	Béntica, planctónica	Rara
<i>Callinectes sapidus</i>	Estuarino	Omnívora	Béntica, planctónica	Rara
<i>Balanus</i> sp.		Alimentadora de suspensión		Rara
Chironomidae	Dulceacuícola	Filtradora		Dominante
Ephemeroptera	Dulceacuícola			Rara

**Clasificación de acuerdo a la prueba de asociación de frecuencia y densidad para el periodo de estudio.

16. Anexo 5. Fundamentos teóricos de las técnicas de ordenación: Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) y Análisis Canónico de Correspondencias (CCA).

Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS).**

El NMDS fue introducido por Shepard (1962) y Kruskal (1964) para aplicaciones en psicología, sin embargo, su aplicación para datos ecológicos resulta muy adecuada y actualmente es una de las mejores técnicas de ordenación indirecta disponibles. En realidad el NMDS es la solución no métrica del Análisis de Coordenadas Principales (PCoA). Esta solución consiste en maximizar el orden de correlación en lugar de maximizar la correlación lineal de los datos a ordenar.

El punto inicial del NMDS es una matriz de similitud o disimilitud entre las muestras, por lo que la elección del índice de similitud/disimilitud, así como algún criterio de transformación de datos es imprescindible. A partir de la semi-matriz de similitud/disimilitud se efectúa el siguiente procedimiento bajo un modelo de iteración numérica:

1. A partir de la matriz de similitud/disimilitud se selecciona una configuración inicial de muestras en N dimensiones, configuración que puede ser aleatoria o resultado de otro método de ordenación;
2. Se calcula el valor de estrés (grado de corrección de la configuración final de los puntos con respecto a la configuración inicial);
3. Las muestras se mueven ligeramente en una dirección para que el valor de estrés se reduzca;
4. Los pasos 2 y 3 repiten n veces hasta que el valor de estrés alcance un mínimo y se obtiene la configuración final de las muestras representadas por puntos en un gráfico los cuales pueden ser rotados si se desea.

Por tanto, el propósito del NMDS puede resumirse como: construir un mapa o configuración de las muestras, en un número especificado de dimensiones que intente satisfacer las condiciones impuestas por los rangos de la matriz de similitud/disimilitud.

En este sentido, debe establecerse que el NMDS posee dos características fundamentales: a) los diagramas de NMDS pueden ser rotados, escalados o posicionados de manera arbitraria, ya que el orden del rango de información se mantendrá constante representado en distancias entre muestras dentro del diagrama; y b) el grado de estrés o distorsión del orden de rango de información de la representación gráfica debe considerarse como una medida del grado de ajuste del análisis para una interpretación adecuada.

Los valores de estrés obtenidos en los diagramas pueden considerarse como sigue: valores de estrés < 0.05 son excelentes representaciones gráficas del sistema bajo estudio, mientras que valores de estrés ≥ 0.3 indican que los puntos del diagrama están cerca de haber sido ordenados de manera arbitraria.

El NMDS, desde un punto de vista teórico, y apoyado por la práctica demuestra ser una aproximación mas real que aquellas obtenidas por otras técnicas de ordenación tales como el Análisis de Componentes Principales (PCA), sobre todo cuando se maneja información biológica ya que a pesar de ser un algoritmo complejo, el concepto es simple: construir mapas que reflejen las distancias entre puntos que tengan el mismo rango de orden que las disimilitudes entre muestras.

**Modificado de Clarke y Warwick, 1994.

Análisis Canónico de Correspondencias (CCA)^{††}.

Las técnicas de análisis canónico están diseñadas para detectar patrones de variación de los datos que estén explicados de mejor modo por las variables ambientales registradas. Los diagramas obtenidos no sólo representan patrones de variación de la composición de especies sino que también representan las relaciones más importantes entre las especies y cada una de las variables ambientales registradas. Los valores numéricos emplean una combinación de procedimientos basados en álgebra matricial y eigenanálisis y regresión múltiple.

