



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

**Análisis ecológico de las relaciones
alimenticias de la ictiofauna en los
ríos asociados a la Laguna de
Alvarado, Veracruz. México.**

TESIS

Que para obtener el Título de

BIÓLOGA

Presenta

Laura Adriana Escobedo Báez.

ASESOR: *M. en C. Jonathan Franco López.*



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Estado de México. 2010.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

A mi papa, Francisco, por ser el apoyo interminable e incondicional en todas mis decisiones, por ser el confortante abrazo en todo momento, por estar siempre aquí, conmigo.

Por la grande admiración y respeto que me mereces.

A mi mamá, que aunque hemos pasado momentos difíciles siempre has estado apoyándome.

A mis hermanos Mau, Omar y Miguel, por el tanto amor que les tengo.

A mi tío Armando, por la presencia casi paterna que siempre he apreciado.

A mis abuelos Chuy y Agustín†.

A G R A D E C I M I E N T O S

Al M. en C. Jonathan Franco López, que más que ser un excelente director de tesis, por la confianza que mostro en este proyecto y en lo personal con sus comentarios un tanto hilarantes que brindaron un gran apoyo.

A mis revisores de tesis: Biol. Carlos Bedía Sánchez, Biol. José Antonio Martínez Pérez, Dr. Sergio Cházaro Olvera, y al Biol. Héctor Barrera Escorcía.

Al bonachón de Charly por ser el buen amigo, esa buena compañía y sus prácticas interminables y hasta de madrugada.

A Valery, Aarón, Víctor, Armando, por haber estado siempre a mi lado y sobre todo en los momentos que más los he necesitado, así que sí, simplemente los adoro.

A mis amigos....

INDICE

I. RESUMEN	...1
II. INTRODUCCIÓN	...2
III. ANTECEDENTES	...5
IV. OBJETIVOS	8
V. METODOLOGÍA	11
VI. RESULTADOS	15
Parámetros Ambientales	20
Parámetros Ecológicos	22
Análisis trófico	32
Solapamiento trófico	42
Amplitud del nicho	48
Redes tróficas	51
VII. DISCUSIÓN	
Parámetros Ambientales	65
Parámetros Ecológicos	68
Análisis trófico	71
Redes Tróficas	76
VIII. CONCLUSIONES	78
IX. LITERATURA CITADA	79

RESUMEN

Las relaciones tróficas son un aspecto importante de la biología de las especies que destacan en los ambientes estuarinos, ya que constituyen un elemento del nicho ecológico y determinan en gran medida algunos parámetros poblacionales, como la abundancia, la densidad y la composición específica.

El presente trabajo realizado de mayo de 2007 y concluido en febrero de 2008., con la finalidad de abarcar las tres temporadas climáticas, analizó las posibles relaciones tróficas entre las especies ícticas de los ríos que confluyen a la laguna de Alvarado, así como la composición alimenticia de ellas.

Encontrando que la ictiofauna de este sistema esta compuesta por 45 especies, teniendo como familias representativas Ariidae, Guerridae y Cichlidae; destacan las especies *Cathorops melanopus*, *Diapterus auratus*, *Cichlasoma urophthalmus* y *Diapterus rhombeus*, con el 74.07% especies capturadas

La diversidad de las especies fluctúa en las temporadas de colecta, registrando valores máximos (3.4116 bits/ind) en la temporada de secas en el río Acula, así mismo para la equitatividad (0.7768) y los menores registros en el río Papaloapan en temporada de nortes (1,7574 bits/ind) así como la menor equitatividad (0.4902).

Durante la temporada de Lluvias en el río Papaloapan., fue en la que existió un mayor solapamiento trófico, no siendo así para la temporada de secas, ya que en esta temporada no se registraron solapamientos tróficos notables.

Se encontraron patrones de alimentación bentofagos para el río Papaloapan, en todas sus temporadas, con variaciones en el consumo de algas, anfípodos, poliquetos, detritus y restos de pez. Para el río Acula, durante las tres temporadas muestreadas se reconocieron gremios formados por organismos bentófagos y carnívoros, incluyendo un grupo de especies omnívoras en período de Nortes y finalmente para el río Blanco se reconocieron gremios formados por especies carnívoras, bentofagas y omnívoros.

Tanto el detritus, algas, pastos y peces son eslabones importantes en las redes tróficas y una disminución de estos, podría impactar la estructura de la comunidad al afectar la estructura trófica y dinámica de las especies que utilizan la laguna para distintos fines.

INTRODUCCIÓN

En México, los sistemas estuarinos representan entre el 30 y 35% de la superficie costera con que cuenta nuestro país y que se conforma principalmente por lagunas costeras, de estas, 42 de las 143 registradas en nuestros litorales, se localizan a la largo de las costas del Golfo de México y el mar Caribe. Estos ambientes, se caracterizan por poseer un cambio continuo de sus condiciones, derivado de los efectos hidrológicos ocasionados por el encuentro de dos masas de agua de diferente origen y propiedades físico-químicas (Contreras y Castañeda, 2004).

Desde un enfoque espacial, el hecho de que existan normalmente áreas de influencia dulceacuícola en las lagunas costeras, de forma permanente, propicia la colonización de organismos de origen acuático continental; por otro lado, la persistencia del efecto mareal provee de especies de estirpe marina (Contreras-Castañeda, 2004). De forma adicional, este conjunto de características favorece que los estuarios y lagunas costeras sean medios altamente productivos debido a la fuerte interacción ambiental provocada por los cambios en la dirección del viento y la estacionalidad climática del sitio (Campos, 1996).

Esta alta productividad es consecuencia de las condiciones ambientales que prevalecen en la zona, así como el contacto con el margen continental, el aporte de nutrientes por las corrientes litorales, el acarreo por surgencias en los márgenes de los océanos y la accesibilidad de aprovechamiento (Aquino, 2001).

El ambiente lagunar-estuarino provee dos funciones primarias en algunas etapas del ciclo de vida de ciertas especies: suministro de alimento y adecuada área de crianza durante el período de rápido crecimiento y protección de depredadores (Yáñez-Arancibia, 1986).

El Sistema Lagunar de Alvarado, se encuentra compuesto por las Lagunas: Camaronera, Buen País y Alvarado, se pueden distinguir 2 tipos de hábitats: los Manglares y las Praderas de Pastos Marinos (Franco, *et. al.* 1992). Las zonas de vegetación sumergida representan sitios de refugio, alimentación y reproducción para los organismos que se encuentran asociados a ellos. En el sistema lagunar de Alvarado existen este tipo de asociaciones, las cuales se localizan en áreas poco profundas y cercanas a las riberas de la laguna (Camacho, *et. al* 1991).

En este ambiente, las poblaciones de peces tienen una asociación importante con el fondo, como una característica importante vinculada con el comportamiento reproductivo, patrones de migración y hábitos alimentarios.

Uno de los principales roles ecológicos de los peces, es controlar la estructura específica y numérica de consumidores a través de la competencia y depredación, transportar y contribuir con el flujo energético entre hábitats y límites de los ecosistemas (Yáñez-Arancibia y Nugent, 1978; Medina. *et. al* 2004).

Las redes alimentarias describen las interacciones de alimentación en una comunidad biótica y se puede utilizar para asignar el movimiento de nutrientes y materiales a través de los ecosistemas; la comprensión del origen y destino de los nutrientes y la naturaleza de las interacciones complejas, entre los productores y los consumidores, es un tema fundamental en la ecología (Douglas, 2005).

Las relaciones tróficas son un aspecto importante de la biología de las especies que destacan en este tipo de ambientes, ya que constituyen un elemento del nicho ecológico y determinan en gran medida algunos parámetros poblacionales, como la abundancia, la densidad y la composición específica (Margalef, 1983; Lagler, 1984; Berry, citado por Raymundo, 2000; Carbajal y col. 2008).

El zooplancton como entidad trófica en los ambientes acuáticos, convierte y transfiere la energía de la enorme biomasa del fitoplancton hacia los niveles tróficos superiores. La pérdida de energía, entre uno y otro, probablemente marca el número de niveles posibles en una comunidad determinada.

En las redes alimentarias, se asume que entre una o varias especies de un nivel trófico determinado, son consumidas por diversas especies del nivel trófico superior; sin embargo, en la mayoría de estos casos esto no sucede, las relaciones suelen ser mas complejas y muchos organismos obtienen alimento de varios niveles tróficos a la vez.

Por lo que el estudio de las relaciones depredador-presa, la amplitud y el solapamiento del espectro trófico, permite conocer la dinámica trófica en la comunidad, en el caso de la Laguna de Alvarado, su estudio permitirá reconocer los componentes que participan en la repartición de los recursos alimenticios y caracterizar el flujo de energía en el ecosistema; para ello, es necesario estudiar los tipos alimenticios de peces como una forma de entender el papel funcional de estos en algún subsistema de la laguna.

ANTECEDENTES.

Sánchez. M. *et. al.* (2003), analizaron los contenidos estomacales de 21 especies de peces capturadas en el río Yucao, Chile, estableciendo que los recursos alimentarios aprovechados por estos organismos son variados y pertenecen a diferentes niveles de la trama trófica. Dentro de las especies analizadas predominaron las omnívoras, que consumen indistintamente material vegetal o animal de origen alóctono o del cuerpo de agua.

Medina. M., *et. al.* (2004), analizaron la alimentación y relaciones tróficas de especies ícticas de la zona costera del norte de Chile, considerando ocho especies por su mayor frecuencia en las capturas e indican que estas especies son carnívoras con comportamientos tróficos carcinófagos e ictiófagos. Las interacciones tróficas entre especies muestran baja sobreposición dietaria al nivel de similitud promedio de un 30%, indicando que estas especies son generalistas.

Muñetón-Gómez. *et. al.* (2001), estudiaron el contenido estomacal de *Spondylus leucacanthus* determinando la composición en un 60% por detritus, células fitoplanctónicas (30%) y restos de espículas de esponjas y material no identificado (10%). La mayor frecuencia de células del fitoplancton en el contenido estomacal; así como en el medio.

Allen T. *et. al.* (2006), analizaron la estructura trófica de la comunidad de peces asociados a praderas de *Thalassia testudinum* del golfo de Cariaco, Venezuela. Obtuvieron 15.509 peces pertenecientes a 27 familias y 44 especies; de las cuales 23 especies fueron carnívoras (57%), ocho omnívoras (20%), cinco planctívoras (13%), dos herbívoras y dos detritívoras (5%).

Cruz. E. y Abitia. C. (2004), estudiaron los hábitos alimenticios de *Trachinotus paitensis*, en la laguna de San Ignacio B.C.S, reportando que es una especie depredadora oportunista impactando principalmente en invertebrados bentónicos.

Valtierra-Vega M., Schmitter-Soto J. (2000), estudiaron la alimentación de siete especies de cíclidos en la laguna Caobas, Yucatán. Encontrando que los ítems alimentarios predominantes fueron: quironómidos, ácaros, copépodos, cladóceros y ostrácodos.

Román. H, *et. al.* (2006), estudiaron la composición íctica (larvas) del canal nuevo de la laguna Tampamachoco, en el periodo de estiaje de 2003 a 2004, encontrando 16 familias de las cuales 3 son nuevas Microdesmidae, Batrachoididae y Cynoglossidae.

Ayala-Pérez, *et. al.* (2003), estudio la comunidad íctica de Laguna de Términos, encontrando un total de 107 especies, de las cuales 18 fueron las mas dominantes, en cuanto a peso y porcentaje de frecuencia de aparición, destacando *Cathorops melanopus* con el 26.5% de la captura total, estimando la diversidad de la comunidad H' entre 1.875 y 3.995.

Chávez-López y Rocha-Ramírez (2005), estudiaron los ensamblajes de peces del sistema lagunar de Alvarado de 2000 a 2002 encontrando 4 gremios ecológicos: marino estenohalino, marino eurihalino, estuarino y dulceacuícolas. Haciendo comparaciones bibliográficas encontraron que los ensamblajes de especies del sistema lagunar de Alvarado no han sufrido cambios significantes, a pesar de que indican una pérdida reciente en la diversidad.

Franco-López. *et. al.* (1996), presentaron la riqueza ictiofaunística obtenida de 1987 a 1995, del complejo lagunar de Alvarado e incluyeron la fauna acompañante de camarón de la plataforma continental, encontrando que en la zona lagunar se registran 82 especies, mientras que en la zona marina adyacente la composición es de 157 especies, de las cuales el 52% representa importancia económica y/o carnada para la extracción de otras especies.

Peláez-Rodríguez. *et. al.* (2005), estudiaron la dieta de los peces piscívoros demersales, capturados como fauna acompañante del camarón del sistema de lagunas de Alvarado; realizaron muestreos de noviembre de 1993 hasta enero de 1995, obteniendo un total de 14 especies; siendo *Trichiurus lepturus* y *Synodus foetens* los depredadores demersales dominantes. Donde se observaron diferencias en el consumo de alimento en las tres temporadas. La temporada de nortes mostró la mayor variación de presas con 20 especies, y la menor variación se presentó en la temporada de secas con 9 especies.

Arceo-Carranza. *et. al* (2004), realizaron una comparación de la dieta de los belonidos, *Strongylura marina* y *Strongylura notata*, en el sistema lagunar de Alvarado, de junio de 2000 a julio de 2001, analizando la amplitud de dieta y el solapamiento trófico de ambas especies. La dieta de *S. marina* consiste en 25 tipos de presa de los cuales los peces constituyeron la presa dominante y para *S. notata* comprendió 29 tipos de presas diferentes, siendo los peces, camarón, poliquetos e himenópteros las presas dominantes para esta especie.

OBJETIVO GENERAL

Analizar los tipos alimenticios y las relaciones tróficas de la ictiofauna presente en las desembocaduras de los ríos que drenan hacia la Laguna de Alvarado. Ver.

PARTICULARES:

Determinar las especies que constituyen la comunidad íctica presente en la desembocadura de los ríos Papaloapan, Acula y Blanco, que drenan hacia la Laguna de Alvarado. Ver en un ciclo anual de 2007 a 2008.

Obtener la composición específica de la comunidad íctica presente en la zona de desembocadura de los ríos Papaloapan, Acula y Blanco, en las temporadas de Nortes, Secas y Lluvias.

Estimar la diversidad, dominancia y equitatividad de la comunidad íctica, de forma estacional, en la desembocadura de los ríos Papaloapan, Acula y Blanco, en las temporadas de Nortes, Secas y Lluvias.

Determinar la estructura de la comunidad íctica en la desembocadura de los ríos Papaloapan, Acula y Blanco, en las temporadas de Nortes, Secas y Lluvias.

METODOLOGÍA

Se ubicaron 6 sitios de muestreo asociados a los tres ríos (Papaloapan, Acula y Blanco), que desembocan a la laguna de Alvarado, ubicando 2 sitios en cada uno de ellos, el primero a 1 km de la desembocadura y el segundo en la desembocadura con la laguna de Alvarado.

Con la finalidad de abarcar las diferentes épocas climáticas los muestreos se realizaron los meses de mayo, agosto, septiembre, octubre, noviembre de 2007 y febrero de 2008. En cada una de las estaciones se obtuvieron los parámetros físico-químicos del agua como son; profundidad, temperatura, salinidad y oxígeno disuelto y se colectaron muestras de la comunidad nectónica.

Los peces se colectaron con un chinchorro playero de 50 m. de largo, 2.5 m. de altura y luz de malla de 1 pulgada. Los organismos se fijaron con formol al 10%, inyectándolos en la cavidad abdominal para detener los procesos digestivos. En el laboratorio, las especies se determinaron utilizando las claves taxonómicas de Fischer 1978; Hoese and Moore, 1977 y Castro 1978.

Se determinó la abundancia de cada especie, así como la biomasa total específica, para obtener los parámetros ecológicos se determino el índice de Diversidad de Shannon-Weaver, H' (Shannon-Weaver, 1949) por abundancia, la riqueza específica.

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

Donde:

S – número de especies

p_i – proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos

n_i – número de individuos de la especie i

N – número de todos los individuos de todas las especies

La equitatividad se calculó utilizando el índice J' de Pielou (1979)

$$J' = H'/\log S$$

Donde

H' : Es el índice de Shannon-Weaver ya definido.

S : Es el número de especies contadas en el censo.

Así como el índice de dominancia comunitaria de McNaughton que se refiere a abundancia numérica de las especies y su influencia en la naturaleza de la comunidad.

$$I. D. = 100 \times Y1 + Y2 \div Y$$

Donde:

$Y1$ = número de individuos de la especie más abundante en la estación de muestreo.

$Y2$ = segunda especie con mayor número de individuos.

Y = número total de individuos de todas las especies

Los datos de diversidad entre ríos y temporadas se evaluaron mediante análisis de varianza de una vía (ANOVA), con nivel significativo de $\alpha < 0.05$ (Daniel, 1997), de no resultar diferencias significativas se efectuó una comparación de la diversidad entre ríos y temporadas para determinar si estas son significativamente diferentes, para lo cual se calculó la varianza del índice de Shannon (H') y los grados de libertad para cada localidad, posteriormente se calculó el valor crítico el valor de t de Student (Brower y Zar, 1997).

El análisis de contenido estomacal se efectuó por el método numérico, de acuerdo a los criterios de Windell y Stephen (Bagenal, 1978).

Índice numérico (%N): número total de individuos de un grupo encontrado en un estómago, expresado como un porcentaje del número total de individuos de todos los grupos encontrados.

El análisis trófico fue realizado mediante el coeficiente de similitud de Bray-curtis.

$$B = \frac{\sum_{i=1}^s |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum_{i=1}^s [X_{ij} + X_{ik}]}$$

Donde:

B = medida de Bray-Curtis entre las muestras j y k

Xij = número de individuos de la especie i en la muestra j

Xik = número de individuos de la especie i en la muestra k

S = número de especies

El porcentaje de solapamiento, se determino por el índice de Renkonen.

$$P = \sum \text{mínimo} (P1, P2i)$$

Donde:

P= es el porcentaje de similitud entre las muestras 1 y 2

P1i= porcentaje de las especies i en muestra de la comunidad 1,

P2i= porcentaje de las especies i en muestra de la comunidad 2.

La amplitud de la dieta (amplitud del nicho). Esta medida precisa cuantitativamente si los organismos son generalistas cuando presentan una alimentación variada o si son especialistas al consumir preferentemente una

presa. Para tal efecto fue calculada usando el índice estandarizado de Levin's (Krebs, 1989), según la ecuación:

$$B = 1/\sum p_j^2$$

$$B_A = \frac{(B - 1)}{(n - 1)}$$

Donde

p_j = la proporción de la dieta que comprende las especies de la presa j;

n = el número total de especies de la presa.

El valor obtenido representa la amplitud del nicho para las especies. El valor del rango calculado varía de 0 hacia 1, en donde valores bajos indican que la alimentación se encuentra dominada por pocas presas.

El solapamiento trófico o grado de sobre posición entre las dietas fue calculado con el índice de Renkonen, Krebs, 1989.

$$P = \sum_i \text{mínimo} (p_{1i}, p_{2i})$$

Donde:

P = $\sum_i \text{mínimo} (p_{1i}, p_{2i})$ Donde p_{1i} = porcentaje de especie i en comunidad 1

p_{2i} = porcentaje de especie i en comunidad 2

El análisis de los contenidos estomacales, se realizó con el programa PRIMER 6.1, (Clarke y Gorley 2006), finalmente, con los resultados obtenidos de los análisis estomacales de los peces y de la comunidad bentónica, se esquematizaron en una red trófica para cada uno de los hábitats seleccionados en cada temporada del año. Para el análisis estructural de la red trófica se utilizó el software, UCINET 6, (Borgatti et al., 2002). Utilizando este programa se determinaron características estructurales tanto de la red en su totalidad como el papel que juegan las especies en la integración de la misma.

RESULTADOS

Se colectaron un total de 2398 organismos en los muestreos efectuados en el periodo comprendido de Mayo de 2007 a Febrero de 2008, identificando 45 especies, agrupadas dentro de 20 familias, que se ordenan de acuerdo a la clasificación de Nelson 1984 (Rendón 2004), en el siguiente listado:

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Clase Osteichthys

Orden Alupiformes

Familia Synodontidae

Género Synodus

Especie ***Synodus foetens*** (Linnaeus 1766)

Orden Batrachoidiformes

Familia Batrachoididae

Género Opsanus

Especie ***Opsanus beta*** (Goode y Bean 1882)

Orden Beloniformes

Familia Belonidae

Género Strongylura

Especie ***Strongylura marina*** (Walbaum, 1792)

Especie ***Strongylura notata*** (Poey, 1860)

Familia Hemiramphidae

Género Hyporhamphus

Especie ***Hyporhamphus roberti roberti*** (Jordan &
Evermann, 1927)

Orden Clupeiforme

Familia Clupeidae

Género Harengula

Especie ***Harengula clupeola*** (Cuvier, 1829)

Género Opistonema

Especie ***Opistonema oglinum*** (Lesueur, 1818)

Orden Rajiformes

Familia Dasyatidae

Género *Dasyatis*

Especie ***Dasyatis americana*** (Hildebrand y Schroeder, 1928)

Especie ***Dasyatis sabina*** (Le Sueur, 1824)

Orden Perciforme

Familia Carangidae

Género Caranx

Especie ***Caranx crysos*** (Mitchill, 1815)

Género Caranx

Especie ***Caranx hippos*** (Linnaeus, 1766)

Familia Centropomidae

Género *Centropomus*

Especie ***Centropomus parallelus*** (Poey, 1860)

Especie ***Centropomus undecimalis*** (Bloch, 1792)

Familia Cichlidae

Género *Cichlasoma*

Especie ***Cichlasoma pearsei*** (Hubbs, 1936)

Especie ***Cichlasoma sp.*** (Swainson, 1839)

Especie ***Cichlasoma urophthalmus*** (Günther, 1862)

Especie ***Thorichthys helleri*** (Steindachner, 1864)

Género *Oreochromis*

Especie ***Oreochromis niloticus*** (Linnaeus, 1758)

Género *Petenia*

Especie ***Petenia splendida*** (Günther, 1862)

Familia Eleotridae

Género *Dormitator*

Especie ***Dormitator maculatus*** (Bloch, 1792)

Género *Eleotris*

Especie ***Eleotris pisonis*** (Gmelin, 1789)

Género *Gobiomorus*

Especie ***Gobiomorus dormitor*** (Lecepede, 1800)

Familia Gerreidae

Género *Diapterus*

Especie ***Diapterus auratus*** (Ranzani, 1842)

Especie ***Diapterus rhombeus*** (Cuvier, 1829)

Género *Eucinostomus*

Especie ***Eucinostomus melanopterus*** (Bleeker 1863)

Género *Eugerres*

Especie ***Eugerres plumieri*** (Cuvier, 1830)

Familia Gobiidae

Género *Gobioides*

Especie ***Gobioides broussonnetii*** (Lacepede, 1800)

Género *Gobionellus*

Especie ***Gobionellus oceanicus*** (Pallas, 1770)

Familia Haemulidae

Género *Conodon*

Especie ***Conodon nobilis*** (Linnaeus, 1758)

Familia Lutjanidae

Género Lutjanus

*Especie **Lutjanus griseus*** (Linnaeus, 1758)

Familia Mugilidae

Género Mugil

*Especie **Mugil cephalus*** (Linnaeus, 1758)

*Especie **Mugil curema*** (Valenciennes, 1836)

Familia Sciaenidae

Género Bairdiella

*Especie **Bairdiella chrysoura*** (Lacepède 1803)

*Especie **Bairdiella ronchus*** (Cuvier, 1830)

Género Micropogonias

*Especie **Micropogonias furnieri*** (Desmarest, 1823)

Género Stellifer

*Especie **Stellifer lanceolatus*** (Holbrook 1855)

Familia Sparidae

Género Archosargus

*Especie **Archosargus prabatocephalus*** (Walbaum, 1792)

Género Lagodon

*Especie **Lagodon rhomboides*** (Linnaeus, 1766)

Orden Pleuronectiformes

Familia Achiridae

Género Achirus

*Especie **Achirus lineatus*** (Linnaeus 1758)

Género Trinectes

*Especie **Trinectes maculatus*** (Bloch & Schneider, 1801)

Familia Paralichthyidae

Género Citharichthys

Especie ***Citharichthys spilopterus*** (Günther, 1862)

Orden Siluriformes

Familia Ariidae

Género Arius

Especie ***Ariopsis felis*** (Linnaeus, 1766)

Género Bagre

Especie ***Bagre marinus*** (Mitchill 1815)

Género Cathorops

Especie ***Cathorops melanopus*** (Günther 1864)

Orden Syngnathiformes

Familia Syngnathidae

Género *Syngnathus*

Especie ***Syngnathus scovelli*** (Evermann & Kendall, 1896)

Parámetros ambientales.

Los afluentes de los ríos que desembocan a la Laguna de Alvarado Veracruz, durante la temporada de secas, presentan una profundidad que oscila entre los 70 cm en la parte mas baja del muestreo en la estación 1 del río Acula y la zona mas profunda en la estación 2 del río Papaloapan; la transparencia fluctúa entre los 52cm y los 110 en el río Blanco; la temperatura ambiental promedio fue de 29.5°C, sin tener variaciones notables, una temperatura del agua media de 28.7°C, teniendo temperaturas máxima de 29.5 en el río Acula, en la estación de muestreo 1 y una temperatura mínima de 28°C para el mismo río, pero en la segunda estación de muestreo; el mayor nivel de salinidad se presentó en los ríos Papaloapan y Acula, al igual que los niveles de turbidez y de oxígeno disuelto (Tabla 1).

Para la temporada de lluvias, los afluentes presentan una profundidad que oscila entre los 90 cm en la parte mas baja del muestreo, siendo en el río Acula y la zona mas profunda para el río Papaloapan y Blanco, la transparencia fluctúa entre los 64cm y los 130 cm en el río Blanco, la temperatura ambiental, al igual que la temperatura del agua en promedio fue de 30.5°C, el mayor nivel de salinidad se presentó en los ríos Papaloapan y Acula, al igual que los niveles de oxígeno disuelto y de turbidez (Tabla 2).

Con respecto a la temporada de nortes, la profundidad osciló entre los 70 cm y 190cm, la zona mas profunda ubicada en el río Papaloapan, la transparencia oscila entre los 60 cm y 150 cm, la temperatura ambiente al igual que la temperatura del agua, en promedio fue de 24°C: la salinidad en esta temporada presento los niveles mas bajos con 2 ‰ como punto máximo, el oxígeno disuelto presentó una variación de 2.4 g/l con respecto al punto mas bajo (Tabla 3).

PARÁMETRO	BLANCO 1	BLANCO 2	ACULA 1	ACULA 2	PAPALOAPAN 1	PAPALOAPAN 2
Profundidad	170 cm.	190 cm	70 cm	190 cm.	120 cm.	200 cm
Transparencia	100 cm.	110 cm	60 cm.	100 cm.	52 cm.	64 cm
Temperatura ambiente	29°C	29°C	30°C	29°C	30°C	30 °C
Temperatura del agua	29.2°C	28.5°C	29.5°C	28°C	29°C	28.5°C
Salinidad	4.5 ‰	2 ‰	7 ‰	2 ‰	8 ‰	2 ‰
Oxígeno disuelto	6.2 g/l	6.5 g/l	6.2 g/l	7.2 g/l	7.5 g/l	7.0 g/l
Turbidez	9	4.2	11	6	16	9

Tabla 1. Parámetros fisicoquímicos reportados para la temporada de secas en los tres afluentes.

PARÁMETRO	BLANCO 1	BLANCO 2	ACULA 1	ACULA 2	PAPALOAPAN 1	PAPALOAPAN 2
Profundidad	180 cm.	190 cm	90 cm	170 cm.	90 cm.	190 cm
Transparencia	120 cm.	130 cm	92 cm.	131 cm.	64 cm.	125 cm
Temperatura ambiente	29°C	30°C	31°C	31°C	31°C	31 °C
Temperatura del agua	30.9°C	29.7°C	32°C	30.5°C	30.3°C	29.6°C
Salinidad	6 ‰	4 ‰	11 ‰	4 ‰	18 ‰	11 ‰
Oxígeno disuelto	5.9 g/l	6.5 g/l	7.3 g/l	6.9 g/l	5.5 g/l	7.2 g/l
Turbidez	4.1	3.5	8.1	4	10	6

Tabla 2. Parámetros fisicoquímicos reportados para la temporada de lluvias en los tres afluentes

PARÁMETRO	BLANCO 1	BLANCO 2	ACULA 1	ACULA 2	PAPALOAPAN 1	PAPALOAPAN 2
Profundidad	170 cm.	190 cm	70 cm	190 cm.	130 cm.	110 cm
Transparencia	150 cm.	60 cm	60 cm.	90 cm.	90 cm.	70 cm
Temperatura ambiente	24°C	24°C	24.5°C	25°C	23°C	24 °C
Temperatura del agua	23.2°C	22.4°C	23.6°C	24°C	22°C	22.5°C
Salinidad	2 ‰	1 ‰	2 ‰	0 ‰	1 ‰	0 ‰
Oxígeno disuelto	10 g/l	10.8 g/l	11 g/l	11.4 g/l	9 g/l	9.6 g/l
Turbidez	19	5.8	16	7.2	6.2	5.4

Tabla 3. Parámetros fisicoquímicos reportados para la temporada de nortes en los tres afluentes

Parámetros ecológicos

De las 45 especies reportadas, 22 de ellas con 808 organismos se registran en el río Papaloapan, 33 especies y 647 organismos para el río Acula y 35 especies con 944 organismos para el río Blanco, se muestran el total de organismos capturados, incluyendo la biomasa para cada río. (Tabla 4)

	PAPALOAPAN		ACULA		BLANCO	
	Organismos totales	Biomasa total (gr)	Organismos totales	Biomasa total (gr)	Organismos totales	Biomasa total (gr)
<i>Achirus lineatus</i>	-	-	2	6.6	-	-
<i>Archosargus prabatocephalus</i>	-	-	6	233.1	4	157.3
<i>Ariopsis felis</i>	2	28	3	273.9	9	314.9
<i>Bagre marinus</i>	1	9.1	2	14.3	3	14.4
<i>Bairdiella chrysourea</i>	1	9.8	30	625.1	16	135.3
<i>Bairdiella ronchus</i>	-	-	3	36.1	1	16.3
<i>Caranx crysos</i>	2	8.5	7	139.6	1	11
<i>Caranx hippos</i>	2	15.5	-	-	-	-
<i>Cathorops melanopus</i>	159	2816.2	120	2075.5	385	7238.6
<i>Centropomus parallelus</i>	-	-	20	902.6	20	432.6
<i>Centropomus undecimalis</i>	-	-	-	-	3	52.4
<i>Cichlasoma pearsei</i>	-	-	-	-	4	71.7
<i>Cichlasoma sp.</i>	3	141.2	-	-	8	443
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	19	240.5	79	1831.2	151	6223.3
<i>Citharichthys spilopterus</i>	19	83.35	1	1.8	4	18.5
<i>Conodon nobilis</i>	-	-	1	59.4	-	-
<i>Dasyatis americana</i>	-	-	3	278.9	-	-
<i>Dasyatis sabina</i>	1	75	-	-	-	-
<i>Diapterus auratus</i>	373	3299.5	125	1106	151	1176
<i>Diapterus rhombeus</i>	90	1012.8	79	468.5	46	278.1
<i>Dormitator maculatus</i>	-	-	2	110.1	8	351.8
<i>Eleotris pisonis</i>	-	-	4	39	-	-
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	38	424.2	27	189.5	6	31.1
<i>Eugeres plumieri</i>	2	190.3	3	223.4	12	856.3
<i>Gobioides broussonnetii</i>	1	106.8	-	-	1	291.8
<i>Gobiomorus dormitor</i>	2	100.1	2	28.9	1	56.8
<i>Gobionellus oceanicus</i>	19	159.5	-	-	1	8.1
<i>Harengula clupeola</i>	-	-	4	51.3	-	-
<i>Hyporhamphus roberti roberti</i>	-	-	8	311.4	9	429.8

<i>Lagodon rhomboides</i>	-	-	10	121.3	1	12.8
<i>Lutjanus griseus</i>	-	-	2	19.6	-	-
<i>Micropogonias furnieri</i>	-	-	13	337.1	2	38.1
<i>Mugil cephalus</i>	-	-	-	-	3	190.3
<i>Mugil curema</i>	-	-	2	74.6	-	-
<i>Opisthonema oglinum</i>	58	1185.7	9	143.5	28	427.4
<i>Opsanus beta</i>	1	10.1	43	2288.6	12	497.6
<i>Oreochromis niloticus</i>	2	437.6			2	268
<i>Petenia splendida</i>	2	36.9	22	685.7	26	565.5
<i>Stellifer lanceolatus</i>	-	-	-	-	9	228.1
<i>Strongylura marina</i>	11	918.2	11	740.8	10	662.8
<i>Strongylura notata</i>	-	-	1	74.5	3	209.6
<i>Sygnathus scovelli</i>	-	-	1	0.1	-	-
<i>Synodus foetens</i>	-	-	-	-	1	23.6
<i>Thorichthys helleri</i>	-	-	2	335.3	1	63.2
<i>Trinectes maculatus</i>	-	-	-	-	2	7.7
	808	11308.85	647	13827.3	944	21803.8

Tabla 4. Total de especies y biomasa acumulada distribuidos por río.

El río que mostró el mayor número de abundancias a lo largo de las tres temporadas climáticas fue Acula; siendo la época de lluvias donde se presentó el punto más notable con 23 especies. (Fig. 2)

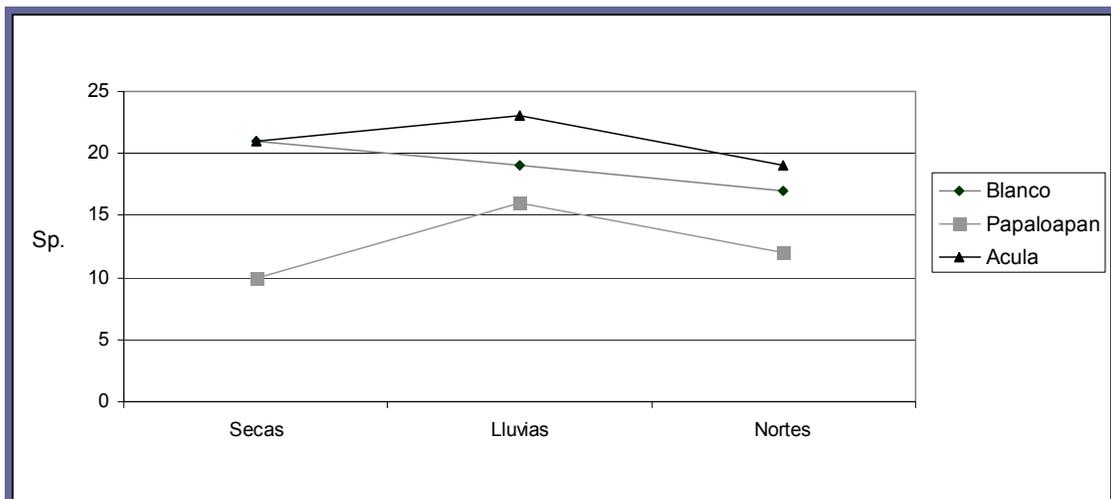


Fig. 2. Abundancia registrada por río en cada temporada.

En el río Acula se identificaron un total de 33 especies, distribuidas a lo largo de las tres temporadas de muestreo, siendo 21 para la época de secas, 23 para la época de lluvias y 18 para el periodo de nortes. (Tabla 5)

	SECAS		LLUVIAS		NORTES	
	Abundancia	Biomasa (gr)	Abundancia	Biomasa (gr)	Abundancia	Biomasa (gr)
<i>Achirus lineatus</i>					2	6.6
<i>Archosargus probatocephalus</i>	1	54.4	2	70.5	3	108.2
<i>Ariopsis felis</i>	1	238.4	2	35.5	-	-
<i>Bagre marinus</i>	-	-	-	-	2	14.3
<i>Bairdiella chrysoura</i>	21	566.5	8	49.9	1	8.7
<i>Bairdiella ronchus</i>	-	-	-	-	3	36.1
<i>Caranx crysos</i>	-	-	7	139.6	-	-
<i>Cathorops melanopus</i>	34	680.7	11	178.4	75	1216.4
<i>Centropomus parallelus</i>	7	405.6	3	11.3	10	485.7
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	2	294.2	76	1481.7	1	1.8
<i>Citharichthys spilopterus</i>			-	-	1	47.5
<i>Conodon nobilis</i>	1	59.4	-	-	-	-
<i>Dasyatis americana</i>	1	142.2	1	89.2	55	376.6
<i>Diapterus auratus</i>	30	387.9	40	341.5	2	6.1
<i>Diapterus rhombeus</i>	17	178.9	60	283.5	2	110.1
<i>Dormitator maculatus</i>	-	-	-	-	4	39
<i>Eleotris pisonis</i>	-	-	-	-	5	39.4
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	2	14.1	20	136	1	9.6
<i>Eugerres plumieri</i>	1	33.7	2	189.7	-	-
<i>Gobiomorus dormitor</i>	1	17.6	1	11.3	-	-
<i>Harengula clupeola</i>	-	-	4	51.3	-	-
<i>Hyporhamphus roberti roberti</i>	3	171.2	5	140.2	-	-
<i>Lagodon rhomboides</i>	10	121.3	-	-	-	-
<i>Lutjanus griseus</i>	-	-	2	19.6	-	-
<i>Micropogonias furnieri</i>	4	70.1	9	267	-	-
<i>Mugil curema</i>	-	-	1	65	7	108.1
<i>Opisthonema oglinum</i>	1	27.5	1	7.9	17	862.1
<i>Opsanus beta</i>	9	702.3	17	724.2	4	251.5
<i>Petenia splendida</i>	-	-	18	434.2	-	-
<i>Strongylura marina</i>	5	354.9	6	385.9	-	-
<i>Strongylura notata</i>	1	74.5	-	-	-	-
<i>Sygnathus scovelli</i>	-	-	1	0.1	-	-
<i>Thorichthys helleri</i>	2	335.3	-	-	-	-

Tabla 5. Abundancia relativa (número y peso) de acuerdo a la temporada de captura para el río Acula.

Para el río Papaloapan se registra un total de 22 especies, de las cuales 10 se presentaron en la temporada de secas, 16 para la temporada de lluvias y 12 especies para la época de nortes. (Tabla 6)

	SECAS		LLUVIAS		NORTES	
	Abundancia	Biomasa (gr)	Abundancia	Biomasa (gr)	Abundancia	Biomasa (gr)
<i>Ariopsis felis</i>	2	28	-	-	-	-
<i>Bagre marinus</i>	-	-	-	-	1	9.1
<i>Bairdiella chrysoura</i>	-	-	-	-	1	9.8
<i>Caranx crysos</i>		-	1	3.7	1	4.8
<i>Caranx hippos</i>	-	-			2	15.5
<i>Cathorops melanopus</i>	17	483.9	76	1214.1	66	1118.2
<i>Cichlasoma sp.</i>	2	77	1	64.2	-	-
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	-	-	19	240.5	-	-
<i>Citharichthys spilopterus</i>	4	38.95	13	37.8	2	6.6
<i>Dasyatis sabina</i>			1	75		
<i>Diapterus auratus</i>	96	1332.7	17	178.5	260	1788.3
<i>Diapterus rhombeus</i>	39	576.5	7	59.6	44	376.7
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	7	105.1	27	275.3	4	43.8
<i>Eugerres plumieri</i>	1	73.8	1	116.5	-	-
<i>Gobioides broussonnetii</i>	-	-	1	106.8	-	-
<i>Gobiomorus dormitor</i>	-	-	2	100.1	-	-
<i>Gobionellus oceanicus</i>	-	-	-	-	19	159.5
<i>Opisthonema oglinum</i>	40	924.5	10	146.3	8	114.9
<i>Opsanus beta</i>	-	-	1	10.1	-	-
<i>Oreochromis niloticus</i>	-	-	2	437.6	-	-
<i>Petenia splendida</i>	-	-	2	36.9	-	-
<i>Strongylura marina</i>	8	640.9	-	-	3	277.3

Tabla 6. Abundancia relativa (número y peso) de acuerdo a la temporada de captura para el río Papaloapan.

Respecto al río Blanco se identificaron 35, siendo esta área de muestreo la que presentó el mayor número de especies fraccionadas a lo largo de los muestreos, de estas 22 especies se presentaron en la época de secas, 21 para la estación de lluvias y finalmente para el periodo de nortes 18 especies. (Tabla 7)

	SECAS		LLUVIAS		NORTES	
	Abundancia	Biomasa (gr)	Abundancia	Biomasa (gr)	Abundancia	Biomasa (gr)
<i>Archosargus probatocephalus</i>	-	-	-	-	4	157.3
<i>Ariopsis felis</i>	1	141.9	6	114.1	2	58.9
<i>Bagre marinus</i>	-	-	-	-	3	4076
<i>Bairdiella chrysoura</i>	6	59.1	10	76.2	-	-
<i>Bairdiella ronchus</i>	1	16.3	-	-	-	-
<i>Caranx crysos</i>	-	-	1	11	-	-
<i>Cathorops melanopus</i>	11	219.2	181	2943.4	193	14.4
<i>Centropomus parallelus</i>	11	244.6	7	131.3	2	56.7
<i>Centropomus undecimalis</i>	3	52.4	-	-	-	-
<i>Cichlasoma pearsei</i>	4	71.7	-	-	-	-
<i>Cichlasoma sp.</i>	-	-	7	388.6	1	54.4
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	95	4370.7	39	1375.2	17	477.4
<i>Citharichthys spilopterus</i>	-	-	4	18.5	-	-
<i>Diapterus auratus</i>	66	566.1	28	190.6	57	419.3
<i>Diapterus rhombeus</i>	27	180.9	11	50.6	8	46.6
<i>Dormitator maculatus</i>	-	-	-	-	8	351.8
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	-	-	5	23.8	1	7.3
<i>Eugerres plumieri</i>	3	51.7	7	611.7	2	192.9
<i>Gobioides broussonnetii</i>	-	-	1	291.8	-	-
<i>Gobiomorus dormitor</i>	-	-	1	56.8	-	-
<i>Gobionellus oceanicus</i>	-	-	1	8.1	-	-
<i>Hyporhamphus roberti roberti</i>	9	429.8	-	-	-	-
<i>Lagodon rhomboides</i>	1	12.8	-	-	-	-
<i>Micropogonias furnieri</i>	2	38.1	-	-	-	-
<i>Mugil cephalus</i>	1	100.7	-	-	2	89.6
<i>Opisthonema oglinum</i>	1	33	17	261.9	10	132.5
<i>Opsanus beta</i>	-	-	2	156.7	10	340.9
<i>Oreochromis niloticus</i>	-	-	-	-	2	268
<i>Petenia splendida</i>	1	53.9	22	435.9	3	75.7
<i>Stellifer lanceolatus</i>	-	-	9	228.1	-	-
<i>Strongylura marina</i>	6	390	4	272.8	-	-
<i>Strongylura notata</i>	1	88.8	-	-	2	120.8
<i>Synodus foetens</i>	1	23.6	-	-	-	-
<i>Thorichthys helleri</i>	1	63.2	-	-	-	-
<i>Trinectes maculatus</i>	1	5.5	1	2.2	-	-

Tabla 7. Abundancia relativa (número y peso) de acuerdo a la temporada de captura para el río Blanco.

Los valores de Número de especies, Diversidad (H') y Equitativdad (J') por río muestran que el río que presento los menores registros en cuanto a números de especies y de diversidad fueron el río Papaloapan, respecto a los ríos Acula y Blanco que registraron valores mas altos en las distintas temporadas (Tabla 8).

		Número de especies	Diversidad (H')	Equitativdad (J')
SECAS	Papaloapan	10	2.309	0.6951
	Acula	21	3.4118	0.7768
	Blanco	22	2.8185	0.6320
LLUVIAS	Papaloapan	16	2.7463	0.6866
	Acula	23	3.3954	0.7506
	Blanco	21	2.8219	0.6424
NORTES	Papaloapan	12	1.7574	0.4902
	Acula	19	2.7544	0.6484
	Blanco	18	2.2025	0.5282

Tabla 8. Parametros ecológicos por temporada.

El río Blanco fue el que presentó el mayor número de especies con 35 y 944 organismos; el río Acula fue el que mostro el mayor índice de diversidad, pese a que el río Papaloapan es que posee el mayor caudal fue el que registro el menor número de especies con 22 y un total de 808 organismos.

De acuerdo al índice de McNaughton, las especies dominantes por abundancia, fueron: *Cathorops melanopus*, *Diapterus auratus*, *Cichlasoma urophthalmus* y *Diapterus rhombeus*, ya que el porcentaje acumulado por las cuatro especies generan el 74.66% del total de la captura, (Tabla 9).

Especie	Total de Organismos	% de Dominancia
<i>Cathorops melanopus</i>	664	27.899
<i>Diapterus auratus</i>	649	27.296
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	249	10.462
<i>Diapeterus rhombeus</i>	215	9.034

Tabla 9. Especies dominantes en el estudio.

Por biomasa el mayor índice de diversidad lo presentó el Río Acula a lo largo de las tres temporadas. (Tabla 10)

		Biomasa (gr)	Diversidad (H')	Equitatividad (J')
SECAS	Papaloapan	4281.35	2.6024	0.2157
	Acula	4930.70	3.8216	0.3115
	Blanco	7214.00	2.4005	0.1873
LLUVIAS	Papaloapan	3103.00	3.0209	0.2604
	Acula	5113.50	3.5168	0.2854
	Blanco	7649.00	3.0695	0.2379
NORTES	Papaloapan	3924.50	2.1868	0.1831
	Acula	3783.10	2.9035	0.2442
	Blanco	6940.50	2.4517	0.1921

Tabla 10. Índice de Diversidad Shannon-Wieaver por biomasa para los muestreos de los ríos que drenan hacia la laguna de Alvarado. Ver.

La dominancia de especies por biomasa se encuentra encabezada por *Cathorops melanopus*, *Cichlasoma urophthalmus*, *Diapterus auratus* y *Opsanus beta*, siendo estas cuatro especies las que aportan el 61.775% del total. (Tabla 11)

Especie	Peso Total (gr)	% de Dominancia
<i>Cathorops melanopus</i>	12130.3	26.016
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	8294.5	17.191
<i>Diapterus auratus</i>	5581.5	11.971
<i>Opsanus beta</i>	2796.3	5.997

Tabla 11. Especies dominantes en cuanto a Biomasa en el estudio.

Se efectuó una comparación de la diversidad entre ríos y temporadas para determinar si estas son significativamente diferentes, para lo cual se calcularon análisis de Varianza (ANOVA) del índice de Shannon (H'), para cada una de las tres temporadas en donde se incluyen los tres ríos, obteniendo valores por debajo del valor crítico para F, lo que concluye que no existen diferencias significativas (Tabla 12).

ABUNDANCIA TEMPORADA DE SECAS						
<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>
Entre grupos	1381.24465	2	690.622327	1.5914008	0.21378135	3.18260985
Dentro de los grupos	21698.5667	50	433.971333			
Total	23079.8113	52				
ABUNDANCIA TEMPORADA DE LLUVIAS						
<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>
Entre grupos	376.00308	2	188.00154	0.24299557	0.78508325	3.15884272
Dentro de los grupos	44099.9303	57	773.682987			
Total	44475.9333	59				
ABUNDANCIA TEMPORADA DE NORTES						
<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>
Entre grupos	4235.96106	2	2117.98053	0.9489081	0.39461058	3.19958171
Dentro de los grupos	102672.855	46	2232.01859			
Total	106908.816	48				

Tabla 12. Se presentan los resultados de los análisis de Varianza de una vía ($\alpha=0.05$) para probar diferencias significativas en la Diversidad (H') Abundancia, entre los ríos por estación climática

Así mismo, se realizaron pruebas de varianza (ANOVA) para la biomasa, demostrando que no existen diferencias significativas. (Tabla 13)

ANÁLISIS DE VARIANZA		BIOMASA TEMPORADA DE SECAS					
<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>	
Entre grupos	265385.55	2	132692.775	0.32634759	0.72307965	3.18260985	
Dentro de los grupos	20329976.3	50	406599.527				
Total	20595361.9	52					
ANÁLISIS DE VARIANZA		BIOMASA TEMPORADA DE LLUVIAS					
<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>	
Entre grupos	329534.752	2	164767.376	0.75085732	0.47657189	3.15884272	
Dentro de los grupos	12508022.7	57	219438.994				
Total	12837557.4	59					
		BIOMASA TEMPORADA DE NORTES					
<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>	
Entre grupos	333956.206	2	166978.103	0.38111336	0.68523718	3.19958171	
Dentro de los grupos	20154089.5	46	438132.381				
Total	20488045.7	48					

Tabla 13. Se presentan los resultados de los análisis de Varianza de una vía ($\alpha=0.05$) para probar diferencia significativas en la Diversidad (H') Biomasa, entre los ríos por estación climática.

Posteriormente se calculó el valor crítico el valor de t de Student (Brower y Zar, 1997), comparando las diversidades de cada río y cada temporada, mostrando que en la temporada de secas, los ríos Papaloapan y Acula presentaron diferencias significativas ($t= 7.675$; g.l = 325.7; $p>0.05$), al igual que Papaloapan y el río Blanco ($t= 3.531$; g.l = 459.7; $p>0.05$) y entre Acula y Blanco ($t= 3.77$; g.l = 387.47; $p>0.05$). Para la temporada de lluvias también se encontraron diferencias significativas entre los ríos Papaloapan y Acula ($t= 4.499$; g.l = 376.8; $p>0.05$) y entre Acula y Blanco ($t=4.213$; g.l = 657.9; $p>0.05$), en tanto que entre Papaloapan y Blanco no se encontraron diferencias significativas ($t= 0.488$; g.l =450.4; $p>0.05$). Finalmente para la temporada de nortes se registraron diferencias significativas entre los ríos Papaloapan y Acula ($t= 6.559$; g.l = 356.7; $p>0.05$), Papaloapan y Blanco ($t= 3.244$; g.l = 455.4; $p>0.05$) y entre Acula y Blanco ($t= 3.182$; g.l = 629.8; $p>0.05$)

Análisis Trófico

El análisis trófico de las especies presentes en cada río en las distintas temporadas, permitió distinguir los principales gremios alimenticios en cada uno de los sistemas estudiados; así, para el río Papaloapan, se analizaron un total de 177 estómagos reconociendo 3 gremios para la temporadas de Secas, el primero de ellos incluye dos grupos de especies bentofagas, las que se alimentan de algas, bivalvos, anfípodos, detritus y tanaidáceos, como es el caso de *Diapterus auratus* y *D. rhombeus* y en un segundo grupo bentofago a las especies que consumen anfípodos, poliquetos, detritus y restos de peces, como son *Eugerres plumieri*, *Ariopsis felis* y *Cathorops melanopus*. El segundo gremio que incluye en su alimentación al detritus, poliquetos y micro bivalvos como *Opisthonema oglinum* y *Cichlasoma sp.* El tercer gremio constituido por especies carnívoras que se alimentan de *Callinectes sp.*, *Farfantepenaeus sp.*, y restos de peces. Figura 3.

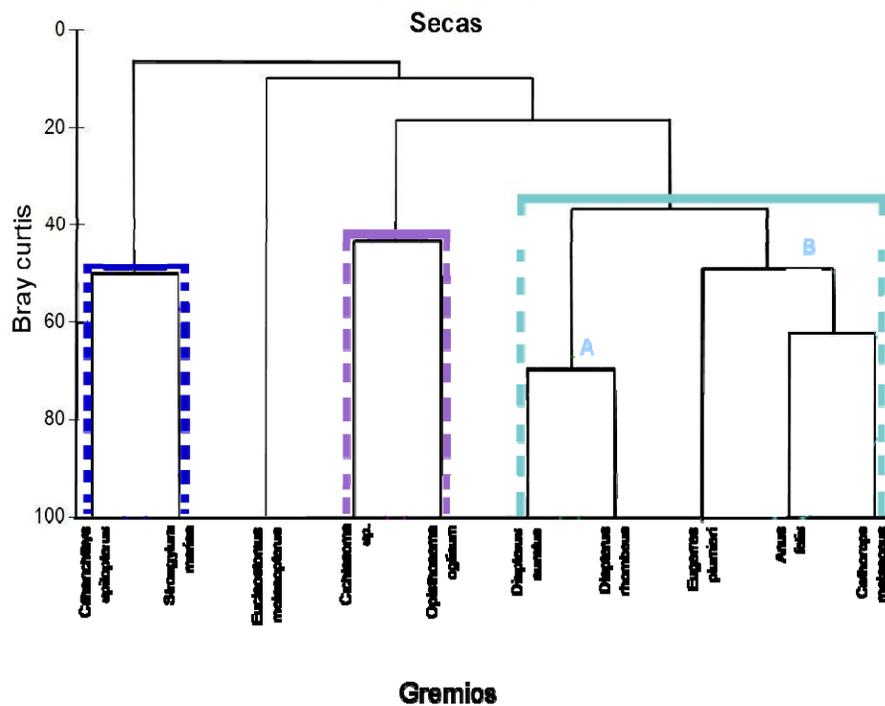


Figura 3. Gremios alimenticios formados en el río Papaloapan durante la temporada de Secas.