La finalidad del CCA es obtener las combinaciones lineales de las variables ambientales que maximicen la dispersión de los *scores* de las especies, de tal modo que elige los valores más altos para las variables ambientales registradas y el resultado de esto es el primer eje de ACC. El segundo eje, así como los subsiguientes, también seleccionan las combinaciones lineales de las variables ambientales que maximicen la dispersión de los *scores* de las especies. En cada uno de los ciclos de iteración del algoritmo de dos vías que ocupa el ACC, se lleva a cabo una regresión múltiple entre los *scores* de los sitios obtenidos y los valores de las variables ambientales. Los valores ajustados de esta regresión son, en términos técnicos, combinaciones lineales de las variables ambientales, las cuales son los nuevos *scores* para continuar con el procedimiento de ortogonalización de los ejes, procedimiento que después de las iteraciones se estabilizará hasta obtener los *scores* del primer eje de ordenación del ACC.

Los parámetros de la regresión final en el proceso de iteración son los mejores valores del análisis, éstos también se denominan coeficientes canónicos, mientras que la correlación múltiple de esta regresión proporciona las correlaciones entre las especies y las variables ambientales. La mejor medida de relación es el eigenvalor, ya que éste mide qué cantidad de variación dentro de los datos de las especies está explicada por el eje; es decir, la cantidad de variación de las especies explicada por las variables ambientales.

Los diagramas obtenidos a partir de un ACC son interpretados de manera que sitios que posean una mayor abundancia de determinada especie se encontrarán más cerca del punto que represente a esa especie. Por otro lado, las variables ambientales están representadas por flechas cada una de las cuales determina un eje en el diagrama de ordenación, y los puntos de las especies pueden ser proyectadas sobre cada una de estas flechas. En términos cuantitativos, los diagramas de ACC se interpretan de manera similar a los de ACP. Los promedios ponderados son desviaciones aproximadas sobre la media total de cada variable ambiental, esta media total está representada por el centroide del diagrama de tal modo que el promedio ponderado es mayor al promedio si la proyección del punto se encuentra en el mismo lado que el origen de una flecha, y será menor si se encuentra entre la proyección del punto y la punta de la flecha. La posición de la cabeza de cada flecha depende de los eigenvalores y de las correlaciones entre los datos. Por otro, lado, la longitud de las flechas que representan a las variables ambientales indican el grado de correlación con los ejes de ordenación, de tal modo que las flechas largas indican una mayor correlación que las flechas cortas, por tanto, las variables con correlación elevada son las que están más relacionadas con el patrón de variación de la composición de especies.

^{††}Modificado de Palmer, 1993; Jongman, Ter Braak, y Van Tongeren, 1997.

17. Anexo 6. Técnica para la determinación de materia orgánica en los sedimentos por el método de oxidación crómica de Walkley y Black**.

Para la determinación rutinaria de la materia orgánica en los sedimentos, se puede obtener una estimación gruesa mediante la pérdida de peso debida a la ignición a 600 °C de una muestra seca de sedimentos a la que se le han eliminado los carbonatos mediante un tratamiento con ácido.

Para determinaciones más precisas se debe estimar el contenido de nitrógeno o carbono orgánico. Los métodos más comunes para estimar el carbono orgánico usan modificaciones de la técnica de Shollenberger de oxidación con ácido crómico. El fundamento de esta técnica es la digestión de la muestra con una mezcla de ácido crómico y ácido sulfúrico y se titula el exceso de ácido crómico no reducido por la materia orgánica con una sal ferrosa estándar. El procedimiento analítico usado fue el de Walkley y Black, que consiste en:

Reactivos

- Dicromato de potasio 1N. Disolver 49.04 g de $K_2 Cr_2 O_7$ grado analítico en agua y diluir a un litro.
- Ácido sulfúrico concentrado. Agregar 1.25g de sulfato de plata por cada 100 ml del ácido para evitar interferencias debidas a la presencia de cloruros.
- Ácido fosfórico concentrado.
- Difenilamina. Disolver 0.5 g de difenilamina en 20 ml de agua y agregar 100 ml de ácido sulfúrico concentrado.
- Sulfato ferroso 1N. Disolver 278 g de $Fe SO_4 \cdot 7H_2O$ en agua; agregar 15 ml de ácido sulfúrico concentrado y diluir a un litro.
- Estandarice titulado 10.0 ml de dicromato de potasio como se describe en el procedimiento. Obteniendo el factor F.

$$F = \frac{10.0}{\text{ml de sulfato ferroso usados}}$$

Procedimiento

La muestra de sedimento seca se debe tamizar por una malla de 0.5 mm. La cantidad adecuada de sedimento sólo puede ser estimada por experiencia, de acuerdo con el área bentónica muestreada. En la práctica, una alícuota de aproximadamente de 1 g es conveniente. Sin embargo, si el contenido de materia orgánica es muy alto se reducirá el dicromato no dejando nada para titular. Esta situación será inmediatamente notada ya que al agregar el indicador la solución vira al color Terminal (verde).

Para este caso, así como para en el que no se use mas de 1 ml de la solución de sulfato ferroso para titular, deberá reducirse a la mitad la cantidad de sedimento usada. Si por el contrario se usan mas de 9 ml en la titulación, deberá duplicarse la cantidad de sedimento usada. Una vez determinada la cantidad de sedimento, se llevan a cabo los siguientes pasos:

1. Colocar un gramo de sedimento en un matraz de 500 ml.
2. Agregar 10 ml de dicromato de potasio.
3. Agregar 20 ml de ácido sulfúrico concentrado.
4. Agitar cuidadosamente y en forma circular la mezcla, evitando que el sedimento se adhiera a las paredes del matraz.
5. Dejar reposar por 30 minutos, agitando de vez en cuando.
6. Agregar 200 ml de agua destilada y mezclar.
7. Agregar 10 ml de ácido fosfórico y mezclar.
8. Agregar 1 ml del indicador de fenilamina y mezclar.

9. Titular con sulfato ferroso agregado con una bureta, la solución adquiere un color oscuro (generalmente azul marino) inicialmente, el punto final se da cuando toda la solución vira a verde.

Cálculo de las concentraciones

Un mililitro de dicromato es equivalente a 3 mg de carbono.

$$Materia\ orgánica = \frac{[10 - (V_2 * F)] * 0.3}{g\ de\ sedimento}$$

Donde:

V_2 = Volumen de sulfato ferroso gastado en la titulación del problema.

F = Factor calculado.

**Modificado de Buchanan y Kain, 1971.

10. LITERATURA CITADA

- Akin, S., Winemiller, K.O. and Gelwick, F.P. 2003. Seasonal and spatial variations in fish and macrocrustacean assemblage structure in Mad Island Marsh Estuary, Texas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 57: 269-282.
- Albertoni, E.F., Palma-Silva, C., and Esteves, F. de A. 2001. Macroinvertebrates associated with *Chara* in a tropical coastal lagoon (Imboassica lagoon, Rio de Janeiro, Brazil). *Hydrobiologia*. 457: 215-224.
- Appadoo, C. and Myers, A.A. 2004. Corophiidea (Crustacea: Amphipoda) from Mauritius. *Records of the Australian Museum*. 56: 331-362.
- Balcombe, C. K., Anderson, J.T., Fortney, R.H. and Kordek, W.S. 2005. Aquatic macroinvertebrate assemblages in mitigated and natural wetlands. *Hydrobiologia*. 541: 175-188.
- Blanchet, H., De Montaudouin, X., Lucas, A. and Chardy, P. 2004. Heterogeneity of macrozoobenthic assemblages within a *Zostera noltii* seagrass bed: diversity, abundance, biomass and structuring factors. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 61: 11-123.
- Bloomfield, A.L. and Gillanders, B.M. 2005. Fish and invertebrate assemblages in seagrass, mangrove, saltmarsh, and nonvegetated habitats. *Estuaries*. 28 (1): 63-77.
- Bologna, P.A.X., and Heck, K.L. Jr. 2002. Impact of habitat edges on density and secondary production of seagrass-associated fauna. *Estuaries*: 25 (5): 1033-1044.
- Boström, C. and Bonsdorff. 1997. Community structure and spatial variation of benthic invertebrates associated with *Zostera marina* (L.) beds in the northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research*. 37: 153-166.
- Boström, C. and Bonsdorff. 2000. Zoobenthic community establishment and habitat complexity – the importance of seagrass shoot-density, morphology and physical disturbance for faunal recruitment. *Marine Ecology Progress Series*. 205: 123-138.