Para la temporada de Lluvias, se reconocieron 3 gremios, el primero que incluye a las especies que se alimentan de peces y anfípodos para una de ellas, como son; *Petenia splendida*, *Caranx crysos*, *Gobiomorus dormitor* y *Citharichthys spilopterus*. El segundo gremio que incluye a las especies *Opisthonema oglinum* y *Gobioides broussoneti* que se alimentan de detritus y de algas. El tercero incluye a especies bentofagas en dos subgrupos, el primero que incluye a *Eucinostomus melanopterus* y a *Eugerres plumieri* que se alimentan de algas, micro bivalvos y algunos otros grupos en menor proporción como anfípodos, tanaidáceos y detritus. El segundo subgrupo incluye a *Cathorops melanopus*, *Diapterus auratus* y *D. rhombeus* que se alimentan principalmente de algas, anfípodos y tanaidáceos, así como detritus y restos de pez en menor proporción. Figura 4.

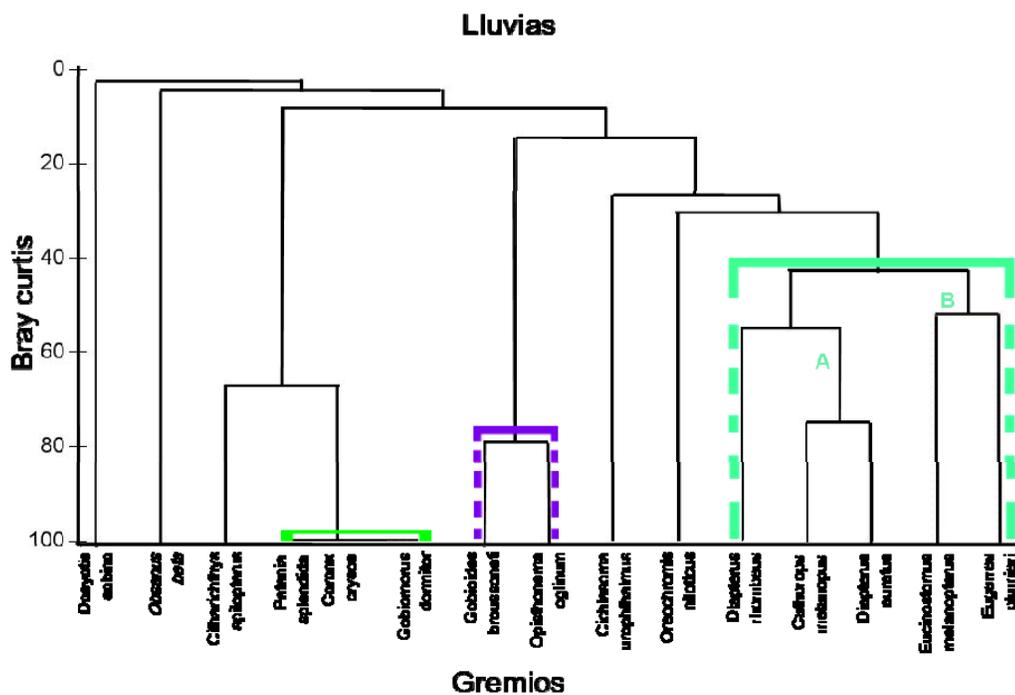


Figura 4. Gremios alimenticios formados en el río Papaloapan durante la temporada de Lluvias.

Para la temporada de Nortes, se reconocieron 2 gremios, el primero incluye dos subgrupos, el primer subgrupo incluye a las especies *Diapterus auratus*, *D. rhombeus*, *Cathorops melanopus* y *Eucinostomus melanopterus*, que se alimentan de componentes del bentos dentro de los que se incluyen algas, pastos, bivalvos, anfipodos, poliquetos y porcentajes variables de detritus. El segundo subgrupo comprende a *Bairdiella chrysoura*, *Bagre marinus*, *Gobionellus oceanicus* y *Opisthonema oglinum* que se alimentan fundamentalmente de detritus pastos, algas y poliquetos. El segundo gremio comprende a *Caranx crysos*, *Citharichthys spilopterus*, *Caranx hippos* y *Strongylura marina*, que se alimentan de Peces, *Farfantepenaeus*, *Callinectes*, *Palaemonetes* y tanaidáceos. Figura 5.

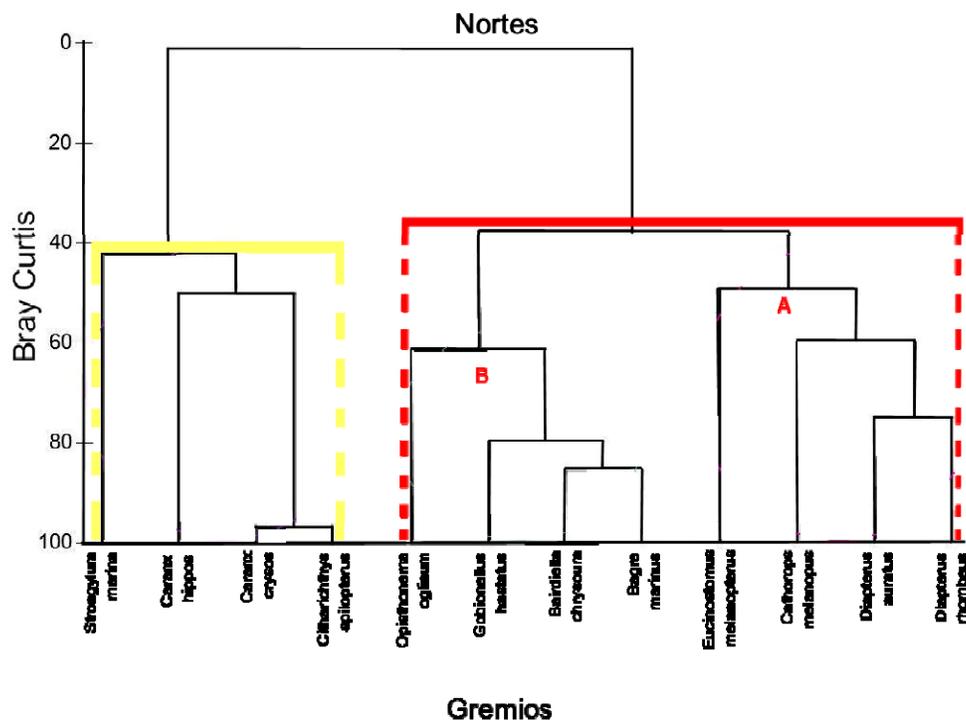


Figura 5. Gremios alimenticios formados en el río Papaloapan durante la temporada de Nortes.

Para el río Acula, se analizaron 216 estómagos, en la temporada de secas se reconocieron 3 gremios con dos sub grupos cada uno, el primer subgrupo del primer gremio incluye a las especies *Archosargus probathocephalus*, *Hyporhamphus roberti roberti*, *Thorichthys helleri* y *Lagodon rhomboides*, este grupo de especies se alimenta principalmente de Algas y pastos. El segundo subgrupo incluye a *Diapterus auratus*, *D. rhombeus*, *Cathorops melanopus* que se alimentan de componentes bentónicos como algas, bivalvos, isópodos, anfípodos y detritus. El primer subgrupo del segundo gremio incluye a *Opisthonema oglinum*, *Conodon nobilis* y *Bairdiella chrysoura* que se alimentan de anfípodos, tanaidáceos y un porcentaje mayor de detritus. El segundo subgrupo de este gremio incluye a *Eugerres plumieri*, *Dasyatis americana* y *Eucinostomus melanopterus*, estas especies incluyen en su alimentación a bivalvos, isópodos, poliquetos y tanaidáceos, los porcentajes de detritus son mínimos. El tercer gremio incluye a *Opsanus beta* y *Ariopsis felis* en el primer subgrupo, estas especies se alimentan de bivalvos, braquiuros, *Callinectes sp.*, y restos de peces, el otro subgrupo incluye a *Gobiomorus dormitor* y *Strongylura marina* que se alimentan de *Callinectes sp.*, y restos de peces principalmente, así como insectos en el caso de *Strongylura marina*. Figura 6.

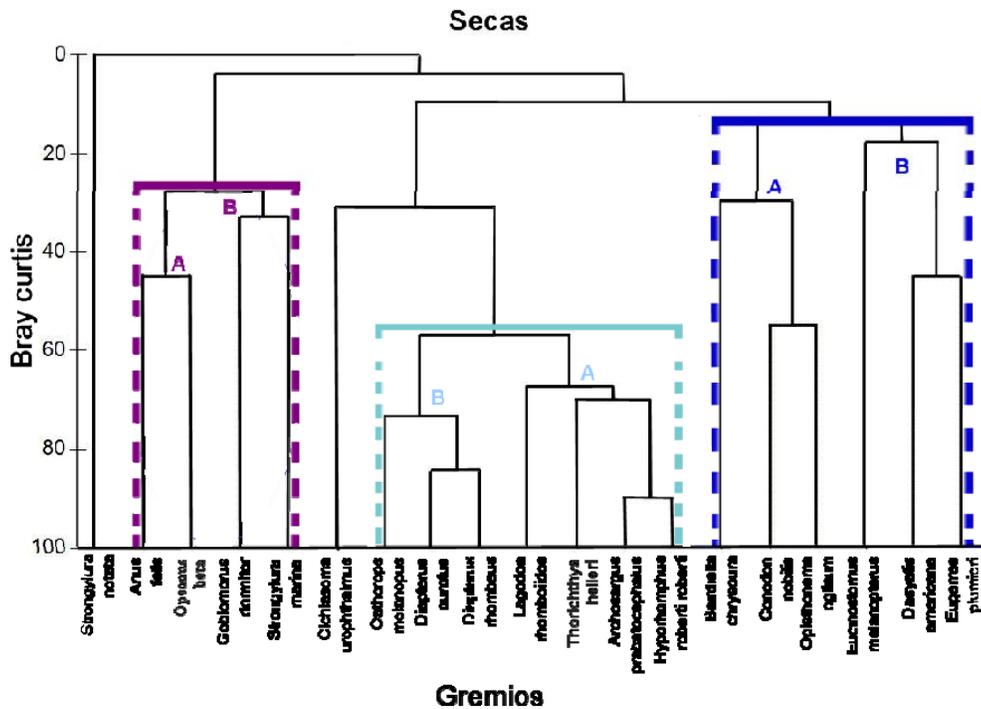


Figura 6. Gremios alimenticios formados en el río Acula durante la temporada de Secas.

En la temporada de Lluvias, se reconocieron en el río Acula 5 gremios, el primero de ellos comprende dos subgrupos, las especies *Caranx crysos*, *Petenia splendida* y *Opsanus beta* constituyen el primer subgrupo y se alimentan de anomuros, huevos de pez y peces, por su parte *Centropomus parallelus* y *Strongylura marina* conforman el segundo subgrupo y sus alimentos principales son; insectos, peces y *Palaemonetes sp.*

El segundo gremio (B) también se constituye de dos subgrupos, el primero formado por las especies *Eugerres plumieri* e *Hyporhamphus roberti roberti* que consumen algas y pastos como alimentos principales; *Ariopsis felis* y *Diapterus rhombeus* que también consumen algas y pastos, así como bivalvos, poliquetos y anfípodos que se desarrollan asociados a las zonas de vegetación sumergida. El segundo subgrupo, se integra por *Cathorops melanopus* y *Diapterus auratus*, estas especies consumen algas, *Neritina sp.*, bivalvos, isópodos, anfípodos, poliquetos y detritus, en este subgrupo se integran de forma complementaria *Eucinostomus melanopterus*, *Micropogonias furnieri* y *Cichlasoma urophthalmus* que consumen algas, pastos, *Neritina sp.*, y foraminíferos.

El tercer gremio se compone de *Bairdiella chrysoura* y *Syngnathus scovelli* que se alimentan de algas, isópodos y pequeños gasterópodos. El cuarto gremio incluye a *Lutjanus griseus*, *Harengula clupeola* y *Mugil curema* que consumen detritus, poliquetos, huevos de pez, así como isópodos y anfípodos. Finalmente el quinto gremio comprende a *Gobiomorus dormitor* y *Archosargus probatocephalus* que se alimentan de *Neritina sp.*, bivalvos y pastos. Figura 7.

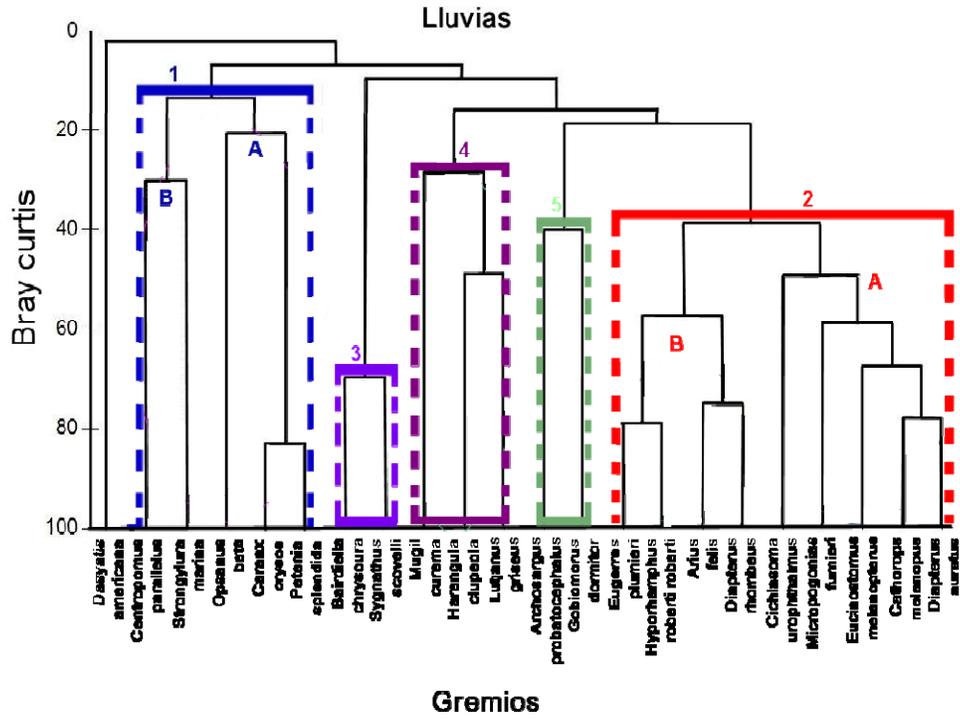


Figura 7. Gremios alimenticios formados en el río Acula durante la temporada de Lluvias.

Por su parte en la temporada de Nortes, se reconocieron cinco gremios en el río Acula, el primero de ellos integrado por las especies *Diapterus rhombeus*, *Bairdiella ronchus* que se alimentan de algas y anfípodos principalmente, a este gremio se agregan *Bairdiella chrysourea* y *Diapterus auratus* que consumen adicionalmente poliquetos y detritus. El segundo gremio se compone por las especies *Dasyatis americana* y *Eucinostomus melanopterus* que se alimentan principalmente de poliquetos y tanaidáceos. El tercer gremio se conforma con *Opisthonema oglinum*, *Cathorops melanopus* y *Archosargus probatocephalus* que consumen pastos, bivalvos y detritus. El cuarto gremio incluye a las especies Bagre marinus y *Petenia splendida* que consumen pastos, *Neritina sp.*, y peces. Finalmente, el quinto gremio incluye a *Centropomus parallelus* y *Opsanus beta* que consumen algas, pastos, braquiuros y *Callinectes sp.*, y en menor proporción tanaidáceos. Figura 8.

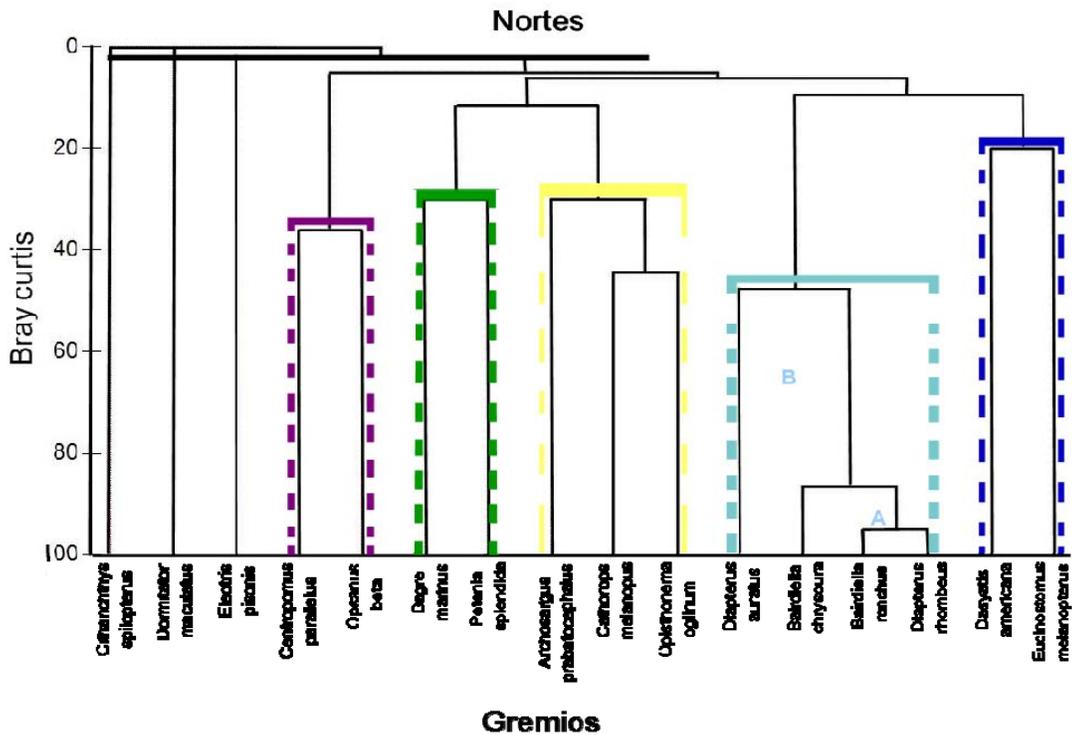


Figura 8. Gremios alimenticios formados en el río Acula durante la temporada de Nortes.

En el caso del río Blanco se analizaron 234 estómagos, para la temporada de Secas se reconocieron cinco gremios, el primero de ellos comprende a las especies *Lagodon rhomboides* y *Synodus foetens* cuyo alimento principal son peces. El segundo gremio comprende a *Diapterus auratus*, *D. rhombeus*, *Cathorops melanopus* y *Ariopsis felis* que se alimentan de componentes bentónicos como Algas, Bivalvos, anfípodos, huevos de pez y ostrácodos. El tercer gremio incluye a *Bairdiella chrysoura* y *Eugerres plumieri* que consumen Algas y Poliquetos tipos alimenticios principales. El cuarto gremio comprende dos subgrupos, el primero incluye a *Hyporhamphus roberti roberti*, *Thorichthys helleri* y *Micropogonias furniere* que se alimentan de algas y bivalvos principalmente y en menor proporción poliquetos, el segundo subgrupo incluye las especies *Cichlasoma urophthalmus* y *Petenia splendida* que consumen algas, pastos, *Neritina sp.*, principalmente y en menor proporción anfípodos. Finalmente el quinto gremio incluye a las especies *Centropomus parallelus*, *C. undecimalis* y *Strongylura marina* que consumen *Farfantepenaeus sp.*, *Palaemonetes sp.*, como alimentos principales e insectos en menor proporción. Figura 9.

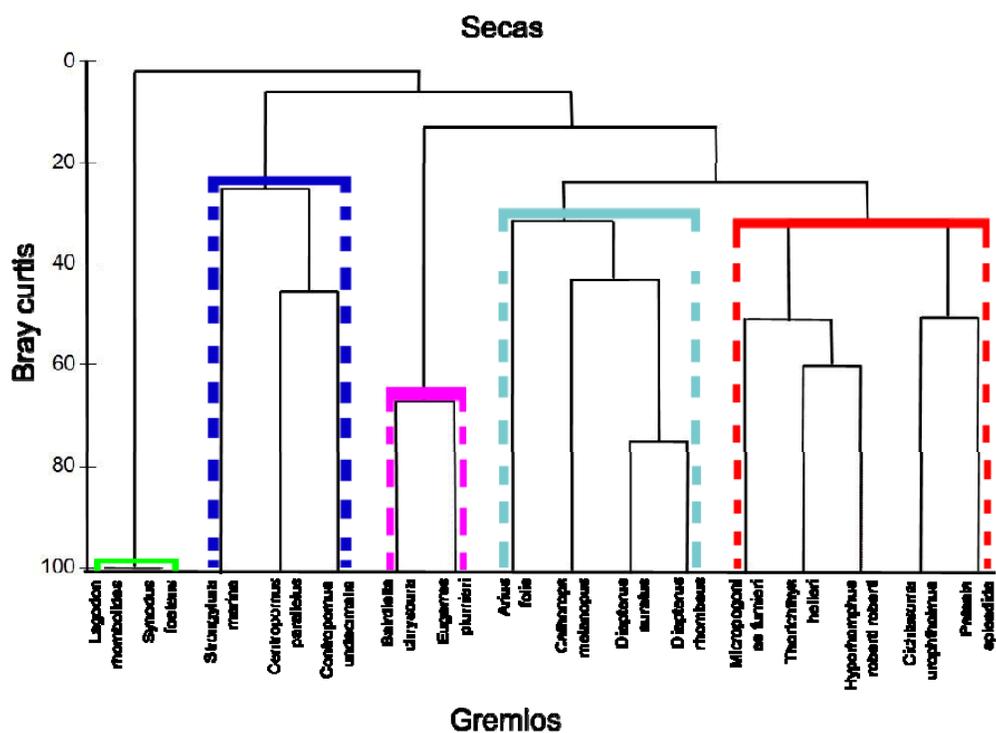


Figura 9. Gremios alimenticios formados en el río Blanco durante la temporada de Secas.

Para la temporada de Lluvias, se reconocieron cuatro gremios, el primero de ellos se conforma con las especies *Caranx crysos*, *Citharichthys spilopterus* y *Strongylura marina*, este grupo de especies consumen peces, a este gremio se integran *Bairdiella chrysoura* y *Centropomus parallelus* que consumen como tipos alimenticios principales a peces y tanaidáceos, así como isópodos e insectos en menor proporción. El segundo gremio comprende a *Opsanus beta* y *Petenia splendida* que consumen *Callinectes sp.*, y peces como alimentos principales y en menor proporción braquiuros y *Farfantepenaeus sp.* El tercer gremio incluye a las especies *Diapterus auratus*, *Eucinostomus melanopterus* y *Eugerres plumieri* que consumen algas, pastos, bivalvos, anfípodos y detritus. El cuarto gremio comprende dos subgrupos, el primero incluye a *Diapterus rhombeus*, *Gobionellus oceanicus* y *Cathorops melanopus* que consumen algas, bivalvos, anfípodos y en menor proporción tanaidáceos, el segundo subgrupo comprende a *Cichlasoma sp.*, y *C. urophthalmus* que consumen algas, bivalvos, anfípodos, *Neritina sp.*, y en menor proporción Detritus. Figura 10.

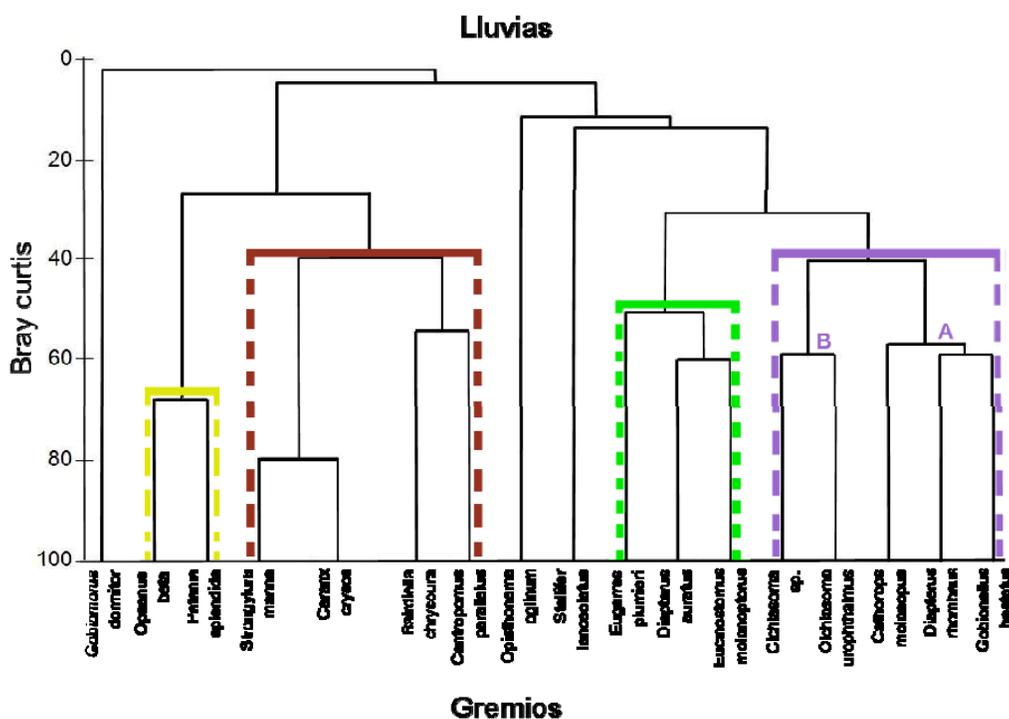


Figura 10. Gremios alimenticios formados en el río Blanco durante la temporada de Lluvias.

Finalmente, en la temporada de Nortes, se reconocieron cuatro gremios, el primero de ellos con las especies *Petenia splendida*, *Ariopsis felis*, *Bagre Marinus* y *Opsanus beta* que consumen algas, restos de Peces, *Neritina sp.* y *Callinectes sp.* El segundo gremio incluye a *Eugerres plumieri*, *Opisthonema oglinum*, *Mugil cephalus* y *Diapterus rhombeus* que consumen algas, pastos, detritus y en menor proporción tanaidáceos y anfípodos. El tercer gremio incluye a *Cichlasoma urophthalmus*, *Dormitator maculatus*, *Cathorops melanopus*, *Cichlasoma sp.*, *Diapterus auratus* y *Centropomus parallelus*, este grupo de especies consume componentes bentónicos como algas, pastos, bivalvos, anfípodos, poliquetos, detritus y tanaidáceos. El cuarto gremio formado por *Archosargus probatocephalus* y *Oreochromis niloticus* que consumen pastos, bivalvos y *Neritina sp.*, como alimentos principales. Figura 11.

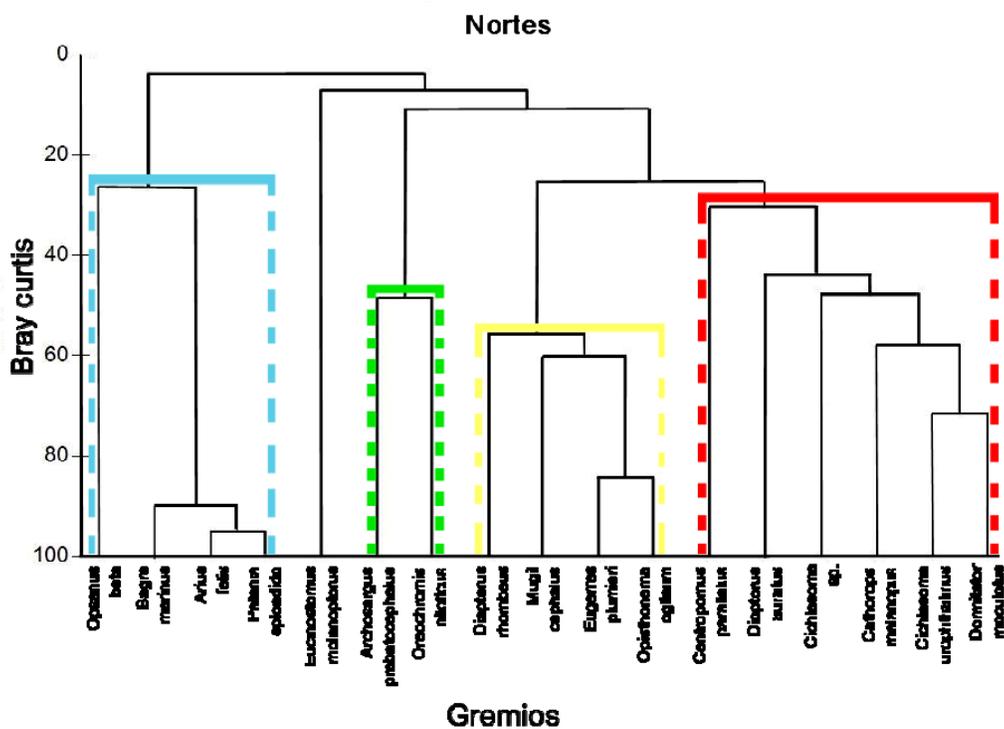


Figura 11. Gremios alimenticios formados en el río Blanco durante la temporada de Nortes.

SOLAPAMIENTO TRÓFICO

El índice de Renkonen mide el porcentaje de solapamiento, es la medida solapamiento del nicho para interacciones, mide el área actual de solapamiento de la utilización de los recursos de dos especies (Krebs, 1998), así para la temporada de secas para el río Blanco el mayor solapamiento lo presentan *Synodus foetens* con *Lagodon rhomboides* y *Diapterus rhombeus* con *Diapterus auratus*. (Tabla 14)

Para la misma temporada en la vertiente del río Papaloapan no se muestran solapamientos notables, siendo esta época en donde se presentaron el menor número de especies. (Tabla 15)

Para el río Acula el solapamiento trófico se presentó entre las especies *Archosargus probatocephalus* con *Hyporhamphus roberti roberti*, *Diapterus rhombeus* con *Diapterus auratus* y *Diapterus auratus* con *Cathorops melanopus*. (Tabla 16)

Caranx crysos con *Citharichthys spilopterus*, presentan el mayor solapamiento trófico en el río Blanco durante la temporada de lluvias. (Tabla 17)

Para el río Papaloapan en la misma temporada, *Petenia splendida* muestra solapamiento trófico con dos especies *Gobiomorus dormitor* y *Caranx crysos* al comportarse con hábitos alimenticios depredadores, al mismo tiempo *Caranx crysos* y *Gobiomorus dormitor*. *Gobioides broussonnetii* y *Opisthonema oglinum* muestran solapamiento al tener hábitos alimenticios bentofagos; al igual que *Diapterus auratus* con *Cathorops melanopus*. (Tabla 18)

Para el río Acula se presentó el solapamiento más notable en la dieta de *Caranx crysos* y *Petenia splendida* con hábitos alimenticios carnívoros y finalmente *Diapterus* y *Cathorops melanopus*, *Ariopsis felis* con *Diapterus rhombeus*, quienes presentan prácticas alimenticias bentofagas. (Tabla 19)

Para la temporada de nortes en río Blanco, *Ariopsis felis* con *Petenia splendida* y *Ariopsis felis* con *Bagre marinus*, *Bagre marinus* con *Petenia splendida* con hábitos alimenticios bentofagos; *Eugerres plumieri* con *Opisthonema oglinum*. (Tabla 20)

Para el río Papaloapan durante la temporada de nortes, *Caranx crysos* y *Citharichthys spilopterus*, *Gobionellus oceanicus* con *Bairdiella chrysoura* y con *Bagre marinus*, *Diapterus auratus* y *Diapterus auratus*. (Tabla 21)

Finalmente para el río Blanco *Diapterus auratus* con *Bairdiella ronchus* y *Bairdiella chrysoura*, *Bairdiella ronchus* y *Bairdiella chrysoura*, presentan el mayor solapamiento trófico. (Tabla 22).

	S.m	C.p	C.u	B.c	M.f	C.m	C.u	Da	D.r	M.c	O.o	Br	T.m	A.f	E.p	H.r	L.r	S.f	P.s	T.h	C.p	S.n
<i>Strongylura marina</i>	■																					
<i>Centropomus parallelus</i>	25.2	■																				
<i>Centropomus undecimalis</i>	25	45.8	■																			
<i>Bairdiella chrysoura</i>	0	0	0	■																		
<i>Micropogonias furnieri</i>	0	13.5	0	18.5	■																	
<i>Cathorops melanopus</i>	0	16	0	1	37.52	■																
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	5.78	12.27	0	1	36.07	48.99	■															
<i>Diapterus auratus</i>	0.62	42.2	0	1	38.75	49.82	37.88	■														
<i>Diapterus rhombeus</i>	1.2	43.7	0	1	32.7	38.67	27.69	74.55	■													
<i>Mugil cephalus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	■												
<i>Opisthonema oglinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	■											
<i>Bairdiella ronchus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	■										
<i>Trinectes maculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	■									
<i>Ariopsis felis</i>	50	5	0	0	7.5	7.85	17.71	5	8.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugerres plumieri</i>	0	13.5	0	1	23	30.36	22.93	30.5	32.5	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hyporhamphus roberti roberti</i>	0	6	0	66.7	50.83	21.86	15.07	17.5	6	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0
<i>Lagodon rhomboides</i>	0	6	0	0	50	21.86	15.07	17.5	6	0	0	0	0	0	0	0.5	33.33	0	0	0	0	0
<i>Synodus foetens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0
<i>Petenia splendida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thorichthys helleri</i>	0	6	0	0	50	32.14	44.07	17.5	7	0	0	0	0	0	0	0.5	33.33	50	0	0	0	0
<i>Cichlasoma pearsei</i>	0	21	0	0	57.5	21.86	18.64	33.25	21	0	0	0	0	0	0	5.5	33.33	60	25	25	50	0
<i>Strongylura marina</i>	25	45.8	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 14. Solapamiento trófico por Rekonen, durante la temporada de Secas para el río Blanco.

	S.m	O.o	E.m	D.a	D.r	C.m	A.f	E.s	C.s	C. sp	E.p
<i>Strongylura marina</i>											
<i>Opisthonema oglinum</i>	0										
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	0	8.03									
<i>Diapterus auratus</i>	0	6.88	25								
<i>Diapterus rhombeus</i>	10	11.6	16	70.65							
<i>Cathorops melanopus</i>	25	21.7	7.7	26.92	46.6						
<i>Ariopsis felis</i>	22.5	12.5	7.8	30.25	62.5	62.5					
<i>Elops saurus</i>	0	5	2.3	1.05	5	20	17.5				
<i>Citharichthys spilopterus</i>	50	0	0	0	0	16.67	12.5	50			
<i>Cichlasoma sp.</i>	0	42.5	2.3	2.05	23.6	24	50	42.5	0		
<i>Eugerres plumieri</i>	10	0	0	16.7	36.5	49.1	62.5	0	0	30	

Tabla 15. Solapamiento trófico por Rekonen, durante la temporada de Secas para el río Papaloapan.

	O.b	C.p	C.m	D.a	D.r	E.p	H.r	O.o	A.p	A.f	E.m	D.a	G.d	B.c	M.f	S.m	S.n	T.h	C.n	C.u	L.r
<i>Opsanus beta</i>																					
<i>Centropomus parallelus</i>	2.5																				
<i>Cathorops melanopus</i>	0	7.77																			
<i>Diapterus auratus</i>	0	6.66	79																		
<i>Diapterus rhombeus</i>	0	5	69	88.1																	
<i>Eugerres plumieri</i>	0	10	43	30.54	20.25																
<i>Hyporhamphus roberti roberti</i>	0	0	57	56.1	53.5	5															
<i>Opisthonema oglinum</i>	0	10	7.8	6.66	5	10	0														
<i>Archosargus probatocephalus</i>	0	10	61	59.43	58.5	15	90	10													
<i>Ariopsis felis</i>	10	48.5	14	12.66	11	13	3	10	13												
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	0	40	37	36.66	28.75	35	0	5	5	11											
<i>Dasyatis americana</i>	0	0	0	0.56	0	45	0	0	0	0	0										
<i>Gobiomorus dormitor</i>	0	37.5	3.9	3.33	0	0	5	0	0	43	0	0									
<i>Bairdiella chysoura</i>	0	0	12	25	39.25	30	0	7	7	13	26	20	0								
<i>Micropogonias furnieri</i>	0	37.5	1.7	10	10	0	0	0	0	33	10	0	85	10							
<i>Strongylura marina</i>	0	33.33	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	33.3	0	33						
<i>Strongylura notata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
<i>Thorichthys helleri</i>	0	0	55	52.77	53.5	5	70	0	70	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Conodon nobilis</i>	0	10	9.4	24.44	36.25	10	0	55	10	10	20	0	0	52	10	0	0	0	0		
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	7.5	2.5	28	27.5	27.5	5	27.5	0	27.5	11	0	0	0	0	0	0	0	0	43	0	
<i>Lagodon rhomboides</i>	3	12.5	55	0	64	7	67	0	67	23	9	0	10	9	19	10	0	67	9	30.5	

Tabla 16. Solapamiento trófico por Rekonen, durante la temporada de Secas para el río Acula.

	<i>D.a</i>	<i>D.r</i>	<i>E.m</i>	<i>T.m</i>	<i>C.s</i>	<i>O.o</i>	<i>C.m</i>	<i>P.s</i>	<i>C.u</i>	<i>S.l</i>	<i>S.m</i>	<i>O.b</i>	<i>G.b</i>	<i>G.d</i>	<i>B.c</i>	<i>C.p</i>	<i>G.o</i>	<i>E.p</i>	<i>C.c</i>	
<i>Diapterus auratus</i>																				
<i>Diapterus rhombeus</i>	32.38																			
<i>Eucinostamus melanopterus</i>	59.49	33.96																		
<i>Trinectes maculatus</i>	0	0	0																	
<i>Citharichthys spilopterus</i>	0	0	0	0																
<i>Opisthonema oglinum</i>	17.2	4.25	12.3	0	0															
<i>Cathorops melanopus</i>	47.19	57.61	57.72	0	0	12.75														
<i>Petenia splendida</i>	0	0	11.67	0	13.75	1	0													
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	37.88	35.98	60.5	0	3.07	9.77	56.5	11.53												
<i>Stellifer lanceolatus</i>	21	11.88	31.67	0	0	5.5	0.91	0	6.91											
<i>Strongylura marina</i>	0	0	11.67	0	80	0	0	33.75	11.53	0										
<i>Opsanus beta</i>	0.73	1.5	1.5	0	17.5	0	1.5	13.75	8.22	11.25	17.5									
<i>Gobioides broussoneti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0								
<i>Gobiomorus dormitor</i>	4	5	5	0	0	0	5	0	5	0	0	1.5	0							
<i>Bairdiella chrysoura</i>	36	25.63	26.67	0	33.33	0	0.91	13.75	6.02	33.33	33.33	21	0	0						
<i>Centropomus parallelus</i>	20	13.75	0	0	40	0	0	31.75	21.15	2	58	21	0	0	53.33					
<i>Gobionellus oceanicus</i>	4	53.38	18.33	0	0	0	53.36	0	26.54	0	0	1.5	0	5	0	0				
<i>Eugerres plumieri</i>	57	14.58	43.32	0	0	35.03	42.28	0	33.96	5	0	0	0	0	1	1	0			
<i>Caranx crysos</i>	0	0	0	0	100	0	0	13.75	3.07	0	80	17.5	0	0	33.33	33.33	0	0		

Tabla 17. Solapamiento trófico por Rekonen, durante la temporada de Lluvias para el río Blanco.

	<i>O.b</i>	<i>C.m</i>	<i>E.m</i>	<i>G.d</i>	<i>D.a</i>	<i>D.r</i>	<i>S.m</i>	<i>C.c</i>	<i>O.o</i>	<i>P.s</i>	<i>C.u</i>	<i>E.p</i>	<i>O.n</i>	<i>G.b</i>	<i>D.s</i>	<i>C.s</i>
<i>Opsanus beta</i>																
<i>Cathorops melanopus</i>	10															
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	14.9	53.48														
<i>Gobiomorus dormitor</i>	0	0.31	0													
<i>Diapterus auratus</i>	11.43	74.56	52.18	0												
<i>Diapterus rhombeus</i>	12.5	49.71	45.34	17.5	60.4											
<i>Strongylura marina</i>	20	0	0	0	1.43	0										
<i>Caranx crysos</i>	0	0.31	0	100	0	17.5	0									
<i>Opisthonema oglinum</i>	0	13.38	6.86	0	6.86	4	0	0								
<i>Petenia splendida</i>	0	0.31	0	100	0	17.5	0	100	0							
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	5	44.38	16.43	0	37.83	27.5	5	0	4	0						
<i>Eugerres plumieri</i>	0	42.83	51.44	0	27.14	27.5	0	0	4	0	20					
<i>Oreochromis niloticus</i>	0	47.5	12.14	0	41.5	27.5	0	0	4	0	45	25				
<i>Gobioides broussoneti</i>	0	34.38	10	0	27.86	25	0	0	79	0	25	20	25			
<i>Dasyatis sabina</i>	0	3.13	0	0	15.7	0	0	0	0	0	0	20	0	0		
<i>Citharichthys spilopterus</i>	10	22.21	33.3	67	32.9	50.8	0	66.7	0	66.7	0	0	0	0	0	

Tabla 18. Solapamiento trófico por Rekonen, durante la temporada de Lluvias para el río Papaloapan.

	L.g	H.r	P.s	C.c	C.u	B.c	Ep	S.s	H.c	C.m	C.p	Da	Dr	Em	Da	S.m	M.c	O.o	A.f	M.f	O.b	A.p	G.d
<i>Lutjanus griseus</i>																							
<i>Hyporhamphus roberti roberti</i>	5																						
<i>Petenia splendida</i>	25	0																					
<i>Caranx crysos</i>	33	0	86.84																				
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	33.82	38.08	11.14	2.29																			
<i>Bairdiella chysoura</i>	0	20	14.28	0	29.6																		
<i>Eugerres plumieri</i>	0	80	5	0	45.77	25																	
<i>Sygnathus scovelli</i>	0	0	14.28	0	10.37	70	5																
<i>Harengula clupeiola</i>	55.8	0	23.33	20	11.65	13.33	5	13.33															
<i>Cathorops melanopus</i>	30.84	14.17	1.66	7.5	44.83	15	15	1.66	20														
<i>Centropomus parallelus</i>	0	20	2.5	4	21.52	22.5	15	12.5	11.6														
<i>Diapterus auratus</i>	49.38	23.75	7.19	13.4	55.92	21.75	27.06	1.75	17.23	77.2	14.06												
<i>Diapterus rhombeus</i>	31.96	56.25	4.25	0.19	59.06	24.12	60.37	4.12	21.85	50.74	14.55	65.1											
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	67.25	2.22	5.55	8	37.39	7.77	7.77	5.55	36.9	70	7.77	62.2	42.9										
<i>Dasyatis americana</i>	0	9	0	0	0	0	0	0	0	8.33	0	9.37	6.25	3.3									
<i>Strongylura marina</i>	0	10	0	0	2.69	0	5	0	0	0	30	0.31	0.62	0.6	0								
<i>Mugil curema</i>	25	0	0	0	0.38	0	0	0	0	31.67	11.67	0	9.37	6	17	0							
<i>Opisthonema oglinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
<i>Ariopsis felis</i>	35	55	0	8	51.92	20	55	0	30.83	47.51	10	58.1	77	44	0	0	20	0					
<i>Micropogonias furnieri</i>	34	31	9	10	54.01	27	34	7	21.13	53	23	28.1	55.9	54	14	10	0	0	50				
<i>Opsanus beta</i>	22	0	18	23	8.67	0	10	0	3.83	4	0	10.7	4.37	5.1	0	5	3	0	3	6			
<i>Archosargus probatocephalus</i>	20	15	0	0	47.69	15	25	0	0	48.34	10	36.6	22.2	31	0	5	0	0	25	29	11		
<i>Gobiomorus dormitor</i>	20	0	0	0	21.54	0	0	0	0	7.5	0	8.16	6	7.8	0	0	0	0	0	0	1	40	

Tabla 19. Solapamiento trófico por Rekonen, durante la temporada de Lluvias para el río Acuña.

	C.u	O.n	D.m	O.o	O.b	Da	S.n	P.s	A.p	C.m	C.p	Dr	Ep	Em	M.c	B.m	A.f
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>																	
<i>Oreochromis niloticus</i>	18.33																
<i>Dormitator maculatus</i>	67.98	10															
<i>Opisthonema oglinum</i>	37.06	3	37.06														
<i>Opsanus beta</i>	3.25	0.75	3.25	2													
<i>Diapterus auratus</i>	49.71	0.25	37.71	34.5	7.25												
<i>Strongylura notata</i>	0	0	0	0	0	0											
<i>Petenia splendida</i>	0	0	0	0	25	0	0										
<i>Archosargus probatocephalus</i>	26.49	48	29.66	6	3.25	29.45	0	0									
<i>Cathorops melanopus</i>	58.61	2.85	54.98	60	3.25	51.8	0	0	10.9								
<i>Centropomus parallelus</i>	30	0	30	30	1.25	27.85	0	0	3	30							
<i>Diapterus rhombeus</i>	15.32	2	10.32	50	2	38.1	0	0	40	42	0						
<i>Eugerres plumieri</i>	3.32	0	33.32	83.6	2.5	41.35	0	0	18	55	25	63					
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	5	0	5	9	1.25	13.15	0	0	3	5	5	8	5				
<i>Mugil cephalus</i>	1.66	0	1.66	58.6	0	1.35	0	0	0	25	0	48	60	0			
<i>Bagre marinus</i>	7.5	0	5	5	26.5	5	0	87.5	5.5	5	5	5	5	5	5		
<i>Ariopsis felis</i>	5	0	5	5	26.5	5	0	95	3	5	5	0	5	5	5	92.5	

Tabla. 20 Solapamiento trófico por Rekonen, durante la temporada de Nortes para el río Blanco

	B.m	C.m	O.o	S.m	B.c	C.s	D.a	E.m	D.r	C.h	G.o	C.c
<i>Bagre marinus</i>												
<i>Cathorops melanopus</i>	57.08											
<i>Opisthonema oglinum</i>	72	32.08										
<i>Strongylura marina</i>	2.5	6.083	2.5									
<i>Bairdiella chysoura</i>	85	48.75	62	0								
<i>Citharichthys spilopterus</i>	0	2.5	0	42.5	0							
<i>Diapterus auratus</i>	38.35	58.94	13.35	10	43.35	2.5						
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	26.66	51.24	22	0	26.66	2.5	40.28					
<i>Diapterus rhombeus</i>	37.62	59.57	21.25	1.37	51.25	2.5	76.34	55.91				
<i>Caranx hippos</i>	0	0	0	42.5	0	50	0	0	0			
<i>Gobionellus oceanicus</i>	78.75	60	50.75	2.5	81.3	0	55.55	34.16	11.3	0		
<i>Caranx crysos</i>	0	0	0	42.5	0	97.5	0	0	0	50	0	

Tabla 21. Solapamiento trófico por Rekonen, durante la temporada de Nortes para el río Papaloapan.

	C.p	A.l	C.s	C.m	D.m	P.s	E.m	D.a	E.p	O.b	O.o	A.p	B.m	B.r	D.a	C.u	B.c	D.r
<i>Centropomus parallelus</i>																		
<i>Achirus lineatus</i>	0																	
<i>Citharichthys spilopterus</i>	0	0																
<i>Cathorops melanopus</i>	56.66	0	0															
<i>Dormitator maculatus</i>	0	0	0	0.11														
<i>Petenia splendida</i>	2	0	0	10.9	0													
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	26.32	0	0	24.8	5	2												
<i>Diapterus auratus</i>	14.66	0	0	37.5	0	1.5	34.8											
<i>Eleotris pisonis</i>	0	0	0	0	0	8	0	0										
<i>Opsanus beta</i>	36	0	0	6.88	0	1	3	8.5	0									
<i>Opisthonema oglinum</i>	6.66	0	0	45.4	0	2	10	19.2	0	1								
<i>Archosargus probatocephalus</i>	6.66	0	0	38.6	0	7	7.5	8	5	1	20.5							
<i>Bagre marinus</i>	6.66	0	0	16.3	0	32	10	1.5	0	1	23	7.5						
<i>Bairdiella ronchus</i>	0	0	0	7.77	0	0	0	44.5	0	0	0	0	0					
<i>Dasyatis americana</i>	0	0	0	11.7	0	0	20	27.7	0	0	5	0	0	0				
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Bairdiella chysoura</i>	15	0	0	15.8	0	2	13	47	0	2	0	0	0	85	0	0		
<i>Diapterus rhombeus</i>	5	0	0	15.8	0	2	5	47	0	2	0	0	0	95	0	0	90	

Tabla 22. Solapamiento trófico por Rekonen, durante la temporada de Nortes para el río Acula.

Amplitud del nicho

A partir del análisis de 627 estómagos, se realizó la determinación de la amplitud del nicho de la ictiofauna localizada dentro de los tres afluentes; se hizo uso del índice de Levin's (B) y su estandarizado (B_A).

Se analizaron 60 estómagos para las temporadas de secas y lluvias, en cada una de ellas; y 57 para la época de nortes, mostrando que para el río Papaloapan existe cierta especialización entre la dieta de *Caranx crysos* durante la temporada de nortes y lluvias, *Dasyatis sabina*, *Gobiomorus dormitor* y *Petenia splendida* durante la época de secas ya que muestran valores bajos, indicando que las dietas tienen pocos tipos alimenticios (Tabla. 23).

	Organismo	Secas		Organismo	Lluvias		Organismo	Nortes	
	analizados	B	BA	analizados	B	BA	analizados	B	BA
<i>Ariopsis felis</i>	2	4.188	0.637	---	---	---	---	---	---
<i>Bagre marinus</i>	---	---	---	---	---	---	1	2.02	0.51
<i>Bairdiella chrysoura</i>	---	---	---	---	---	---	1	1.923	0.923
<i>Caranx crysos</i>	---	---	---	1	1	0	1	1	0
<i>Caranx hippos</i>	---	---	---	---	---	---	2	2	1
<i>Cathorops melanopus</i>	6	3.443	0.407	16	3.941	0.327	12	5.615	0.384
<i>Cichlasoma sp.</i>	2	2.18	0.589	1	0	0	---	---	---
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	---	---	---	4	4.639	0.728	---	---	---
<i>Citharichthys spilopterus</i>	4	2	1	3	1.8	0.4	2	1.051	0.051
<i>Dasyatis sabina</i>	---	---	---	1	1	0	---	---	---
<i>Diapterus auratus</i>	21	1.935	0.1038	9	3.709	0.301	18	2.747	0.158
<i>Diapterus rhombeus</i>	10	3.28	0.455	5	2.614	0.404	8	3.41	0.31
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	4	2.022	0.145	7	3.076	0.415	3	5.96	0.708
<i>Eugerres plumieri</i>	1	2.299	0.432	1	2.941	0.485	---	---	---
<i>Gobioides broussonnetii</i>	---	---	---	1	1.6	0.3	---	---	---
<i>Gobiomorus dormitor</i>	---	---	---	2	1	0	---	---	---
<i>Gobionellus oceanicus</i>	---	---	---	---	---	---	4	2.875	0.468
<i>Opisthonema oglinum</i>	6	2.064	0.531	5	1.083	0.042	2	1.186	0.093
<i>Opsanus beta</i>	---	---	---	1	1.515	0.172	---	---	---
<i>Oreochromis niloticus</i>	---	---	---	1	1.105	0.052	---	---	---
<i>Petenia splendida</i>	---	---	---	2	1	0	---	---	---
<i>Strongylura marina</i>	4	2.804	0.601	---	---	---	3	3.333	0.583

Tabla 23. Índice del amplitud del nicho (Levin's) para el río Papaloapan.