- Brandt, A. 1999. On the origin and evolution of Antarctic Peracarida (Crustacea, Malacostraca). *Scientia Marina*. 63 (Supl. 1): 261-674.
- Carruthers, T.J.B., Walter, D.I., Kendrick, G.A. 1999. Abundance of *Ruppia megacarpa* Mason in a seasonally variable estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 48: 497-509.
- Buchanan, J. B. and Kain, J. M. 1971. Measurement of the physical and chemical environment. In: Holme, N. A. and McIntyre, A.D. (Eds): *Methods for the study of marine benthos*. International Biological Program Handbook No. 16, Blackwell Scientific publications. Oxford.
- Cheruvilil, K.S., Soranno, P.A. and Serbin, R.D. 2000. Macroinvertebrates associated with submerged macrophytes: sample size and power to detect effects. *Hydrobiologia*. 441: 133-139.
- Clarke, K.R. and Warwick, R.M. 1994. Change in marine communities: An approach to Statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council. U.K. p. 160
- Contreras, E. F. y Castañeda, L. O. (comp.)1995. Ecosistemas Costeros Mexicanos. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad CONABIO, México. Publicación Electrónica por PEMSA.
- Contreras-Espinosa, F. and Warner, B.G. 2004. Ecosystem characteristics and management considerations for coastal wetlands in Mexico. *Hydrobiologia*. 511: 233-45.
- Detwiler, P.M., Coe, M.F. and Dexter, D.M. 2002. The benthic invertebrates of the Salton Sea: distribution and seasonal dynamics. *Hydrobiologia*. 473: 139-160.
- Douglas, M.M. and O'Connor, R.A. 2003. Effects of the exotic macrophyte, para grass (*Urochloa mutica*), on benthic and epiphytic macroinvertebrates of a tropical floodplain. *Freshwater Biology*. 48: 962-971.
- García-Montes, J.F. 1989. Composición, distribución y estructura de las comunidades de macroinvertebrados epibénticos del sistema lagunar Alvarado, Veracruz. Tesis Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. p 123.

- Gaston, G.R., Lee, D.L. and Nasci, J.C. 1988. Estuarine macrobenthos in Calcasieu Lake, Louisiana: Community and trophic structure. *Estuaries*. 11 (3): 192-200.
- Heck, K.L. Jr., Able, K.W., Roman, C.T. and Fahay, M.P. 1995. Composition, abundance, biomass, and production of macrofauna in a New England estuary: Comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. *Estuaries*. 18 (2): 379-389.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.F.J, and Van Tongeren, O.F.R. 1997. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press. p 299.
- Kantrud, H.A. 1991. Widgeongrass (*Ruppia maritima* L.): a literature review. U.S. Fisheries and Wildlife Services. *Fisheries and Wildlife Research*. 10, 58.
- Kensley, B. and Schotte, M. 1989. Guide to the marine isopod crustaceans of the Caribbean. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 308 p.
- Kitsos, M.S. and Koukouras, A. 2003. Effects of a tidal current of graded intensity on the midlittoral hard substratum peracaridan fauna in the Aegean Sea. *Crustaceana*. 76 (3): 295-306.
- Kruschwitz, L.G. 1978. Environmental factors controlling reproduction of the amphipod *Hyaella azteca*. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*. 58:16-21.
- McCabe, D.J. and Gotelli, N.J. 2000. Effects on disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia*. 124: 270-279.
- Medina, P.P., Marín, M.E., Polo, C.A., Reyes, J.L. y Godoy, A.R. 2005. Isópodos en raíces de mangle rojo (*Rhizophora mangle*), en Isla San Carlos, estado Zulia, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*. 39 (1): 67-79.
- Miserendino, M.L. 2001. Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships. *Hydrobiologia*, 444: 147-158.