Para el río Acula se examinaron un total de 216 estómagos, 58 en temporada de secas, 104 en lluvias y finalmente para el período de nortes 54, usando el índice de Levin's estandarizado (B_A), muestra que para este afluente existe cierta especialización entre la dieta de *Bairdiella ronchus*, *Citharichthys spilopterus*, *Dormitator maculatus*, *Eleotris pisonis*, durante la temporada de nortes, mientras que para las temporadas de lluvias y secas *Dasyatis americana* *Gobiomorus dormitor*, *Mugil curema*, *Opisthonema oglinum*, *Strongylura notata* son las especies mas restringidas, indicando que sus dietas tienen pocos tipos alimenticios (Tabla. 24)

	Organismos analizados	Secas		Organismos analizados	Lluvias		Organismos analizados	Nortes	
		B	BA		B	BA		B	BA
<i>Achirus lineatus</i>	---	---	---	---	---	---	2	0	0
<i>Archosargus probatocephalus</i>	1	1.22	0.219	2	3.175	0.544	2	1.292	0.146
<i>Ariopsis felis</i>	1	1.471	0.47	2	2.74	0.87	---	---	---
<i>Bagre marinus</i>	---	---	---	---	---	---	2	1.724	0.724
<i>Bairdiella chrysoura</i>	5	2.018	0.254	1	1.471	0.235	1	1.342	0.342
<i>Bairdiella ronchus</i>	---	---	---	---	---	---	1	1	0
<i>Caranx crysos</i>	---	---	---	5	2.95	0.325	---	---	---
<i>Cathorops melanopus</i>	9	2.596	0.266	6	6.355	0.487	11	4.797	0.421
<i>Centropomus parallelus</i>	4	3.62	0.654	2	4.908	0.651	4	4	0.75
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	2	2.827	0.608	13	4.453	0.288	1	0	0
<i>Citharichthys spilopterus</i>	---	---	---	---	---	---	1	1	0
<i>Conodon nobilis</i>	1	1.98	0.98	---	---	---	---	---	---
<i>Dasyatis americana</i>	1	1	0	1	1	0	1	1.105	0.104
<i>Diapterus auratus</i>	4	2.967	0.281	16	7.167	0.514	10	4.283	0.41
<i>Diapterus rhombeus</i>	4	2.536	0.384	16	2.891	0.158	2	1.107	0.053
<i>Dormitator maculatus</i>	---	---	---	---	---	---	2	1	0
<i>Eleotris pisonis</i>	---	---	---	---	---	---	2	1	0
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	2	2.857	0.619	6	4.14	0.349	2	2.909	0.477
<i>Eugerres plumieri</i>	1	2.778	0.592	3	3.147	0.537	---	---	---
<i>Gobiomorus dormitor</i>	1	1.361	0.18	1	1	0	---	---	---
<i>Harengula clupeiola</i>	---	---	---	3	4.238	0.463	---	---	---
<i>Hyporhamphus roberti roberti</i>	2	1.22	0.219	4	1.164	0.055	---	---	---
<i>Lagodon rhomboides</i>	5	2.099	0.219	---	---	---	---	---	---
<i>Lutjanus griseus</i>	---	---	---	2	6.427	0.603	---	---	---
<i>Micropogonias furnieri</i>	2	1.22	0.219	3	2.632	0.544	---	---	---
<i>Mugil curema</i>	---	---	---	1	1	0	1	1	0
<i>Opisthonema oglinum</i>	1	1	0	1	0	0	3	2.046	0.523
<i>Opsanus beta</i>	7	2.826	0.26	5	3.125	0.304	5	2.864	0.466
<i>Petenia splendida</i>	---	---	---	6	2.802	0.45	1	1.105	0.1
<i>Strongylura marina</i>	3	3	1	4	1.607	0.152	---	---	---
<i>Strongylura notata</i>	1	1	0	---	---	---	---	---	---
<i>Syngnathus scovelli</i>	---	---	---	1	1.724	0.362	---	---	---
<i>Thorichthys helleri</i>	1	1.724	0.724	---	---	---	---	---	---

Tabla 24. Índice del amplitud del nicho (Levin's) para el río Acula

Para el río Blanco se examinaron 79 estómagos para la época se secas, 90 en lluvias y finalmente 65 en secas, para este afluente el índice de Levin's estandarizado (B_A), muestra que existe cierta especialización entre la dieta de *Mugil cephalus*, *Oreochromis niloticus* y *Petenia splendida* en temporada de nortes y *Centropomus undecimalis*, *Strongylura notata* *Synodus foetens* para la temporada de secas y durante la época de lluvias *Caranx crysos*, *Citharichthys spilopterus* y *Gobionellus oceanicus*, ya que son estas especies donde se concentran los valores mas bajos de B_A , indicando que las dietas tienen pocos tipos alimenticios (Tabla 25).

	Organismos analizados	Secas		Organismos analizados	Lluvias		Organismos analizados	Nortes	
		B	BA		B	BA		B	BA
<i>Archosargus prabatocephalus</i>	---	---	---	---	---	---	2	2.524	0.507
<i>Ariopsis felis</i>	1	0	0	5	2.077	0.359	2	1.105	0.104
<i>Bagre marinus</i>	---	---	---	---	---	---	2	1.297	0.098
<i>Bairdiella chrysoura</i>	3	5.47	0.357	3	3	0.667	---	---	---
<i>Bairdiella ronchus</i>	1	0	0	---	---	---	---	---	---
<i>Caranx crysos</i>	---	---	---	1	1	0	---	---	---
<i>Cathorops melanopus</i>	7	5.519	0.41	6	2.284	0.257	7	4.454	0.383
<i>Centropomus parallelus</i>	5	3.309	0.384	4	4.188	0.638	2	1.724	0.724
<i>Centropomus undecimalis</i>	2	1	0	---	---	---	---	---	---
<i>Cichlasoma pearsei</i>	4	2.247	0.623	---	---	---	---	---	---
<i>Cichlasoma sp.</i>	---	---	---	1	2.532	0.511	1	1.22	0.219
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	15	6.344	0.485	12	5.426	0.369	6	3.091	0.232
<i>Citharichthys spilopterus</i>	---	---	---	4	1	0	---	---	---
<i>Diapterus auratus</i>	10	5.894	0.489	12	4.213	0.292	20	4.8	0.38
<i>Diapterus rhombeus</i>	9	4.863	0.482	7	2.876	0.313	3	2.866	0.466
<i>Dormitator maculatus</i>	---	---	---	---	---	---	3	2.835	0.249
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	---	---	---	4	4.145	0.524	1	1.105	0.104
<i>Eugerres plumieri</i>	3	1.582	0.194	3	2.449	0.29	2	4.878	0.554
<i>Gobioides broussonnetii</i>	---	---	---	1	0	0	---	---	---
<i>Gobiomorus dormitor</i>	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Gobionellus oceanicus</i>	---	---	---	1	1	0	---	---	---
<i>Hyporhamphus roberti roberti</i>	3	1.8	0.8	---	---	---	---	---	---
<i>Lagodon rhomboides</i>	1	1	0	---	---	---	---	---	---
<i>Micropogonias furnieri</i>	2	3.101	0.525	---	---	---	---	---	---
<i>Mugil cephalus</i>	1	0	0	---	---	---	1	1	0
<i>Opisthonema oglinum</i>	1	0	0	10	1.183	0.037	5	2.217	0.243
<i>Opsanus beta</i>	---	---	---	1	3.324	0.387	4	4.676	0.525
<i>Oreochromis niloticus</i>	---	---	---	---	---	---	1	1	0
<i>Petenia splendida</i>	1	1	0	8	1.882	0.176	2	1	0
<i>Stellifer lanceolatus</i>	---	---	---	4	1.815	0.163	---	---	---
<i>Strongylura marina</i>	6	3	1	2	1.471	0.235	---	---	---
<i>Strongylura notata</i>	1	1	0	---	---	---	1	0	0
<i>Synodus foetens</i>	1	1	0	---	---	---	---	---	---
<i>Thorichthys helleri</i>	1	2.198	0.598	---	---	---	---	---	---
<i>Trinectes maculatus</i>	1	0	0	1	0	0	---	---	---

Tabla 25. Índice del amplitud del nicho (Levin's) para el río Blanco.

Redes tróficas

A partir de los datos obtenidos por el análisis de contenido estomacal efectuado por el método numérico, de acuerdo a los criterios de Windell y Stephen (Bagenal, 1978); y tomando en cuenta las relaciones tróficas de cada una de las especies muestreadas se procedió a la elaboración de redes tróficas para cada río para cada una de las tres estaciones climáticas.

Para la red trófica (Fig. 12), en donde se muestra el total de las interacciones dentro de los tres afluentes, se analizaron un total de 71 nodos.

Para el río acula se identificaron 40 nodos para la temporada de secas (Fig. 13), 45 nodos para la estación climática de lluvias (Fig. 14) y 34 nodos para nortes (Fig. 15).

Para el río Blanco se registraron un total de 37 nodos para la época de secas (Fig. 16), 37 nodos para lluvias (Fig. 17) y 35 nodos para periodo de nortes (Fig. 18).

Para el río Papaloapan se distinguieron 29 nodos para la época de secas (Fig. 19), 31 para el ciclo de lluvias (Fig. 20) y 33 nodos para el tiempo de nortes (Fig. 21).

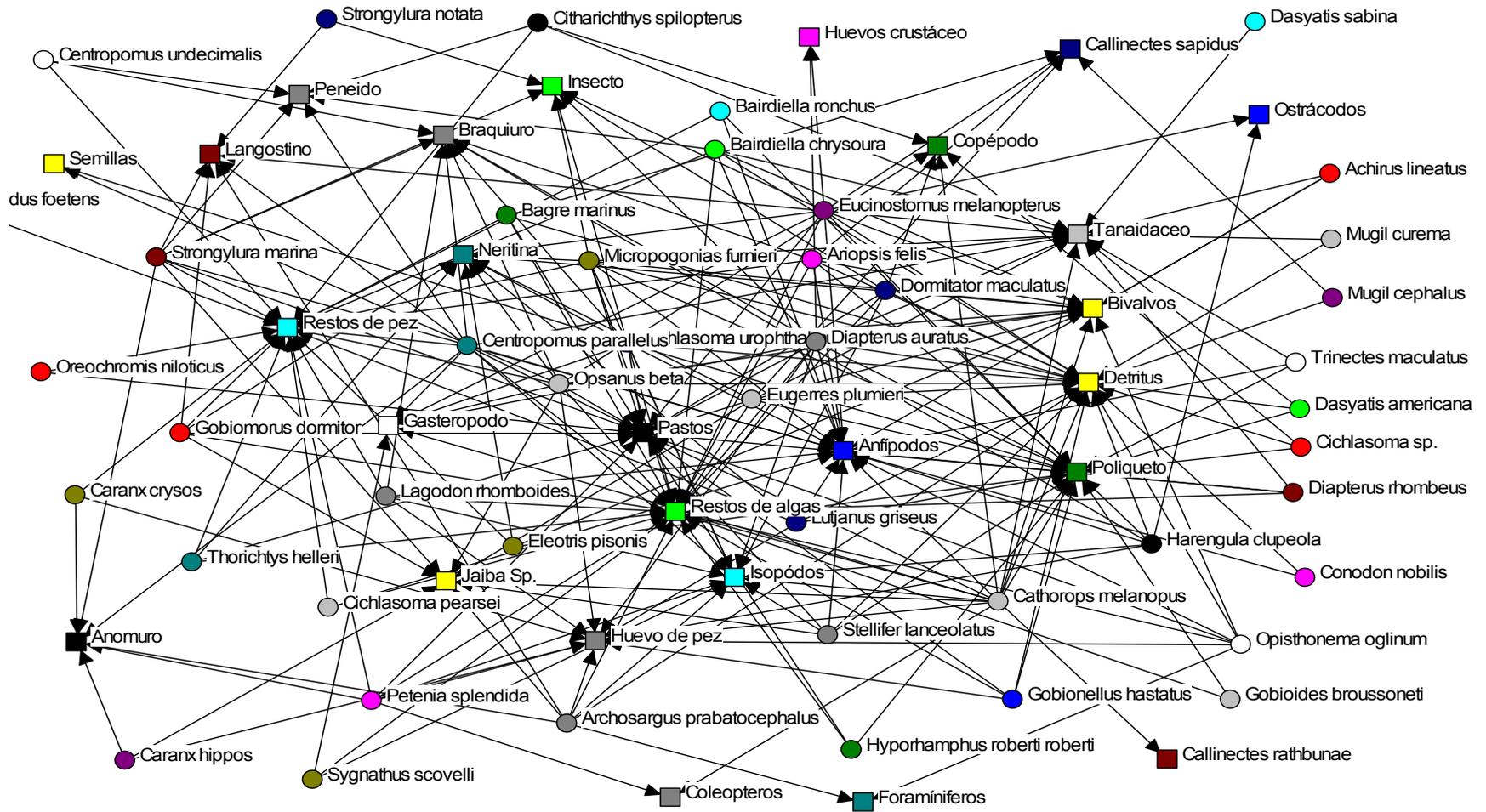


Figura 12. Interacciones dentro de los tres afluentes.

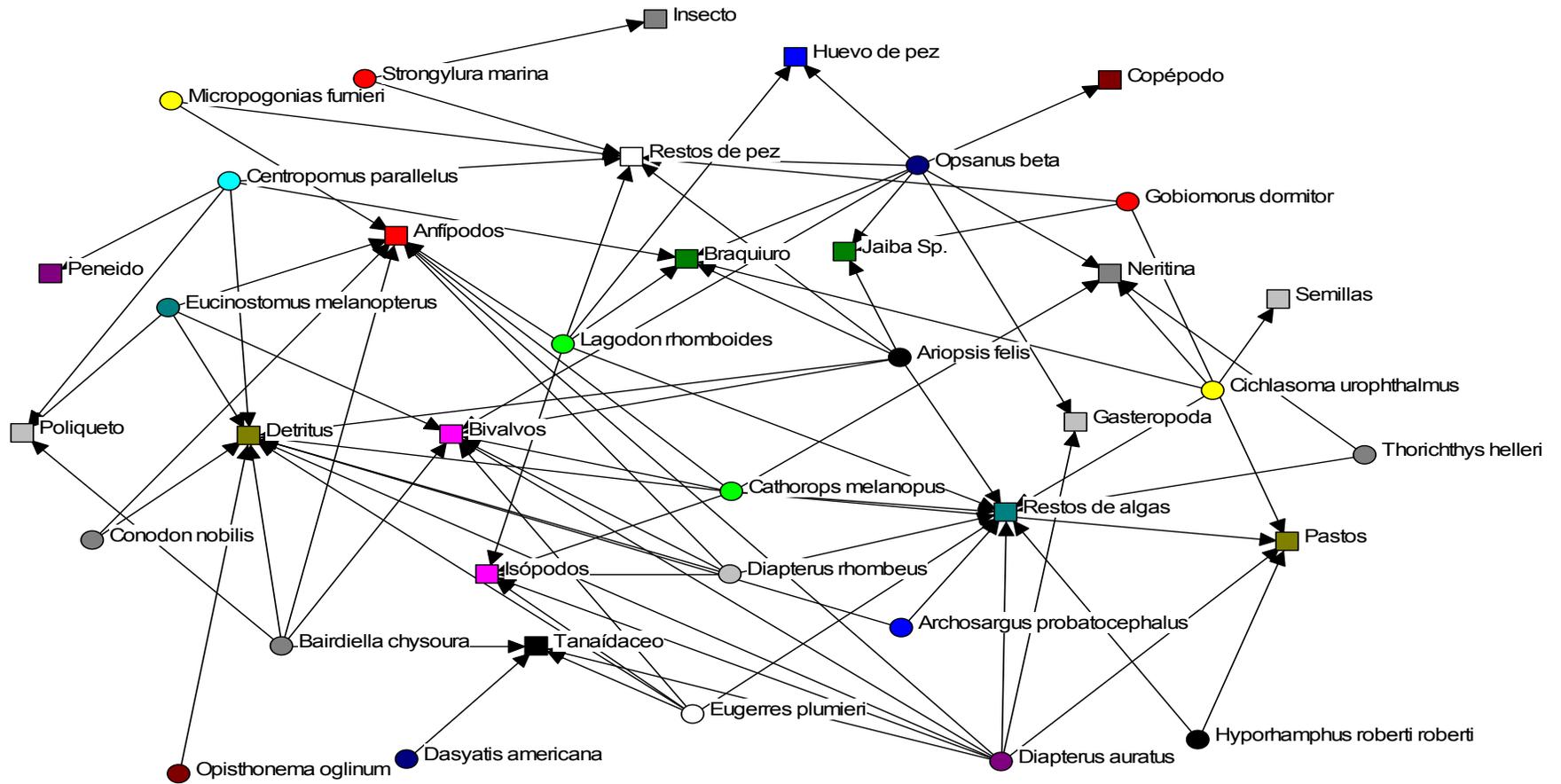


Figura 13. Trama trófica para el río Acula durante la temporada de secas.

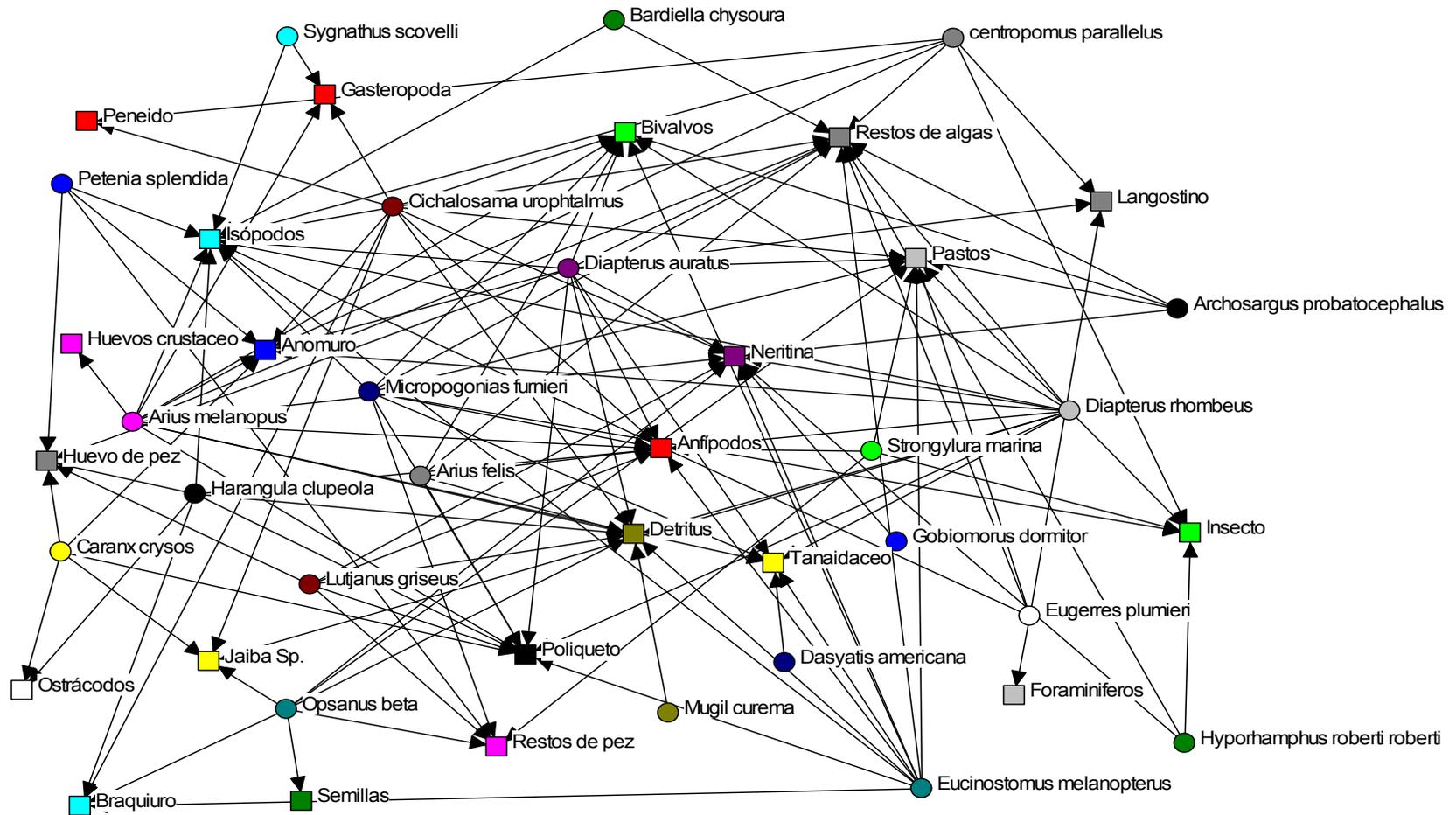


Figura 14. Trama trófica para el río Acuña durante la temporada de lluvias.

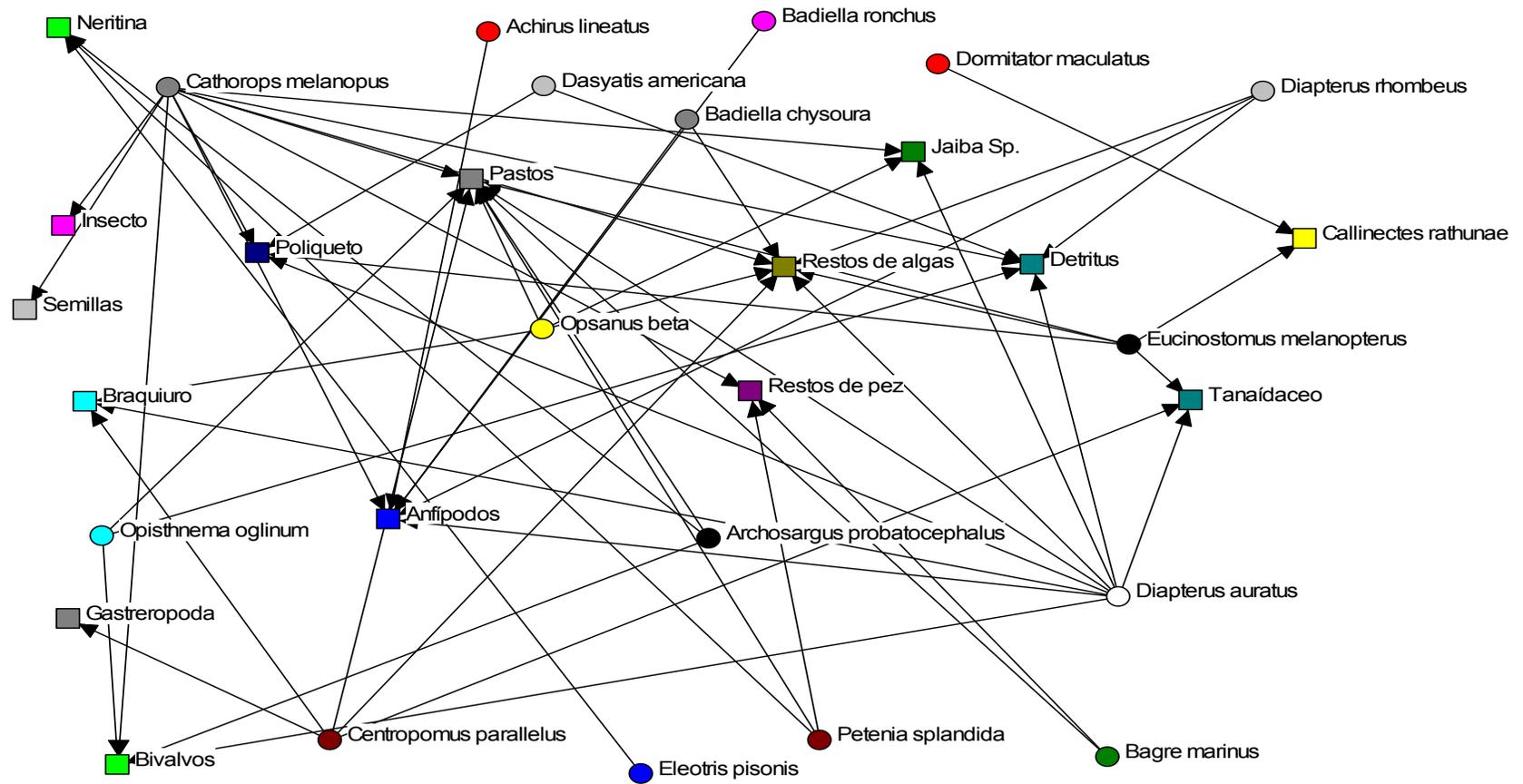


Figura 15. Trama trófica para el río Acula durante la temporada de nortes.

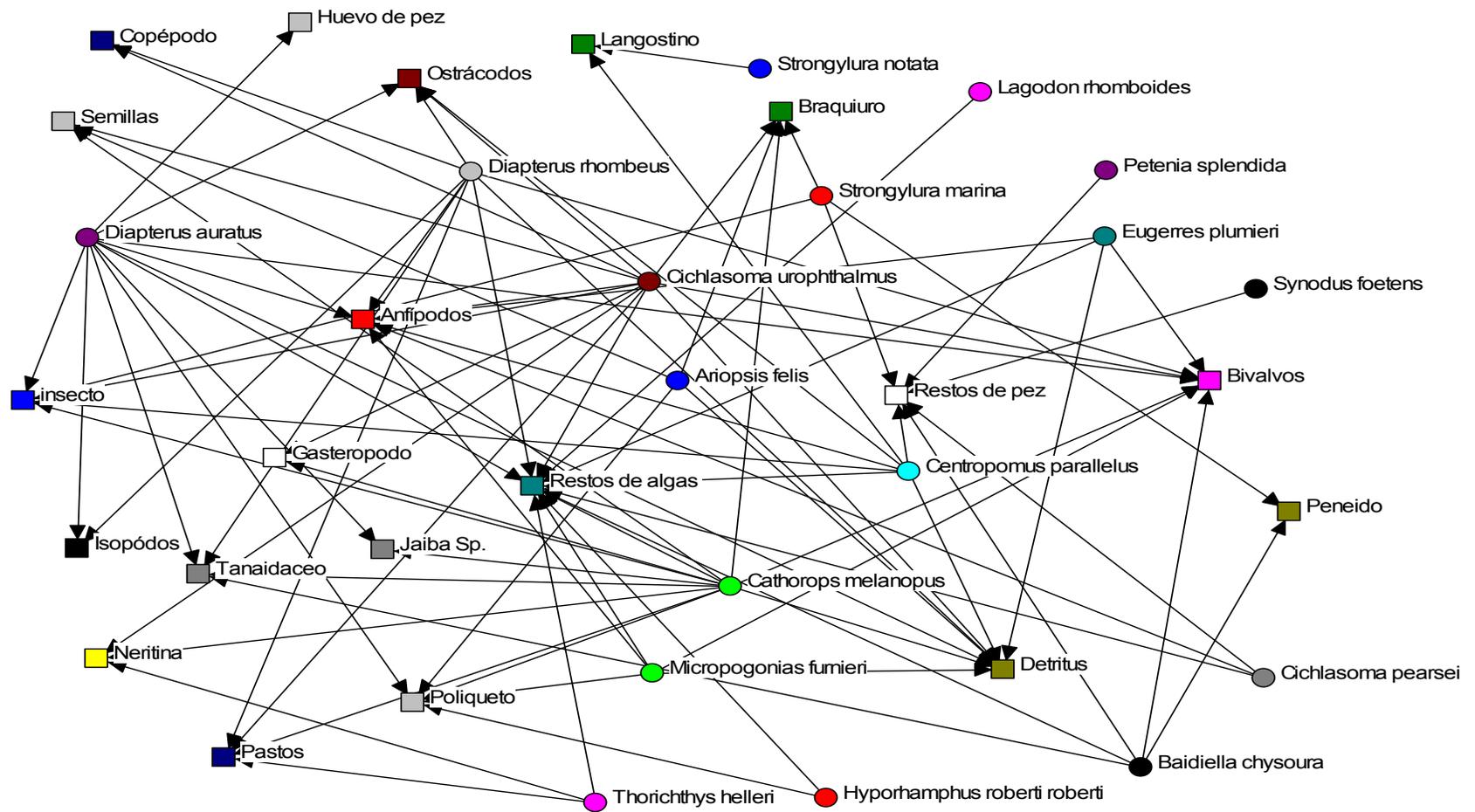


Figura 16. Trama trófica para el río Blanco durante la temporada de secas.

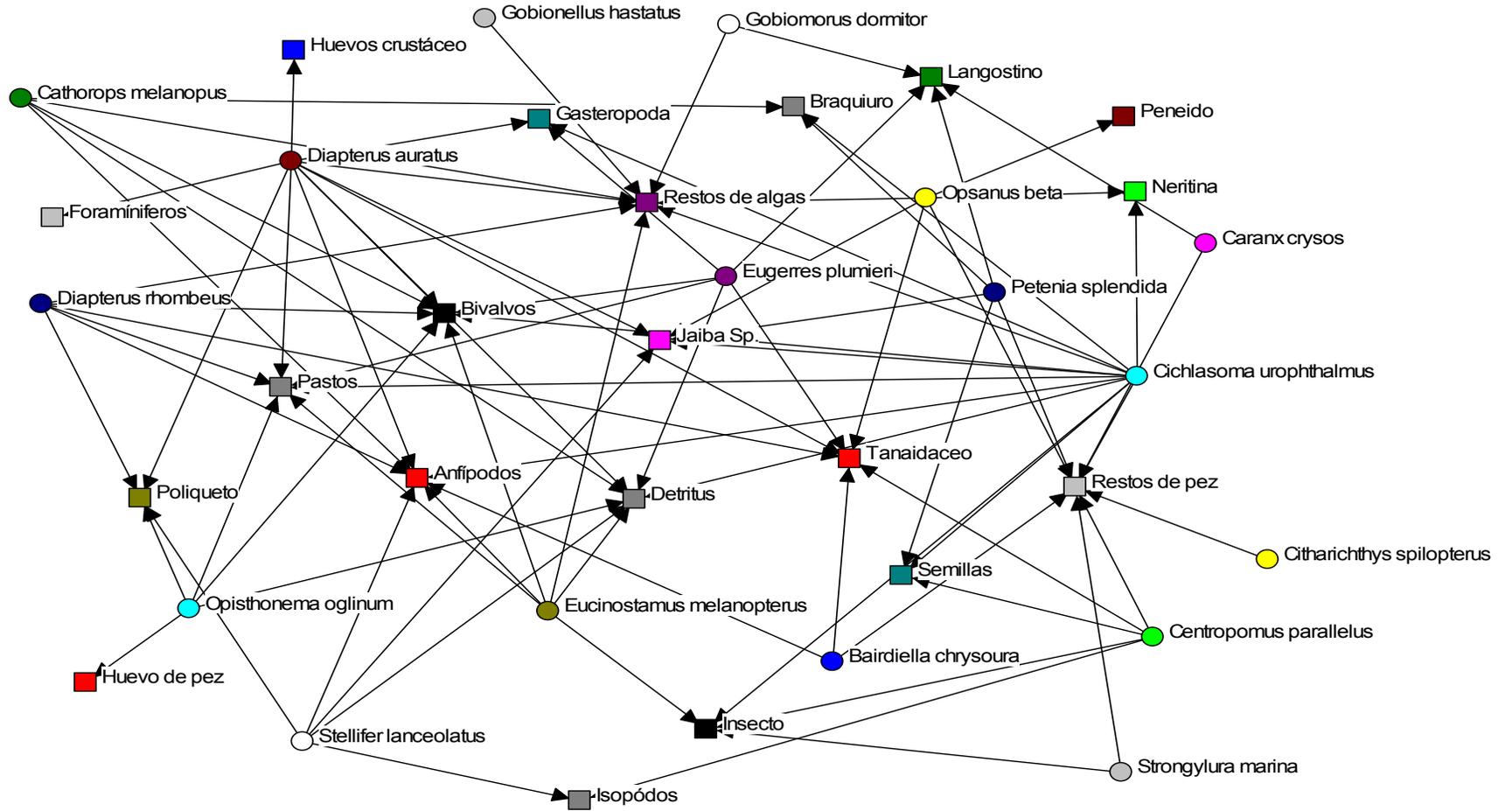


Figura 17. Trama trófica para el río Blanco durante la temporada de lluvias.

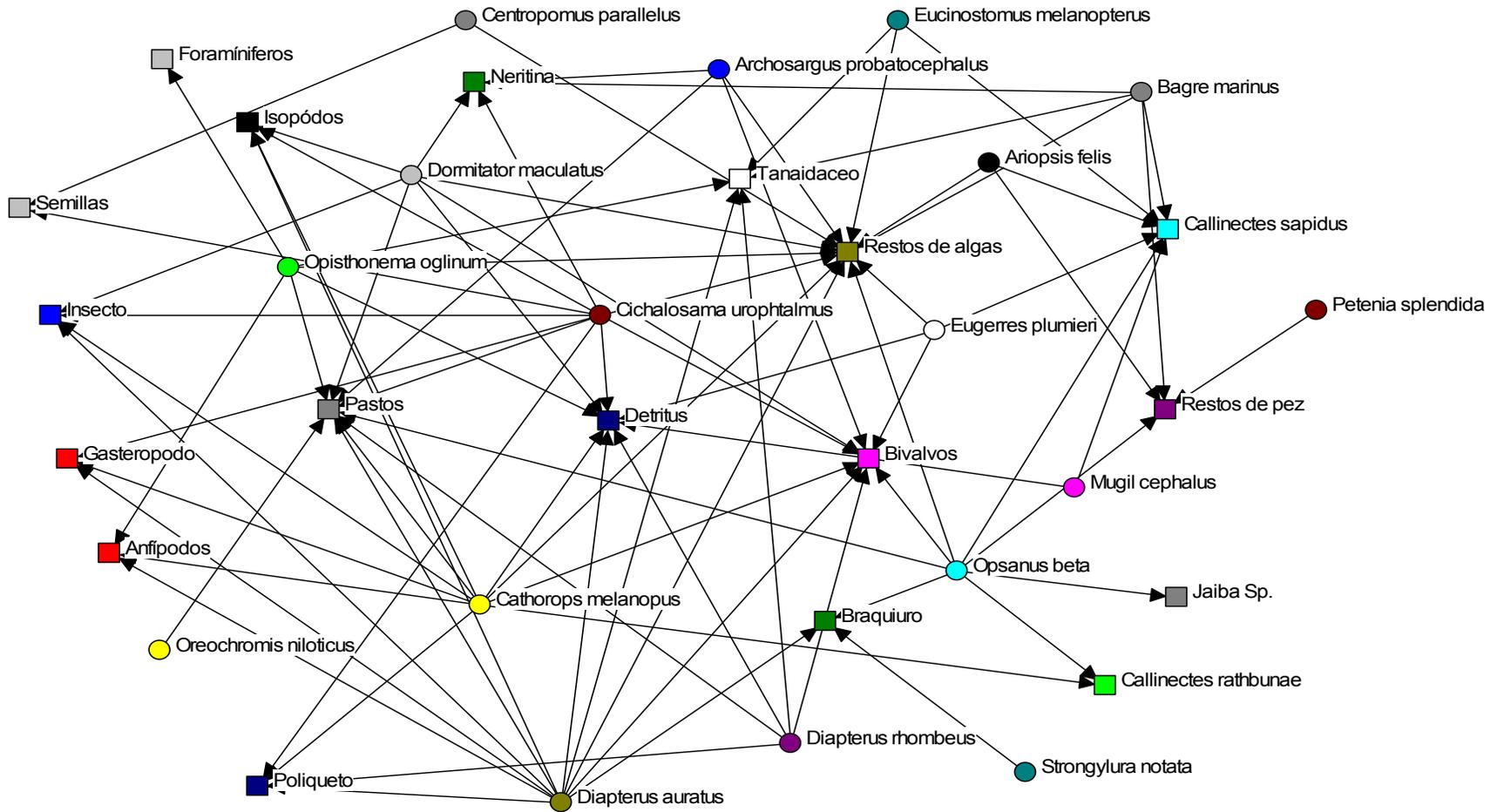


Figura 18. Trama trófica para el río Blanco durante la temporada de nortes

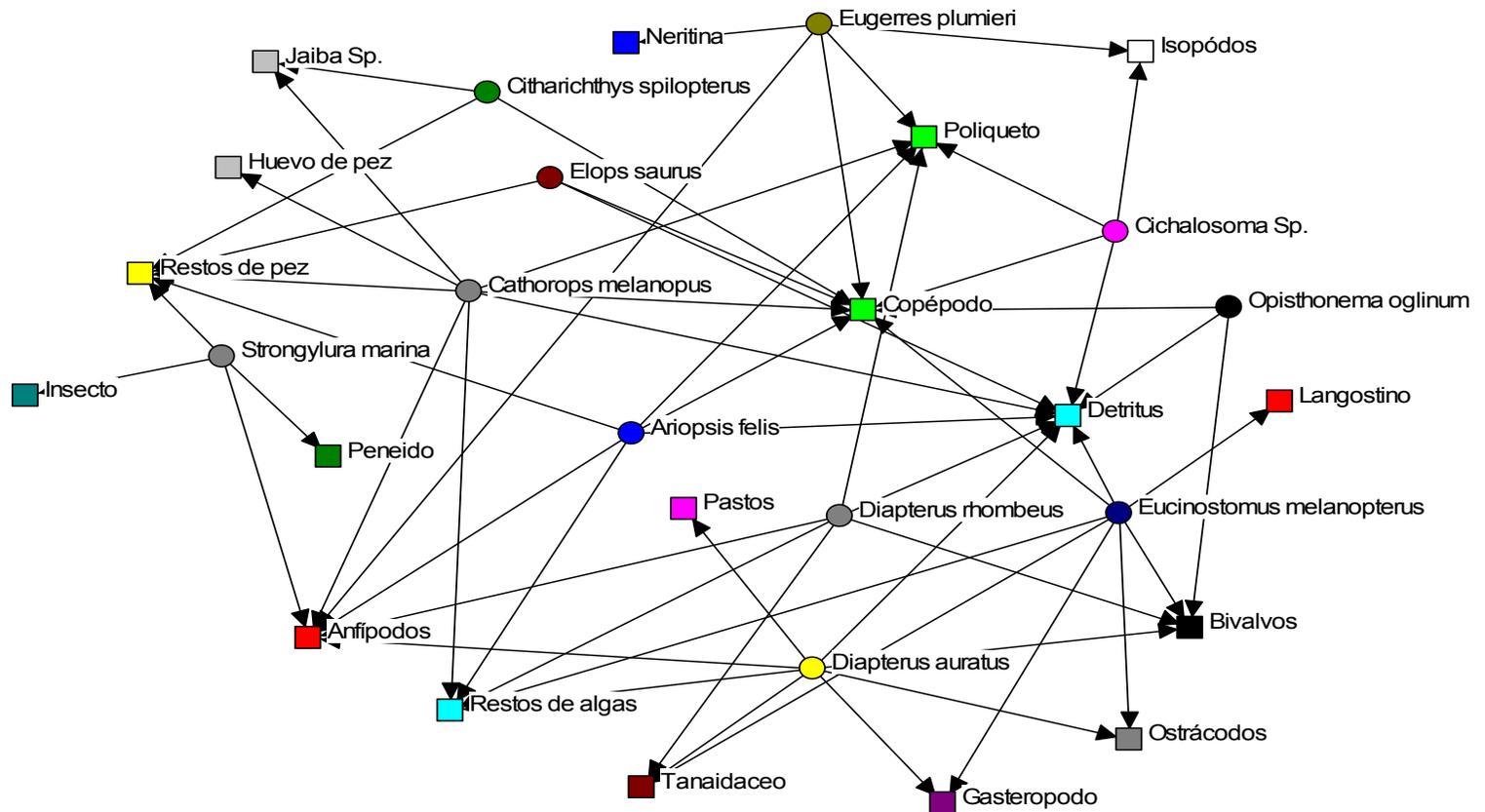


Figura 19. Trama trófica para el río Papaloapan durante la temporada de secas.

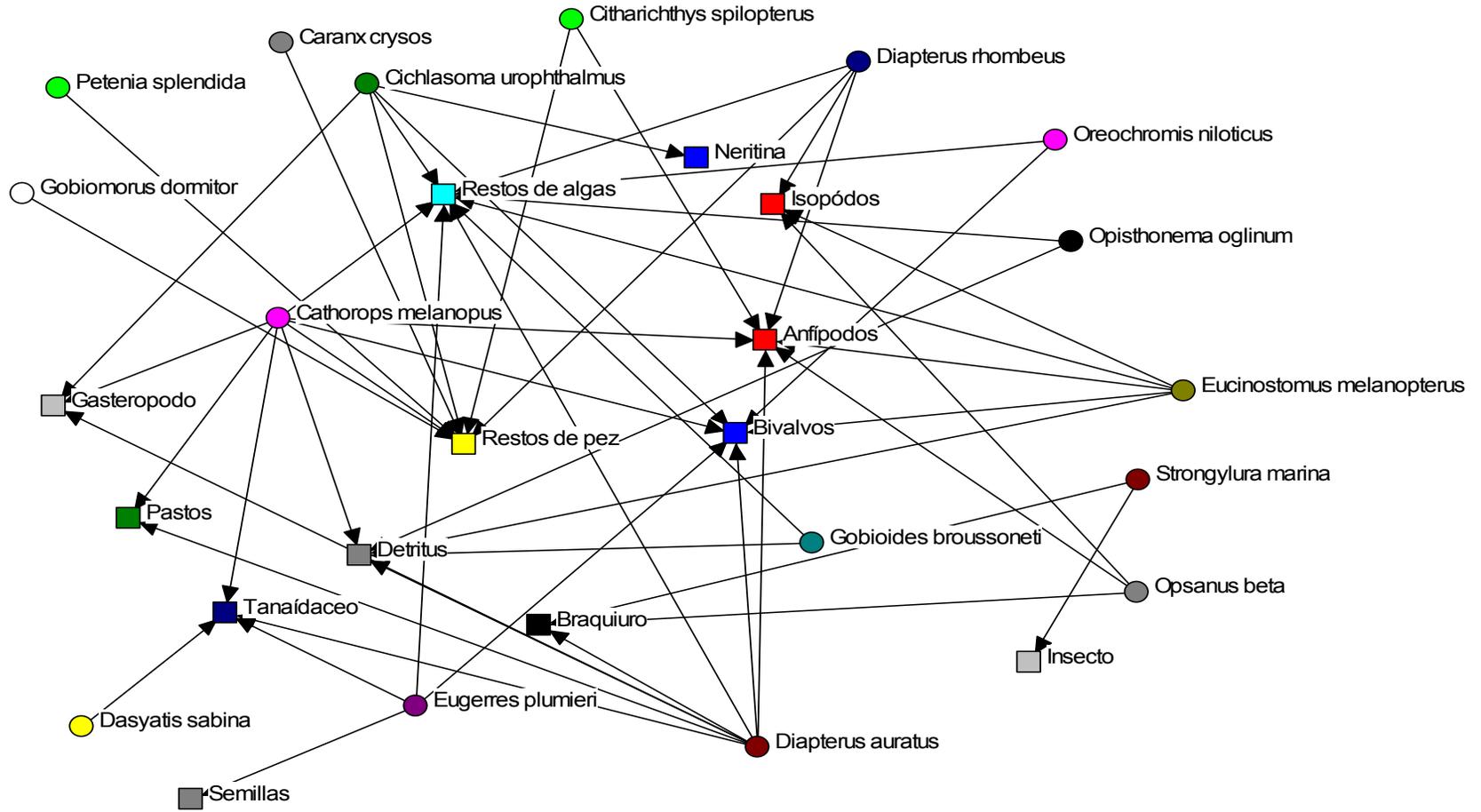


Figura 20. Trama trófica para el río Papaloapan durante la temporada de lluvias.

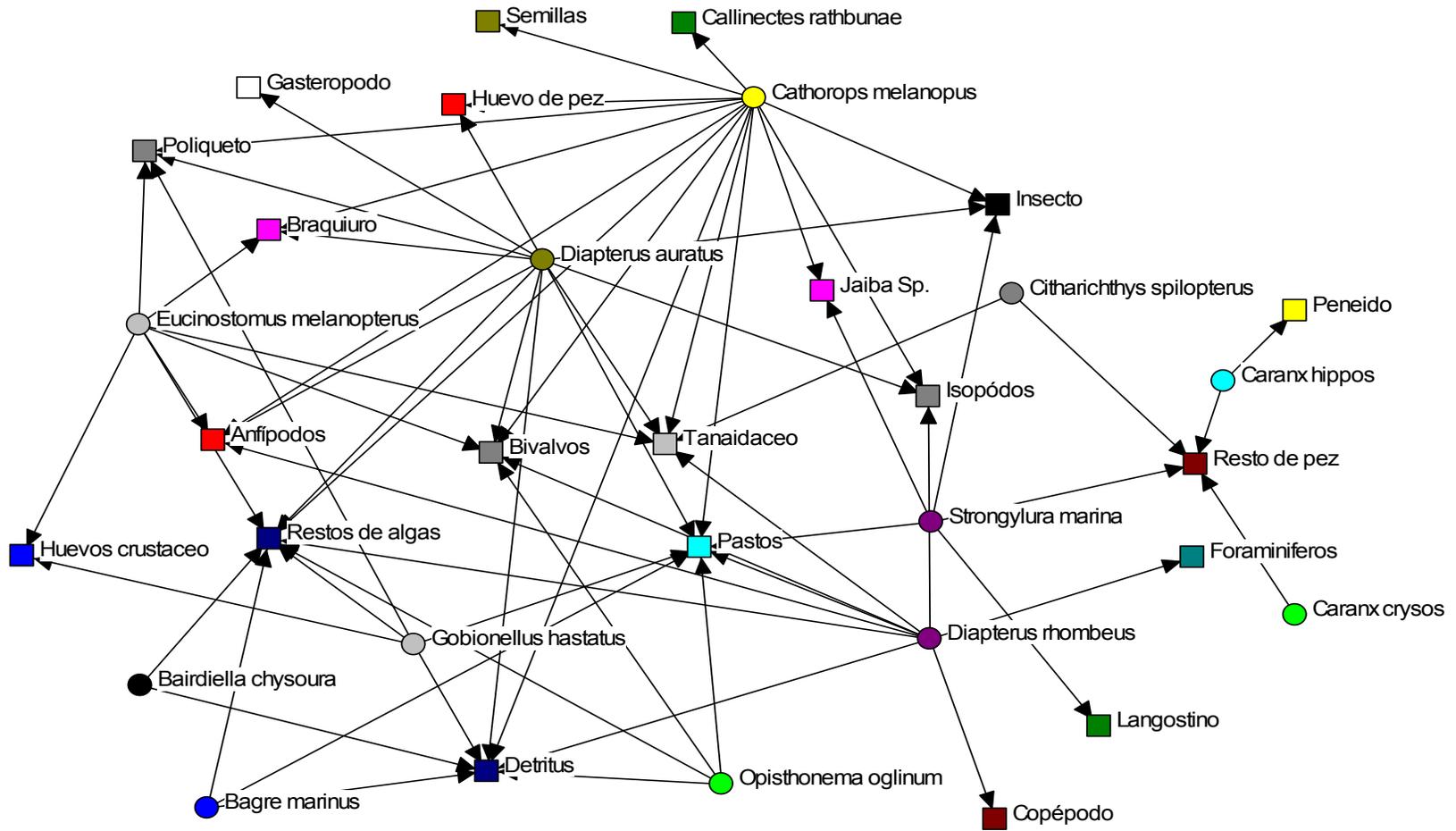


Figura 21. Trama trófica para el río Papaloapan durante la temporada de nortes.

Del total de los 24 tipos alimenticios encontrados en los tractos digestivos de las especies analizadas del río Blanco, las que mayor tipo de interacciones presentan se muestran a continuación en la tabla 26.

	SECAS	LLUVIAS	NORTES
Algas	12	8	12
Anfípodos	7	7	3
Bivalvos	7	7	8
<i>Callinectes rathbunae</i>	--	--	1
<i>Callinectes sapidus</i>	--	--	1
Can. Braquiuro	4	3	2
Copépodo	2	--	--
Detritus	8	7	8
Foraminíferos	--	1	1
Gasterópodo	2	3	3
Huevos de pez	1	1	--
Huevos de crustáceo	--	1	--
Insecto	5	4	4
Isópodos	2	2	4
Jaiba (<i>Callinectes</i> sp.)	2	5	1
Langostino (<i>Palaemonetes</i>)	2	2	--
Neritina	3	2	4
Ostrácodos	4	--	--
Pastos	4	6	9
Peneido (<i>Farfantepenaeus</i>)	2	1	--
Resto de Pez	6	8	4
Poliqueto	5	4	4
Semillas	3	3	2
Tanaidáceos	4	6	5

Tabla 26. Tipos alimenticios encontrados dentro de los tractos alimenticios de las especies colectadas en Río Blanco.

Para el río Papaloapan se encontraron un total de 23 tipos alimenticios dentro de los tractos digestivos de las especies analizadas, las que mayor tipo de interacciones presentan se muestran a continuación en la tabla 27.

	SECAS	LLUVIAS	NORTES
Algas	5	9	8
Anfípodos	6	6	4
Bivalvos	4	6	5
<i>Callinectes rathbunae</i>	--	--	1
Can. Braquiuro	--	3	3
Copépodo	1	--	1
Detritus	8	5	7
Foraminíferos	--	--	1
Gasterópodo	2	3	1
Huevos de pez	1	--	2
Huevos de crustáceo	--	--	2
Insecto	1	1	3
Isópodos	2	3	3
Jaiba (<i>Callinectes</i> sp.)	2	--	1
Langostino (<i>Palaemonetes</i>)	1	--	1
Neritina	1	1	--
Ostrácodos	2	--	--
Pastos	1	2	7
Peneido (<i>Farfantepenaeus</i>)	1	--	1
Resto de Pez	5	7	4
Poliqueto	5	--	4
Semillas	--	1	1
Tanaidáceos	3	4	5

Tabla 27. Tipos alimenticios encontrados dentro de los tractos alimenticios de las especies colectadas en Río Papaloapan

Para el río Acula se reportan un total de 24 tipos alimenticios dentro de los tractos digestivos de las especies analizadas, mostrándose las que mayor tipo de interacciones presentan se muestran a continuación en la tabla 28, los cuales son mas constante durante la época de lluvias.

	SECAS	LLUVIAS	NORTES
Algas	10	12	7
Anfípodos	8	10	--
Bivalvos	8	8	4
<i>Callinectes rathbunae</i>	--	--	2
Can. Anomuro	--	7	--
Can. Braquiuro	5	4	3
Copépodo	1	--	1
Detritus	11	10	5
Foraminíferos	--	1	--
Gasterópodo	2	3	1
Huevo de pez	2	5	--
Huevos crustáceo	--	1	--
Insecto	1	5	1
Isópodos	5	12	--
Jaiba (<i>Callinectes</i> sp.)	3	4	3
Langostino (<i>Palaemonetes</i>)	1	3	--
Neritina	4	10	3
Ostrácodos	--	2	--
Pastos	4	9	9
Peneido (<i>Farfantepenaeus</i>)	1	2	--
Resto de Pez	7	5	3
Poliqueto	3	9	4
Semillas	1	1	1
Tanaidáceos	4	6	3

Tabla 28. Tipos alimenticios encontrados dentro de los tractos alimenticios de las especies colectadas en Río Acula.

DISCUSIÓN

Parámetros ambientales

Los estuarios son regiones donde el mar y aguas dulces se entremezclan (Whitfield, 1999), estos ambientes se caracterizan por poseer un ambiente de cambio continuo, derivado de los efectos hidrológicos ocasionados por el encuentro de estas masas de agua, de origen y propiedades físico-químicas diferentes (Contreras y Castañeda, 2004), donde los gradientes ambientales son abruptos y se registran niveles de producción primaria y secundaria excepcionalmente altos.

En los ambientes lagunares, la salinidad y temperatura son dos de los factores de mayor influencia en la vida de los organismos de aguas marinas y salobres, ya que estos determinan las propiedades fisicoquímicas de cualquier masa de agua (Rendón, 2004). Estos factores tienen una influencia principal sobre la densidad, la diversidad y la biomasa de los peces que pueden ser encontrados en estos sistemas. En particular, los cambios a menudo abruptos coloca a los peces que utilizan los estuarios en un considerable estrés, que les genera demandas fisiológicas elevadas (Whitfield, 1999).

La temperatura del agua es un factor físico ampliamente utilizado para estudios ecológicos, ya que influye en la oxigenación de las aguas, en la productividad primaria fuente de alimento para los organismos; también interviene en la reproducción y crecimiento de los organismos, algunos autores como Peterson y Ross. 1991, determinaron que la temperatura y la salinidad influyen en la estructura espacial y temporal de una comunidad de peces, en hábitats salobres a lo largo de un gradiente río-estuario. Se considera que la salinidad tiene un papel determinante en el desarrollo de los ciclos sexuales, desde la gametogénesis hasta la supervivencia de los estados larvarios (Sánchez, 2003).

En este sistema la temperatura varió en dirección proporcional a la salinidad. Variando de acuerdo a las condiciones climáticas, ya que en temporada de nortes se presentan las salinidades mas bajas, siendo muy común en esta época la incidencia de frentes fríos, acompañados de fuertes

vientos y lluvias que provocan una importante disminución de la temperatura ambiente y del agua; la entrada de agua de mar por un proceso físico de empuje, un incremento en los procesos de mezcla de agua de diferente origen y alta turbulencia, provoca la resuspensión de materiales. También es necesario destacar que durante este periodo de tiempo los ríos asociados reducen considerablemente sus volúmenes de descarga, como lo menciona Yáñez-Arancibia y Day (1988) y Yáñez-Arancibia *et. al.* (1988) los resultados son coincidentes, ya que los meses mas fríos son octubre y noviembre (Nortes). Durante la temporada de secas se incrementó la salinidad, debido a factores ambientales tales como la influencia de mareas y corrientes marinas, que afectan el sistema durante esta época y al disminuir los volúmenes de descarga los afluentes incrementan la resuspensión de materia orgánica haciendo que la turbidez sea superior.