- Morán-Silva, A., Martínez Franco, L.A., Chávez-López, R., Franco-López, J., Bedia-Sánchez, C., Contreras Espinoza, F., Gutiérrez Mendieta, F., Brown-Peterson, N.J. and Peterson, M.S. 2005. Seasonal and spatial patterns in salinity, nutrients, and Chlorophyll *a* in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, Mexico. *Gulf and Caribbean Research*. 17: 133-143.
- Murphy, L.R., Kisey, S.T. and Durako, M.J. 2003. Physiological effects of short-term salinity changes on *Ruppia maritima*. *Aquatic Botany*. 75: 293-309.
- Myers, A.A. 2004. Amphipoda (Crustacea) of the family Aoridae (Corophiidea) from Rodrigues, Indian Ocean. *Journal of Natural History*. 38: 3123-3135.
- Palmer, M.W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*. 74 (8): 2215-2230.
- Pennak, W.R. 1991. Freshwater Invertebrates of the United States (Protozoa to Mollusca). 3rd ed. John Wiley and Sons, Inc., New York. 161 p.
- Pinder, L.C.B. 1986. Biology of freshwater Chironomidae. *Annual Review of Entomology*. 31: 1-23.
- Reguero, M. y García-Cubas, A. 1989. Moluscos de la Laguna de Alvarado, Veracruz: Sistemática y Ecología. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México*. 16 (2): 279-306.
- Rocha, R.A., Cházaro, O.S., Román, C.R. y Molina, B.H.M. 1996. Clave de identificación para estadios zoea, mysis, postlarvas (Caridea y Penaeidea) y megalopas (Anomura Brachyura) de la laguna de Alvarado, Veracruz. México. *Revista de Zoología. Universidad Nacional Autónoma de México*. Número Especial (1): 1-22
- Rocha-Ramírez, A. Ramírez-Rojas, A. Chávez-López, R. and Alcocer, J. 2006. Invertebrate assemblages associated with root masses of *Eichornnia crassipes* Mart. Solms. in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, Mexico. *Aquatic Ecology*. Jan 2006, Pages 1-15, DOI

10.1007/s10452-006-9054-2, URL: <http://dx.doi.org/10.1007/s10452-006.9054-2>.

- Rundle, S.D., Atrill, M.J. and Arshad, A. 1998. Seasonality in macroinvertebrate community composition across a neglected ecological boundary, the freshwater-estuarine transition zone. *Aquatic Ecology*, 32: 211-216.
- Scaps, P. 2002. A review of the biology, ecology, and potential use of the common ragworm *Hediste diversicolor* (O.F. Müller) (Annelida: Polychaeta). *Hydrobiologia*. 470: 203-218.
- Sharitz, R. R. and Batzer, D. P. 1999. An introduction to freshwater wetlands in North America and their invertebrates. In: *Invertebrates in freshwater wetlands of North America: Ecology and management*. Batzer D.P., Rader R.B., and Wissinger S.A. (Eds). John Willey & Sons. p.p. 1-21.
- Sheridan, P.F. and Livingston, R.J. 1983. Abundance and seasonality of infauna and epifauna inhabiting a *Halodule wrightii* meadow in Apalachicola Bay, Florida. *Estuaries*. 6 (4): 407-419.
- Sheridan, P. 2004. Recovery of floral and faunal communities after placement of dredged material on seagrasses in Laguna Madre, Texas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 59: 441-458.
- Snelgrove, P.V.R. and Butman, C.A. 1994. Animal-sediment relationships revisited: Cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 32: 111-177.
- Soldner, M., Stephen, I., Ramos, L., Angus, R., Wells, N.C., Grosso, A. and Crane, M. 2004. Relationship between macroinvertebrate fauna and environmental variables in small streams of the Dominican Republic. *Water Research*. 38: 863-874.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F. J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3rd ed. W.H. Freeman and Company. San Francisco. p. 877
- Stanfield, J.H., Perrow, M.R., Tench, L.D., Jowitt, A. J. D., and Taylor, A. A. L. 1997. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against predation: observation on seasonal changes in relation to

macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia*. 342/343: 229-240.

- Stevenson, J.C. 1988. Comparative ecology of submersed grass beds in freshwater, estuarine, and marine environments. *Limnology and Oceanography*. 33 (4, part 2): 867-893.
- Thorp, J.H. and Covich, A.P. 1991. Ecology and classification of North American of freshwater invertebrates. Academic Press, Inc., New York, USA. 911 p.
- Thorpe, T. and Lloyd, B. 1999. The macroinvertebrate fauna of St. Lucia elucidated by canonical correspondence analysis. *Hydrobiologia*. 400: 195-203.
- Van Houte-Howes, K.S.S., Turner, S.J., Pilditch, C.A. 2004. Spatial differences in macroinvertebrate communities in intertidal seagrass habitats and unvegetated sediment in three New Zealand estuaries. *Estuaries*. 27(6): 945-957.
- Villalobos, F.A., Gómez, S., Arenas, V., Cabrera, J., De la Lanza, G. y Manrique, F. 1975. Estudios Hidrobiológicos en la Laguna de Alvarado (Febrero – Agosto, 1966). *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México*. 46, Serie Zoología. (1): 1-34
- Virnstein, R., Nelson, W.G., Lewis, F.G. and Howard, R.K. 1984. Latitudinal patterns in seagrass epifauna: Do patterns exist, and can they be explained? *Estuaries*. 7: 310-330.
- Weatherhead, M.A. and James, M.R. 2001. Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia*, 462: 115-129
- Williams, A.B. 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 550 p.
- Winfield, A. C. I. 1999. Peracáridos (Crustacea) asociados a praderas de pastos marinos (*Ruppia maritima*) del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz: Un análisis ecológico espacio-temporal. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. p 80.

- Yeates, G.W., Bongers, T., De Goede, R. G. M., Freckman, D.W. and Georgieva, S.S. 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera – An outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*. 25 (3): 315-331
- Yozzo, D.J. and Steineck, P.L. 1994. Ostracoda from tidal freshwater wetlands at Stockport, Hudson River estuary: Abundance, distribution, and composition. *Estuaries*. 17 (3): 680-684.

11. CRÉDITOS

Trabajo de investigación realizado en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.

Tutor Principal:

Dr. Sergio Cházaro Olvera, FES, Iztacala, UNAM.

Sinodales:

Dr. Javier Alcocer Durand, FES Iztacala, UNAM.

Dr. Ramiro Román Contreras, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

Dr. Fernando Álvarez Noguera, Instituto de Biología, UNAM.

M. en C. Rafael Chávez López, FES Iztacala, UNAM

Apoyo Financiero:

Esta investigación fue financiada por el programa de becas del CONACYT (No. de registro 189407); el proyecto PAPCA 2003 “Calidad ecológica de los hábitat de pastos sumergidos (*Ruppia maritima* L.) para los peces del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz” ; y el programa de becas de posgrado del COMECyT 2006 (No. de registro 0051).

Soporte taxonómico:

Dr. Manuel Elías Gutierrez (Cladocera), ECOSUR, Chetumal.

Dra. Cristina Cramer (Acarii), Facultad de Ciencias, UNAM.

M. en C. Arturo Rocha Ramírez y Dr. Sergio Cházaro Olvera (Crustacea y Mollusca), FES, Iztacala, UNAM.