Finalmente en temporada de lluvias se registraron las temperaturas mas elevadas con un promedio de 30.5°, y contrariamente, se presentaron las condiciones de salinidad más altas de las épocas analizadas

Mientras que los ríos Blanco y Papaloapan fueron quienes registraron las mayores profundidades, e igualmente el mayor número de organismos colectados, Kupschus y Tremain. 2001, determinan la profundidad como un factor importante, refiriendo las interacciones entre especies asociadas con cambios en la misma, como el aumento en la protección contra depredadores mayores en aguas someras, y un incremento en la disponibilidad de alimento para organismos pelágicos en aguas profundas (Sánchez, 2003). Así mismo, la transparencia en la columna de agua se encuentra vinculada, entre otros factores, con la cantidad de materia orgánica en suspensión proveniente del escurrimiento de material terrígeno, así como por la presencia de pastos dentro del sistema, los cuales contribuyen con un mayor aporte de materia orgánica.

Los factores ambientales no son independientes, pero actúan recíprocamente directamente e indirectamente con los peces que habitan los

estuarios. Por ejemplo, inundaciones del río directamente influyen en la condición de la boca, la temperatura del agua, la salinidad, la turbiedad, las concentraciones de oxígeno disuelto y señales olfativas, e indirectamente afecta la diversidad de hábitat, la productividad, el reclutamiento, la disponibilidad de alimentos y la competencia (Whitfield, 1999).

Parámetros ecológicos

El conocimiento de las especies que habitan las lagunas costeras es muy importante para interpretar su dinámica, así como para obtener datos sobre los cambios tróficos que se llevan a cabo en estos ambientes costeros.

La composición de la ictiofauna presente en las desembocaduras de los ríos que drenan hacia la Laguna de Alvarado, muestra especies que son típicas de esta zona, ya que presenta 45 especies de las 89 reportadas por Franco, *et. al.* 1996, quienes fueron de los primeros en caracterizar la estructura y dinámica de la comunidad; en este sentido, el análisis de la diversidad numérica (H') y la riqueza de especies en el sistema, mostró que las variaciones espaciales y temporales son pequeñas, ya que los valores más altos de H' fueron durante los meses de Agosto en río Blanco con 3.265 y Mayo en el río Acula con 3.220; no obstante, están relacionadas con las condiciones hidrológicas en el sistema. De manera general, se considera que las variaciones de este parámetro se ven afectadas por las variaciones de los factores fisicoquímicos antes mencionados. Sin embargo a nivel mundial, la riqueza de especies de peces está fuertemente relacionada con el tamaño la cuenca (Winemiller. 2004) a pesar de ello el río Papaloapan que es el de mayor caudal y presenta la menor riqueza de especies, debido fundamentalmente al barrido del muestreo.

Las familias mejor representadas en el estudio fueron Ariidae, Guerridae y Cichlidae. En el caso de las desembocaduras de los ríos que confluyen a la laguna de Alvarado, se observaron cuatro grupos que caracterizan a los conjuntos de peces presentes en estos sistemas: El primer grupo está caracterizado por especies marinas que penetran al sistema lagunar presentando altas abundancias y distribuciones asociadas a las áreas de mayor salinidad y características marinas durante sus ciclos de vida, como lo son: *Caranx crysos*, *Caranx hippos*, *Diapterus auratus*, *Diapterus rhombeus*,

por lo que las fluctuaciones físico-químicas típicas de los ecosistemas lagunares costeros favorecen el desarrollo de especies euritolerantes. Otro grupo comprende especies del componente estuarino: *Cathorops melanopus*, *Gobionellus oceanicus*, *Gobioides broussonnetii*, *Mugil cephalus*, *Mugil curema*, estas especies utilizan como áreas de crianza y maduración las zonas de mayor influencia marina, vegetación sumergida y manglar en el interior del sistema lagunar. El tercer grupo se caracteriza por ser especies del componente dulceacuícola, que utilizan áreas de vegetación sumergida y emergente donde realizan parte de sus ciclos de vida: *Cichlasoma urophthalmus*, *Petenia splendida*. Se sugiere que las variaciones estacionales de estas especies están en función de migraciones relacionadas a estrategias de alimentación y protección en el sistema. El cuarto grupo está caracterizado por especies que no presentan un patrón claro de utilización del sistema, con frecuencias muy bajas y distribución restringida, sugiriendo que estas especies utilizan las desembocaduras de los afluentes como áreas de protección principalmente.

Entre estas las especies que se destacaron en orden de importancia, de acuerdo al índice de McNaughton al término del estudio fueron: *Cathorops melanopus*, *Diapterus auratus*, *Cichlasoma urophthalmus* y *Diapterus rhombeus*, correspondiendo al 74.07% del total de especies capturadas. Estas especies se consideraron como elementos dominantes, al destacar por su abundancia numérica, biomasa, amplia distribución dentro del ecosistema y elevada frecuencia, lo anterior sugiere que estas especies son las que mejor aprovechan las condiciones y patrones de producción que presenta este ecosistema.

Al presentar los menores registros las especies residentes y dulceacuícolas, en cuanto a biomasa y número de organismos, esto determina a la laguna como un sistema altamente dinámico, haciendo que una gran variedad de especies hagan uso de los recursos a lo largo de todo el año.

Al ser comparado con otros sistemas se considera un ecosistema medianamente diverso al presentar 45 especies, ya que en Laguna de Términos (Yáñez 1985), se determinaron componentes principalmente de origen marino, y con base a lo reportado por Franco y Chávez (1992) en Laguna de Tamiahua quienes reportan 82 especies, encontrando que los mayores registros provienen de especies marinas, o comparando nuestros resultados con el sistema Tuxpan-Tampamachoco estudiado por Pérez y Torres en el 2000, en donde reportan 179 especies. Cabe destacar que las lagunas costeras soportan fuertes presiones ambientales, lo que influye en la presencia de muchas especies de peces, a pesar de que estas zonas sirven de cría, alimentación y refugio para muchas de ellas.

La equitatividad varió moderadamente, durante todos los sitios de muestreo y a través de todas las temporadas, teniendo un valor máximo de 0.80 en septiembre (Lluvias) en río Acula y un mínimo de 0.69 en febrero (Secas) en río Blanco, este comportamiento, según lo que menciona Ramírez 1994, es el reflejo de la organización de una comunidad equilibrada.

Ya que se ha señalado que la riqueza de peces de los sistemas estuarino-lagunares de México se distingue por una marcada dominancia de elementos de origen marino 350 especies de un total de 400, (Pérez y Torres, 2000), también evidencia una pobreza de especies dulceacuícolas en la ictiofauna mexicana presente en este tipo de ambientes, lo anterior resalta la evidente importancia de los elementos de origen marino en la organización de este tipo de ambientes; como lo refiere Franco *et al.*(1986), ya que las especies marinas incursionan a los sistemas estuarinos en busca de alimento y/o protección, lo cual refleja nuevamente el importante nivel de intercambio con la zona marina adyacente.

Análisis trófico

El análisis alimenticio de las especies que se distribuyen en un sistema permite descubrir las diferentes interacciones que se dan al interior y entre las diferentes comunidades, interacciones tales como depredación, competencia y cadenas tróficas. (Maldonado y Ramírez, 2006). Este análisis permite diferenciar los principales gremios alimenticios de las especies, que son definidos como grupos de especies que explotan los mismos recursos con estrategias similares (Adams 1985, citado por Guevara *et al.* 2007). Y entendiendo como solapamiento, según lo define Zaret y Rand (1971) como “El uso típicamente al mismo tiempo por mas de una especie sin importar su abundancia”; sin embargo, Kihara (1990) propone al solapamiento del nicho como una medida de coexistencia, en especies que habitan una misma área, pero se tendría que considerar que el solapamiento del nicho solo sería importante si el recurso en cuestión se encuentra en escasez (Peláez, 1996; Cruz, 1998).

El estudio de los patrones tróficos proporciona información valiosa para comprender las interacciones y procesos que influyen en los cambios temporales de las comunidades. Así se distinguieron los principales gremios alimenticios en cada uno de las desembocaduras de los afluentes estudiados, los cuales presentaron un amplio espectro alimenticio, lo cual es reflejo de la flexibilidad al hacer uso de los recursos alimenticios disponibles, respondiendo a la capacidad de adaptación típica de especies estuarinas.

Así para el río Papaloapan, durante las tres temporadas climáticas se establecieron gremios formados por especies con hábitos alimenticios bentófagos y carnívoros, ya que durante la época de secas; las algas, anfípodos, poliqueto, detritus y restos de pez forman el 76% de la ingesta dietaria de las especies presentes en este río; de acuerdo al índice de Renkonen, en este período no se presenta un solapamiento trófico sobresaliente, debido a que los tipos alimenticios están distribuidos a lo largo de las especies localizadas dentro del afluente.

Durante la temporada de lluvias el tipo alimenticio más recurrente fueron los peces, ya que este elemento proporcionó el 27% de los componentes alimenticios. *Caranx crysos* y *Gobiomorus dormitor*, *Petenia splendida* tiene un solapamiento trófico de 100 con *Gobiomorus dormitor* y *Caranx crysos*, lo que indica que consumen el mismo y único recurso alimenticio, con lo que se puede afirmar que realmente se están traslapando sus dietas, así como *Gobioides broussonnetii* y *Opisthonema oglinum*, quienes comparten detritus y algas como alimento y finalmente *Diapterus auratus* y *Cathorops melanopus* que reparten un mayor número de tipos alimenticios como lo son algas, anfípodos, tanaidáceos bivalvos y gasterópodos.

Para la temporada de Nortes, los alimentos que se consumieron con mayor frecuencia fueron el detritus con 26% y restos de pez con 24%, por lo que los gremios que se formaron tienen estos tipos alimenticios como base, *Caranx crysos* y *Citharichthys spilopterus*, presentan el mayor solapamiento trófico durante esta época ya que el único tipo alimenticio que consumieron y comparten durante la temporada fueron los peces o bien los restos de este; *Gobionellus oceanicus* presenta solapamiento trófico con dos especies, el mayor solapamiento lo presenta con *Bairdiella chysoura*, al compartir como tipos alimenticios al detritus en primer lugar y el consumo de algas; y un menor solapamiento con *Bagre marinus*, al compartir los mismos tipos alimenticios anteriormente mencionadas, añadiéndose los pastos como alimento.

Diapterus rhombeus y *Diapterus auratus*, son las especies que presentaron dentro de los niveles de solapamiento los mas significativos dentro del afluente ya que comparten 7 tipos alimenticios entre ellos algas, anfípodos y detritus los mas importantes.

Para el río Acula, durante las tres temporadas muestreadas se reconocieron gremios formados por organismos bentófagos y carnívoros, incluyendo un grupo de especies omnívoras en período de Nortes. Los tipos alimenticios consumidos con mayor frecuencia en este río y durante el tiempo de secas son algas con 27%, detritus 11% y anfípodos 10%. Los solapamientos tróficos mas sobresalientes están dados por *Archosargus probatocephalus* e *Hyporhamphus roberti roberti*, cuyo alimento principal que comportan en un 90% son las algas, *Diapterus rhombeus* y *Diapterus auratus*, comparten 5 tipos alimenticios de los cuales los mas notables son las algas, anfípodos y bivalvos finalmente *Diapterus auratus* y *Cathorops melamopus* tienen un solapamiento trófico de 6 tipos.

Durante la temporada de Lluvias, el 49% de los tipos alimenticios consumidos esta formado por algas, isópodos, detritus y *Neritina sp.*, de acuerdo al índice de Renkoneen el mayor solapamiento se encuentra entre las especies *Caranx crysos* y *Petenia splendida* con 86.84 cuyo alimento principal y que es compartido son los huevos y restos de pez, *Diapterus auratus* y *Cathorops melanopus* quienes comparten 9 tipos alimenticios destacando algas, bivalvos, anfípodos y poliquetos; *Ariopsis felis* y *Diapterus rhombeus*, siendo esta temporada en la comparten 5 recursos como son algas, poliqueto, detritus y que presentan un valor bajo de solapamiento y los recursos compartidos son ingeridos en cantidades considerablemente altas.

Por su parte en la temporada de Nortes, se añadió el gremio formado por especies omnívoras; los anfípodos fueron el elemento principal de consumo durante esta época con 21% de incidencia total de los estómagos analizados. Durante esta temporada se presentaron pocos solapamientos tróficos elevados *Diapterus rhombeus* y *Bairdiella rhonchus*, *Diapterus*

rhombeus y *Bairdiella chrysoura* y finalmente *Bairdiella chrysoura* y *Bairdiella rhonchus*, cuyo alimento principal fueron los anfípodos en todo los casos.

En el caso del río Blanco, para la temporada de Secas, comprende gremios formados por especies carnívoras, omnívoras, bentofagas. *Synodus foetens* y *Lagodon rhomboides*, presentan el solapamiento trófico mas alto y se reduce a solo compartir el único alimento que presentaron y que en este caso fue restos de pez, y *Diapterus rhombeus* y *Diapterus auratus* quienes comparten 8 tipos alimenticios distintos, entre los cuales anfípodos, bivalvos, algas y ostrácodos son los mas sobresalientes.

Para la temporada de Lluvias, se reconocieron gremios formados por especies carnívoras, bentofagas y organismos omnívoros. Las únicas especies que tienen un solapamiento, en cuanto a sus dietas son, *Caranx crysos* y *Citharichthys spilopterus* quienes consumieron como elemento unitario dentro de su dieta a restos de pez.

Finalmente, en la Temporada de Nortes, forma gremios que incluyen a especies omnívoras y bentofagas. *Arius felis* y *Petenia splendida*, son las especies que presentan el mayor nivel de solapamiento trófico, ya que ambos consumieron restos de pez durante esta época, *Ariopsis felis* y *Bagre marinus* presentaron como tipo alimenticio restos de pez y algas compartiendo ambos alimentos, al igual que las especies *Bagre marinus* y *Petenia splendida*, *Eugerres plumieri* y *Opisthonema oglinum*, estas especies comparten como tipo alimenticio principalmente detritus y algas.

El solapamiento trófico puede llegar a afectar a mediano o largo plazo a las especies involucradas a consecuencia de que la disponibilidad del recurso alimenticio disminuya y entonces la competencia por los recursos se intensifique de manera considerable.

Los estudios de alimentación permitieron determinar relaciones tróficas entre las especies presentes, estas muestran amplios espectros tróficos,

aunque hay cierto grado de preferencia en el consumo de alimento, de acuerdo al índice de Levin's existe cierta especialización entre la dieta de *Centropomus undecimalis*, *Petenia splendida*, *Synodus foetens*, *Strongylura notata*, *Dasyatis americana* *Cichlasoma urophthalmus*, lo que indica que sus dietas son restringidas a pocos tipos alimenticios principalmente en los ríos Blanco y Acula en la temporada de Secas, lo que indica una poca disponibilidad de niveles tróficos dentro del sistema, que se ve reflejado en un solapamiento en las dietas, este comportamiento cambia para la época de lluvias donde solo se registró especialización en 4 de las 29 especies: *Caranx crysos*, *Citharichthys spilopterus*, *Dasyatis americana* y *Dasyatis sabina*, quienes muestran los valores mas bajos registradas para esta temporada, mostrando que la diversidad trófica en esta temporada es mas variada.

Durante la temporada de nortes sólo se reconocieron la especialización de las dietas de *Caranx crysos*, *Cichlasoma urophthalmus*, *Mugil cephalus*, *Oreochromis niloticus* y *Petenia splendida*, lo anterior se sustenta en las estrategias que utilizan estas especies para proveerse de alimento y donde además de la disponibilidad de los recursos alimenticios, también se asocian aspectos propios de estos organismos como son la edad del pez, tipo de dentición, forma de boca tamaño, entre otros.

El tratar de reconocer la competencia en los ecosistemas actuales que se produce cuando dos o más especies interfieren con el vivir de las otras como lo menciona (Cohen. 1978), es difícil, sin embargo, cuando ocurre la competencia se puede provocar la evolución de caracteres de divergencia que reducen o eliminan el solapamiento del nicho, donde la disputa es por recursos en aporte limitado mientras que si los recursos no se encuentran limitados, el solapamiento del nicho ocurrirá (Peláez, 1996). Por lo general los depredadores mas parecidos en cuanto a hábitos alimenticios que ocupen el mismo hábitat, se alimentaran de una gran variedad de tipos de alimenticios que usualmente no consumen, generalizándose y convergiendo en su dieta.

La dieta de las especies fue altamente influida por los recursos disponibles en el área de estudio. Las características ecológicas del sistema, como la transparencia del agua, favoreció el hecho de que las especies se alimentaran principalmente de algas, lo que indica que es recurso disponible y abundante a través de las tres temporadas, incrementándose su consumo en la época de lluvias ya que es el tipo alimenticio que más se consume. Para el caso de las especies ictiófagas, estas se van reemplazando a lo largo de las temporadas de muestreo, como resultado de las condiciones ambientales que prevalecen en cada temporada climática, lo que permite la ausencia o presencia de diferentes especies.

Redes tróficas

Los peces son los principales componentes de las redes alimentarias en ríos tropicales, y funcionan como los conductos de la energía y el flujo de materia a través de los ecosistemas. Cuando se compara con peces de río templado, se presenta mayor diversidad en los trópicos, de los nichos ecológicos y una especialización trófica en todos los niveles. (Winemiller y Jepsen 1998).

Se ha mencionado que los sistemas lagunar-estuarino funciona a través de interacciones complejas, las cuales pueden variar en tiempo y espacio, y son reguladas de forma directa e indirecta por la disponibilidad del alimento. Es decir, los grupos ubicados en un mismo nivel trófico (productores y consumidores, depredadores y presas) pueden coincidir en el aprovechamiento de un determinado recurso, o bien segregarse a lo largo de él, de tal forma que la estructura del sistema no se forma por interacciones lineales simples, sino

por un arreglo más complicado en donde cada nivel trófico tiene una gama de rutas.

Finalmente con la información obtenida con anterioridad se formaron las redes tróficas, mostrando que la base de la alimentación, dentro de las desembocaduras de los afluentes son el detrito, restos vegetales (algas y restos de pasto), organismos sésiles o de poco movimiento como poliquetos, *Neritina Sp.*, bivalvos y organismos de amplia movilidad: peces, anfípodos, tanaidáceos.

Sin embargo, en la zona de estudio, *Cathorops melanopus* y *Diapterus auratus* conforman el 55% de los peces de la zona, y a pesar de ello estas especies no son consumidas. Estos resultados sugieren que estas especies presentan ventajas adaptativas y que al tener poca regulación por parte de los depredadores, dominan ampliamente en la comunidad. Como lo refiere Winemiller. 2004, quien señala que los peces detritívoros son siempre abundantes en ríos y llanuras de inundación y de forma rutinaria dominan las capturas.

En general, en el área de estudio incluso los depredadores se alimentan de crustáceos. Las especies depredadoras tope son pocas y presentan una abundancia baja, los únicos depredadores encontrados fueron *Opsanus beta*, *Caranx crysos*, *Caranx hippos*, *Synodus foetens*. Especies secundarias debido a su carácter transitorio en el sistema y a la baja abundancia de estas especies, esto provoca que su impacto regulador sobre la ictiofauna sea muy limitado.

Se reconoce que los recursos alimenticios de los ríos que desembocan a la laguna de Alvarado se sitúan en diferente grado de utilización por las especies implicadas y la competencia radica dentro de los límites en los cuales las especies pueden coexistir.

Los hábitos alimentarios de las especies analizadas, en general son similares a lo registrado por Carvajal, 2007, en la laguna Camaronera, que forma parte del sistema lagunar Alvarado, observándose solamente ligeros cambios en la composición específica de las dietas, lo que no implica necesariamente nichos diferentes. Situación debido a la reacción de las presas, así como la disposición de lugares como refugio y la disponibilidad del alimento en el ambiente y el cambio de dieta por parte de los individuos a lo largo de su vida, dependiendo principalmente por el tamaño del organismo.

DISCUSIÓN

Parámetros ambientales

Los estuarios son regiones donde el mar y aguas dulces se entremezclan (Whitfield, 1999), estos ambientes se caracterizan por poseer un ambiente de cambio continuo, derivado de los efectos hidrológicos ocasionados por el encuentro de estas masas de agua, de origen y propiedades físico-químicas diferentes (Contreras y Castañeda, 2004), donde los gradientes ambientales son abruptos y se registran niveles de producción primaria y secundaria excepcionalmente altos.

En los ambientes lagunares, la salinidad y temperatura son dos de los factores de mayor influencia en la vida de los organismos de aguas marinas y salobres, ya que estos determinan las propiedades físicoquímicas de cualquier masa de agua (Rendón, 2004). Estos factores tienen una influencia principal sobre la densidad, la diversidad y la biomasa de los peces que pueden ser encontrados en estos sistemas. En particular, los cambios a menudo abruptos coloca a los peces que utilizan los estuarios en un considerable estrés, que les genera demandas fisiológicas elevadas (Whitfield, 1999).

La temperatura del agua es un factor físico ampliamente utilizado para estudios ecológicos, ya que influye en la oxigenación de las aguas, en la productividad primaria fuente de alimento para los organismos; también interviene en la reproducción y crecimiento de los organismos, algunos autores

como Peterson y Ross. 1991, determinaron que la temperatura y la salinidad influyen en la estructura espacial y temporal de una comunidad de peces, en hábitats salobres a lo largo de un gradiente río-estuario. Se considera que la salinidad tiene un papel determinante en el desarrollo de los ciclos sexuales, desde la gametogénesis hasta la supervivencia de los estados larvarios (Sánchez, 2003).

En este sistema la temperatura varió en dirección proporcional a la salinidad. Variando de acuerdo a las condiciones climáticas, ya que en temporada de nortes se presentan las salinidades mas bajas, siendo muy común en esta época la incidencia de frentes fríos, acompañados de fuertes vientos y lluvias que provocan una importante disminución de la temperatura ambiente y del agua; la entrada de agua de mar por un proceso físico de empuje, un incremento en los procesos de mezcla de agua de diferente origen y alta turbulencia, provoca la resuspensión de materiales. También es necesario destacar que durante este periodo de tiempo los ríos asociados reducen considerablemente sus volúmenes de descarga, como lo menciona Yáñez-Arancibia y Day (1988) y Yáñez-Arancibia *et. al.* (1988) los resultados son coincidentes, ya que los meses mas fríos son octubre y noviembre (Nortes). Durante la temporada de secas se incrementó la salinidad, debido a factores ambientales tales como la influencia de mareas y corrientes marinas, que afectan el sistema durante esta época y al disminuir los volúmenes de descarga los afluentes incrementan la resuspensión de materia orgánica haciendo que la turbidez sea superior.

Finalmente en temporada de lluvias se registraron las temperaturas mas elevadas con un promedio de 30.5°, y contrariamente, se presentaron las condiciones de salinidad más altas de las épocas analizadas

Mientras que los ríos Blanco y Papaloapan fueron quienes registraron las mayores profundidades, e igualmente el mayor número de organismos colectados, Kupschus y Tremain. 2001, determinan la profundidad como un factor importante, refiriendo las interacciones entre especies asociadas con

cambios en la misma, como el aumento en la protección contra depredadores mayores en aguas someras, y un incremento en la disponibilidad de alimento para organismos pelágicos en aguas profundas (Sánchez, 2003). Así mismo, la transparencia en la columna de agua se encuentra vinculada, entre otros factores, con la cantidad de materia orgánica en suspensión proveniente del escurrimiento de material terrígeno, así como por la presencia de pastos dentro del sistema, los cuales contribuyen con un mayor aporte de materia orgánica.

Los factores ambientales no son independientes, pero actúan recíprocamente directamente e indirectamente con los peces que habitan los estuarios. Por ejemplo, inundaciones del río directamente influyen en la condición de la boca, la temperatura del agua, la salinidad, la turbiedad, las concentraciones de oxígeno disuelto y señales olfativas, e indirectamente afecta la diversidad de hábitat, la productividad, el reclutamiento, la disponibilidad de alimentos y la competencia (Whitfield, 1999).

Parámetros ecológicos

El conocimiento de las especies que habitan las lagunas costeras es muy importante para interpretar su dinámica, así como para obtener datos sobre los cambios tróficos que se llevan a cabo en estos ambientes costeros.

La composición de la ictiofauna presente en las desembocaduras de los ríos que drenan hacia la Laguna de Alvarado, muestra especies que son típicas de esta zona, ya que presenta 45 especies de las 89 reportadas por Franco, *et. al.* 1996, quienes fueron de los primeros en caracterizar la estructura y dinámica de la comunidad; en este sentido, el análisis de la diversidad numérica (H') y la riqueza de especies en el sistema, mostró que las variaciones espaciales y temporales son pequeñas, ya que los valores más altos de H' fueron durante los meses de Agosto en río Blanco con 3.265 y Mayo en el río Acula con 3.220; no obstante, están relacionadas con las condiciones hidrológicas en el sistema. De manera general, se considera que las variaciones de este parámetro se ven afectadas por las variaciones de los factores fisicoquímicos antes mencionados. Sin embargo a nivel mundial, la riqueza de especies de peces está fuertemente relacionada con el tamaño la cuenca (Winemiller. 2004) a pesar de ello el río Papaloapan que es el de mayor

caudal y presenta la menor riqueza de especies, debido fundamentalmente al barrido del muestreo.

Las familias mejor representadas en el estudio fueron Ariidae, Guerridae y Cichlidae. En el caso de las desembocaduras de los ríos que confluyen a la laguna de Alvarado, se observaron cuatro grupos que caracterizan a los conjuntos de peces presentes en estos sistemas: El primer grupo está caracterizado por especies marinas que penetran al sistema lagunar presentando altas abundancias y distribuciones asociadas a las áreas de mayor salinidad y características marinas durante sus ciclos de vida, como lo son: *Caranx crysos*, *Caranx hippos*, *Diapterus auratus*, *Diapterus rhombeus*, por lo que las fluctuaciones físico-químicas típicas de los ecosistemas lagunares costeros favorecen el desarrollo de especies euritolerantes. Otro grupo comprende especies del componente estuarino: *Cathorops melanopus*, *Gobionellus oceanicus*, *Gobioides broussonnetii*, *Mugil cephalus*, *Mugil curema*, estas especies utilizan como áreas de crianza y maduración las zonas de mayor influencia marina, vegetación sumergida y manglar en el interior del sistema lagunar. El tercer grupo se caracteriza por ser especies del componente dulceacuícola, que utilizan áreas de vegetación sumergida y emergente donde realizan parte de sus ciclos de vida: *Cichlasoma urophthalmus*, *Petenia splendida*. Se sugiere que las variaciones estacionales de estas especies están en función de migraciones relacionadas a estrategias de alimentación y protección en el sistema. El cuarto grupo está caracterizado por especies que no presentan un patrón claro de utilización del sistema, con frecuencias muy bajas y distribución restringida, sugiriendo que estas especies utilizan las desembocaduras de los afluentes como áreas de protección principalmente.

Entre estas las especies que se destacaron en orden de importancia, de acuerdo al índice de McNaughton al término del estudio fueron: *Cathorops melanopus*, *Diapterus auratus*, *Cichlasoma urophthalmus* y *Diapterus rhombeus*, correspondiendo al 74.07% del total de especies capturadas. Estas especies se consideraron como elementos dominantes, al destacar por su

abundancia numérica, biomasa, amplia distribución dentro del ecosistema y elevada frecuencia, lo anterior sugiere que estas especies son las que mejor aprovechan las condiciones y patrones de producción que presenta este ecosistema.

Al presentar los menores registros las especies residentes y dulceacuícolas, en cuanto a biomasa y número de organismos, esto determina a la laguna como un sistema altamente dinámico, haciendo que una gran variedad de especies hagan uso de los recursos a lo largo de todo el año.

Al ser comparado con otros sistemas se considera un ecosistema medianamente diverso al presentar 45 especies, ya que en Laguna de Términos (Yáñez 1985), se determinaron componentes principalmente de origen marino, y con base a lo reportado por Franco y Chávez (1992) en Laguna de Tamiahua quienes reportan 82 especies, encontrando que los mayores registros provienen de especies marinas, o comparando nuestros resultados con el sistema Tuxpan-Tampamachoco estudiado por Pérez y Torres en el 2000, en donde reportan 179 especies. Cabe destacar que las lagunas costeras soportan fuertes presiones ambientales, lo que influye en la presencia de muchas especies de peces, a pesar de que estas zonas sirven de cría, alimentación y refugio para muchas de ellas.

La equitatividad varió moderadamente, durante todos los sitios de muestreo y a través de todas las temporadas, teniendo un valor máximo de 0.80 en septiembre (Lluvias) en río Acula y un mínimo de 0.69 en febrero (Secas) en río Blanco, este comportamiento, según lo que menciona Ramírez 1994, es el reflejo de la organización de una comunidad equilibrada.

Ya que se ha señalado que la riqueza de peces de los sistemas estuarino-lagunares de México se distingue por una marcada dominancia de elementos de origen marino 350 especies de un total de 400, (Pérez y Torres, 2000), también evidencia una pobreza de especies dulceacuícolas en la ictiofauna mexicana presente en este tipo de ambientes, lo anterior resalta la

evidente importancia de los elementos de origen marino en la organización de este tipo de ambientes; como lo refiere Franco *et al.*(1986), ya que las especies marinas incursionan a los sistemas estuarinos en busca de alimento y/o protección, lo cual refleja nuevamente el importante nivel de intercambio con la zona marina adyacente.

Análisis trófico

El análisis alimenticio de las especies que se distribuyen en un sistema permite descubrir las diferentes interacciones que se dan al interior y entre las diferentes comunidades, interacciones tales como depredación, competencia y cadenas tróficas. (Maldonado y Ramírez, 2006). Este análisis permite diferenciar los principales gremios alimenticios de las especies, que son definidos como grupos de especies que explotan los mismos recursos con estrategias similares (Adams 1985, citado por Guevara.*et al.* 2007). Y entendiendo como solapamiento, según lo define Zaret y Rand (1971) como “El uso típicamente al mismo tiempo por mas de una especie sin importar su abundancia”; sin embargo, Kihara (1990) propone al solapamiento del nicho como una medida de coexistencia, en especies que habitan una misma área, pero se tendría que considerar que el solapamiento del nicho solo seria

importante si el recurso en cuestión se encuentra en escasez (Peláez, 1996; Cruz, 1998).

El estudio de los patrones tróficos proporciona información valiosa para comprender las interacciones y procesos que influyen en los cambios temporales de las comunidades. Así se distinguieron los principales gremios alimenticios en cada uno de las desembocaduras de los afluentes estudiados, los cuales presentaron un amplio espectro alimenticio, lo cual es reflejo de la flexibilidad al hacer uso de los recursos alimenticios disponibles, respondiendo a la capacidad de adaptación típica de especies estuarinas.

Así para el río Papaloapan, durante las tres temporadas climáticas se establecieron gremios formados por especies con hábitos alimenticios bentófagos y carnívoros, ya que durante la época de secas; las algas, anfípodos, poliqueto, detritus y restos de pez forman el 76% de la ingesta dietaria de las especies presentes en este río; de acuerdo al índice de Renkonen, en este período no se presenta un solapamiento trófico sobresaliente, debido a que los tipos alimenticios están distribuidos a lo largo de las especies localizadas dentro del afluente.

Durante la temporada de lluvias el tipo alimenticio más recurrente fueron los peces, ya que este elemento proporcionó el 27% de los componentes alimenticios. *Caranx crysos* y *Gobiomorus dormitor*, *Petenia splendida* tiene un solapamiento trófico de 100 con *Gobiomorus dormitor* y *Caranx crysos*, lo que indica que consumen el mismo y único recurso alimenticio, con lo que se puede afirmar que realmente se están traslapando sus dietas, así como *Gobioides broussonnetii* y *Opisthonema oglinum*, quienes comparten detritus y algas como alimento y finalmente *Diapterus auratus* y *Cathorops melanopus* que reparten un mayor número de tipos alimenticios como lo son algas, anfípodos, tanaidáceos bivalvos y gasterópodos.

Para la temporada de Nortes, los alimentos que se consumieron con mayor frecuencia fueron el detritus con 26% y restos de pez con 24%, por lo

que los gremios que se formaron tienen estos tipos alimenticios como base, *Caranx crysos* y *Citharichthys spilopterus*, presentan el mayor solapamiento trófico durante esta época ya que el único tipo alimenticio que consumieron y comparten durante la temporada fueron los peces o bien los restos de este; *Gobionellus oceanicus* presenta solapamiento trófico con dos especies, el mayor solapamiento lo presenta con *Bairdiella chysoura*, al compartir como tipos alimenticios al detritus en primer lugar y el consumo de algas; y un menor solapamiento con *Bagre marinus*, al compartir los mismos tipos alimenticios anteriormente mencionadas, añadiéndose los pastos como alimento.

Diapterus rhombeus y *Diapterus auratus*, son las especies que presentaron dentro de los niveles de solapamiento los más significativos dentro del afluente ya que comparten 7 tipos alimenticios entre ellos algas, anfípodos y detritus los más importantes.

Para el río Acula, durante las tres temporadas muestreadas se reconocieron gremios formados por organismos bentófagos y carnívoros, incluyendo un grupo de especies omnívoras en período de Nortes. Los tipos alimenticios consumidos con mayor frecuencia en este río y durante el tiempo de secas son algas con 27%, detritus 11% y anfípodos 10%. Los solapamientos tróficos más sobresalientes están dados por *Archosargus probatocephalus* e *Hyporhamphus roberti roberti*, cuyo alimento principal que comportan en un 90% son las algas, *Diapterus rhombeus* y *Diapterus auratus*, comparten 5 tipos alimenticios de los cuales los más notables son las algas, anfípodos y bivalvos finalmente *Diapterus auratus* y *Cathorops melanopus* tienen un solapamiento trófico de 6 tipos.

Durante la temporada de Lluvias, el 49% de los tipos alimenticios consumidos está formado por algas, isópodos, detritus y *Neritina sp.*, de acuerdo al índice de Renkoneen el mayor solapamiento se encuentra entre las especies *Caranx crysos* y *Petenia splendida* con 86.84 cuyo alimento principal y que es compartido son los huevos y restos de pez, *Diapterus auratus* y *Cathorops melanopus* quienes comparten 9 tipos alimenticios destacando

algas, bivalvos, anfípodos y poliquetos; *Ariopsis felis* y *Diapterus rhombeus*, siendo esta temporada en la comparten 5 recursos como son algas, poliqueto, detritus y que presentan un valor bajo de solapamiento y los recursos compartidos son ingeridos en cantidades considerablemente altas.

Por su parte en la temporada de Nortes, se añadió el gremio formado por especies omnívoras; los anfípodos fueron el elemento principal de consumo durante esta época con 21% de incidencia total de los estómagos analizados. Durante esta temporada se presentaron pocos solapamientos tróficos elevados *Diapterus rhombeus* y *Bairdiella rhonchus*, *Diapterus rhombeus* y *Bairdiella chrysoura* y finalmente *Bairdiella chrysoura* y *Bairdiella rhonchus*, cuyo alimento principal fueron los anfípodos en todo los casos.

En el caso del río Blanco, para la temporada de Secas, comprende gremios formados por especies carnívoras, omnívoras, bentofagas. *Synodus foetens* y *Lagodon rhomboides*, presentan el solapamiento trófico mas alto y se reduce a solo compartir el único alimento que presentaron y que en este caso fue restos de pez, y *Diapterus rhombeus* y *Diapterus auratus* quienes comparten 8 tipos alimenticios distintos, entre los cuales anfípodos, bivalvos, algas y ostrácodos son los mas sobresalientes.

Para la temporada de Lluvias, se reconocieron gremios formados por especies carnívoras, bentofagas y organismos omnívoros. Las únicas especies que tienen un solapamiento, en cuanto a sus dietas son, *Caranx crysos* y *Citharichthys spilopterus* quienes consumieron como elemento unitario dentro de su dieta a restos de pez.

Finalmente, en la Temporada de Nortes, forma gremios que incluyen a especies omnívoras y bentofagas. *Arius felis* y *Petenia splendida*, son las especies que presentan el mayor nivel de solapamiento trófico, ya que ambos consumieron restos de pez durante esta época, *Ariopsis felis* y *Bagre marinus* presentaron como tipo alimenticio restos de pez y algas compartiendo ambos alimentos, al igual que las especies *Bagre marinus* y *Petenia splendida*,

Eugerres plumieri y *Opisthonema oglinum*, estas especies comparten como tipo alimenticio principalmente detritus y algas.

El solapamiento trófico puede llegar a afectar a mediano o largo plazo a las especies involucradas a consecuencia de que la disponibilidad del recurso alimenticio disminuya y entonces la competencia por los recursos se intensifique de manera considerable.

Los estudios de alimentación permitieron determinar relaciones tróficas entre las especies presentes, estas muestran amplios espectros tróficos, aunque hay cierto grado de preferencia en el consumo de alimento, de acuerdo al índice de Levin's existe cierta especialización entre la dieta de *Centropomus undecimalis*, *Petenia splendida*, *Synodus foetens*, *Strongylura notata*, *Dasyatis americana* *Cichlasoma urophthalmus*, lo que indica que sus dietas son restringidas a pocos tipos alimenticios principalmente en los ríos Blanco y Acula en la temporada de Secas, lo que indica una poca disponibilidad de niveles tróficos dentro del sistema, que se ve reflejado en un solapamiento en las dietas, este comportamiento cambia para la época de lluvias donde solo se registró especialización en 4 de las 29 especies: *Caranx crysos*, *Citharichthys spilopterus*, *Dasyatis americana* y *Dasyatis sabina*, quienes muestran los valores mas bajos registradas para esta temporada, mostrando que la diversidad trófica en esta temporada es mas variada.

Durante la temporada de nortes sólo se reconocieron la especialización de las dietas de *Caranx crysos*, *Cichlasoma urophthalmus*, *Mugil cephalus*, *Oreochromis niloticus* y *Petenia splendida*, lo anterior se sustenta en las estrategias que utilizan estas especies para proveerse de alimento y donde además de la disponibilidad de los recursos alimenticios, también se asocian aspectos propios de estos organismos como son la edad del pez, tipo de dentición, forma de boca tamaño, entre otros.

El tratar de reconocer la competencia en los ecosistemas actuales que se produce cuando dos o más especies interfieren con el vivir de las otras

como lo menciona (Cohen. 1978), es difícil, sin embargo, cuando ocurre la competencia se puede provocar la evolución de caracteres de divergencia que reducen o eliminan el solapamiento del nicho, donde la disputa es por recursos en aporte limitado mientras que si los recursos no se encuentran limitados, el solapamiento del nicho ocurrirá (Peláez, 1996). Por lo general los depredadores más parecidos en cuanto a hábitos alimenticios que ocupen el mismo hábitat, se alimentarán de una gran variedad de tipos de alimenticios que usualmente no consumen, generalizándose y convergiendo en su dieta.

La dieta de las especies fue altamente influida por los recursos disponibles en el área de estudio. Las características ecológicas del sistema, como la transparencia del agua, favoreció el hecho de que las especies se alimentaran principalmente de algas, lo que indica que es recurso disponible y abundante a través de las tres temporadas, incrementándose su consumo en la época de lluvias ya que es el tipo alimenticio que más se consume. Para el caso de las especies ictiófagas, estas se van reemplazando a lo largo de las temporadas de muestreo, como resultado de las condiciones ambientales que prevalecen en cada temporada climática, lo que permite la ausencia o presencia de diferentes especies.

Redes tróficas

Los peces son los principales componentes de las redes alimentarias en ríos tropicales, y funcionan como los conductos de la energía y el flujo de materia a través de los ecosistemas. Cuando se compara con peces de río templado, se presenta mayor diversidad en los trópicos, de los nichos

ecológicos y una especialización trófica en todos los niveles. (Winemiller y Jepsen 1998).

Se ha mencionado que los sistemas lagunar-estuarino funciona a través de interacciones complejas, las cuales pueden variar en tiempo y espacio, y son reguladas de forma directa e indirecta por la disponibilidad del alimento. Es decir, los grupos ubicados en un mismo nivel trófico (productores y consumidores, depredadores y presas) pueden coincidir en el aprovechamiento de un determinado recurso, o bien segregarse a lo largo de él, de tal forma que la estructura del sistema no se forma por interacciones lineales simples, sino por un arreglo más complicado en donde cada nivel trófico tiene una gama de rutas.

Finalmente con la información obtenida con anterioridad se formaron las redes tróficas, mostrando que la base de la alimentación, dentro de las desembocaduras de los afluentes son el detrito, restos vegetales (algas y restos de pasto), organismos sésiles o de poco movimiento como poliquetos, *Neritina Sp.*, bivalvos y organismos de amplia movilidad: peces, anfípodos, tanaidáceos.

Sin embargo, en la zona de estudio, *Cathorops melanopus* y *Diapterus auratus* conforman el 55% de los peces de la zona, y a pesar de ello estas especies no son consumidas. Estos resultados sugieren que estas especies presentan ventajas adaptativas y que al tener poca regulación por parte de los depredadores, dominan ampliamente en la comunidad. Como lo refiere Winemiller. 2004, quien señala que los peces detritívoros son siempre abundantes en ríos y llanuras de inundación y de forma rutinaria dominan las capturas.

En general, en el área de estudio incluso los depredadores se alimentan de crustáceos. Las especies depredadoras tope son pocas y presentan una abundancia baja, los únicos depredadores encontrados fueron *Opsanus beta*, *Caranx crysos*, *Caranx hippos*, *Synodus foetens*. Especies secundarias debido

a su carácter transitorio en el sistema y a la baja abundancia de estas especies, esto provoca que su impacto regulador sobre la ictiofauna sea muy limitado.

Se reconoce que los recursos alimenticios de los ríos que desembocan a la laguna de Alvarado se sitúan en diferente grado de utilización por las especies implicadas y la competencia radica dentro de los límites en los cuales las especies pueden coexistir.

Los hábitos alimentarios de las especies analizadas, en general son similares a lo registrado por Carvajal, 2007, en la laguna Camaronera, que forma parte del sistema lagunar Alvarado, observándose solamente ligeros cambios en la composición específica de las dietas, lo que no implica necesariamente nichos diferentes. Situación debido a la reacción de las presas, así como la disposición de lugares como refugio y la disponibilidad del alimento en el ambiente y el cambio de dieta por parte de los individuos a lo largo de su vida, dependiendo principalmente por el tamaño del organismo.

CONCLUSIONES

- La estructura de la comunidad íctica de los ríos que confluyen a la Laguna de Alvarado, estuvo constituida por 45 especies agrupadas dentro de 20 familias.
- Las familias mejor representadas son: Guerridae, Cichlidae y Ariidae.
- Del total de las especies determinadas, *Cathorops melanopus*, *Diapterus auratus*, *Cichlasoma urophthalmus* y *Diapterus rhombeus*, fueron quienes presentaron las mayores abundancias durante las tres temporadas muestreadas.
- La mayor riqueza específica se registro en el río Blanco, con 35 especies.
- La conducta alimenticia de la mayor parte de la ictiofauna, esta relacionada con el ambiente bentónico, por lo que se puede considerar como un gremio alimenticio bentofago..
- Algas, anfípodos y detritus, fueron los componentes alimenticios más abundantes.
- El mayor solapamiento trófico se presento durante la temporada de lluvias para los tres ríos, fundamentalmente integrado por especies con hábitos alimenticios piscívoros.
- El detritus, restos vegetales (algas y restos de pasto), organismos sésiles o de poco movimiento como poliquetos, Neritina, bivalvos y organismos de amplia movilidad: pez, anfípodos, tanaidáceos. muestran que son la base de la alimentación dentro las redes tróficas.

LITERATURA CITADA

Allen T. *et. al* (2006). Trophic structure and categories of fish associated with *Thalassia testudinum* meadows (Hydrocharitales, Hydrocharitaceae) in Golfo de Cariaco, Estado de Sucre, Venezuela. *Invest. Mar., Valparaíso*, 34(2): 125-136

Allesina, S. y Bondavalli, C. (2004). Wand: An ecological network analysis user-friendly tool. *Environmental Modelling and Software*, 19: 337-340.

Amescua. L y Yáñez. A. (1978). Ecología de los sistemas fluvio-lagunares asociados a la laguna de términos, el hábitat y estructura de las comunidades de peces. *Anales del centro de ciencias del mar y Limnología. México*

Aquino. R. G., (2001) Relaciones tróficas de *Pristipomoides aquilonaris* en la zona pesquera de de Alvarado, Ver. Tesis profesional, UNAM FESI.

Arceo-Carranza. D., Franco. L. J. Gretchen L. W y Chávez. L. R., (2004). Trophic comparison of two species of needlefish (belonidae) in the Alvarado lagonal system, Veracruz, México. *Gulf and caribbean research Vol 16*, 81-88.

Ayala-Pérez. L. A., Ramos-Miranda. J. y Flores-Hernandez. D. (2003) La comunidad de peces de la Laguna de Términos: estructura actual comparada. *Rev. Biol. Trop.* 51 (3): 783-794.

Bagenal, T. (Ed). (1978). *Fish Production in Freshwater*. IBP Handbook No. 3 Blackwell Sci. Pubs. London.

Borgatti. S.P., Everett. M.G y Freeman. L.C. (2002) UCINET 6, for windows.

Brower J.E. y J.H. Zar, 1984. *Field and Laboratory Methods for general ecology*. 2a. Ed. WCB Publishers. 225 pp.

Camacho G., D., (1991). Estructura comunitaria del necton asociada a *Ruppia maritima* en Alvarado, Ver. 1990-1991. *Mem. XV Simp. Biol. de Campo. ENEP-Iztacala*. 17.

Campos, D. L., (1996). Aspectos tróficos de *Upeneus parvus* de la fauna de acompañamiento del camarón de la plataforma continental de Alvarado, Ver. Tesis profesional, UNAM FESI.

Carbajal. F. Z., (2007). Elaboracion de redes troficas de la ictiofauna de laguna Camaronera, Veracruz. Tesis profesional UNAM. FESI.

Castro. A. J. (1978). Catalogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeograficos y ecológicos. *Depto. De Pesca*, No. 19: 1-277.

Clarke, K.R. y Gorley, R.N., (2006). *PRIMER 6.: user manual/tutoriañ: Primer-E, Ltd., Plymouth, U.K*

Cohen. J. E. (1978). *Food webs and niche space*. Princeton university press. Princeton. New Jersey.

Contreras-Castañeda. (2004). Las lagunas costeras y estuarios del Golfo de México: Hacia el establecimiento de índices ecológicos. En "Diagnostico Ambiental del Golfo de México. Por Margarita Caso, Irene Pisanty y Ezequiel Escurra, compiladores México 373. p.p

Cruz- Escalona. V. H., (1998). Análisis trófico de la ictiofauna de la laguna de San Ignacio, B.C.S. Tesis maestría. IPN-CICIMAR. La paz. B.C.S

Cruz. E. y Abitia. C. (2004) General characteristics of the diet of *Trachinotus paitensis* (Teleostei: Carangidae) from San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 52 (1)

Daniel. W. 1997. Bioestadística: Base para el análisis de las ciencias de la salud. Utthea. México. 878p.p.

Douglas. M. M., Bunn. S. E y Davies. P. M. (2005). River and wetland food webs in Australia's wet-dry tropics: general principles and implications for management.

Fischer. W. (Ed.) (1978). FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes. Western Central Atlantic (Fishing Area 31).FAO, ROMA, 6 Vols.

Franco. L. J. y R. Chávez., (1992) síntesis sobre el conocimiento de la ictiofauna de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México. Hidrobiológica ¾: 53-63.

Franco-López. J. Chávez-López., E Peláez-Rodríguez. (1996) Riqueza ictiofaunística del sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. Rev. Zool. Num. Esp. (2): 17-32.

García, E. (1981). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Copen (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Ed. Enriqueta García de Miranda, 4ª. Ed. 220 p. México, D.F.

Guevara. E., Sánchez. A.J., Rosas. C., Mascaró. M. y Brito. R. (2007). Asociación trófica de peces distribuidos en vegetación acuática sumergida en laguna de términos, sur del golfo de México. UCIENCIA. 23 (2):151-166

Hoese, H. D. y R. H. Moore. (1977). Fishes of the Gulf of Mexico, Texas, Louisiana and adjacent waters. College Station: Texas A & M University Press, xv + 327 p.

<http://portal.veracruz.gob.mx/pls/portal/docs/PAGE/CEJM/ARCHIVOSPDFS/COSAM ALOAPANPDF/PAPALOAPAN.PDF>

Krebs, C. J. (1989). Ecological Methodology. Harper & Row Publishers. 753pp

Krebs, C. J. (2001). Ecological Methodology. 2th Ed. Benjamin Cummings Publishing, 624 pp.

Kupschus, S. y D. Tremain. (2001). Associations between fish assemblages and environmental factors in nearshore habitats of a subtropical estuary. *Journal of Fish Biology*. 58, 1383-1403.

Lagler, K. F., J. E. Bardach, R. R. Millar, y May Pasi3n D. (1984). *Ictiolog3a*. AGT ed., M3xico. D.F. 489p.

L3pez. C. R. y Rocha. R. A. (2005). Cambios en los ensamblajes de peces del sistema lagunar de Alvarado (SLA), Veracruz, M3xico. *Revista Digital Universitaria*. Volumen 6 N3mero 8

Maldonado. O. J. y Ram3rez G. H. (2006). H3bitos alimenticios de *Pygocentrus cariba* y *Chalceus epakros* (Pisces, Characiformes: Characidae) en dos localidades de la baja Orinoquia colombiana Memoria de la Fundaci3n La Salle de Ciencias Naturales 2006, 164: 129-141

Margalef, R. (1983). *Limnolog3a*, Ed. Omega., Barcelona. 1010 p.p.

Medina. M., Araya. M y Vega. C. (2004). Alimentaci3n y relaciones tr3ficas de peces costeros de la zona norte de Chile. *Investig. Mar.* 32 (1)

Moran-Silva. 3., Mart3nez Franco. L.A., Ch3vez-L3pez. R., Franco-L3pez. J., Bedia-S3nchez. C., Contreras Espinosa. J., Guti3rrez Mendieta. F., Brown-Peterson. N. Y Peterson. M. (2005). Seasonal and spatial patterns in salinity, nutrients, and chlorophyll a in the Alvarado lagoonal system, Veracruz, M3xico. *Gulf and Caribbean Research*, Vol 17, 133-143

Mu3et3n-G3mez. M., Villalejo-Fuerte M. y G3rate-Liz3rraga. I. (2001) Contenido estomacal de *Spondylus leucacanthus* (Bivalvia: Spondylidae) y su relaci3n con la temporada de reproducci3n y la abundancia de fitoplancton en Isla Danzante, Golfo de California *Rev. Biol. Trop.* 49 (2)

Peláez Rodríguez. E., (1996). Relaciones ecológicas de los peces ictiófagos demersales en la zona de pesca comercial de camarón, Alvarado. Veracruz. Mexico. Tesis Licenciatura. ENEP. Iztacala. UNAM. México.

Peláez-Rodríguez. E., Franco-López. J., Matamoros1. W., Chavez-López. R. y Brown-Peterson. N. J. (2005). Trophic relationships of demersal fishes in the shrimping zone off Alvarado lagoon, Veracruz, México Gulf and Caribbean Research Vol. 17. 157-167.

Peterson. M. S y S. T. Ross. (1991). Dynamics of salinity on freshwater fishes in coastal plain drainages in the Southeastern U. S. Reviews in Fisheries Science. 2 (2): 95-121.

Pielou E.C., (1979). Biogeography. John Wiley and Sons Publ. N.Y. 351 pp.

Pinkas, L.; Oliphant, M. S.; Iverson, I.L.K. (1971). Foods habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California Waters. California Department of fish and game. Fish bulletin. 152: 1-105

Ramírez. V. P. (1994). Estructura de las comunidades de peces de laguna de Raya, Isla de Margarita, Venezuela. Ciencias Marinas 20: 001.

Raymundo. H. A. (2000) Análisis de la dieta de los peces demersales de fondos blandos en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. Tesis Maestría. Universidad de Colima.

Román. H. (2006). Composición y abundancia de Ictioplancton en la laguna de Tampamachoco, México. Revista UDC Agrícola 6 (1): 138-149.

Rendón, G. E., (2004). Caracterización Ecológica de las Comunidades de Peces en la Laguna Camaronera en el Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. Tesis Licenciatura. FES Iztacala. UNAM. México.

Sánchez. M., Galvis, G. Y Victoriano. P. (2003) Relación entre características del tracto digestivo y los hábitos alimentarios de peces del Río Yucao, sistema del río meta, Colombia. *Gayana* 67(1): 75-86

Shannon, C. E. y Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. Urbana, University of Illinois Press

Ulanowicz. R. (2002). NETWRK, V 4.2b: A package for computer algorithms to analyze ecological flow networks. University of Maryland, center for environmental and estuarine studies, Chesapeake Biological Laboratory.

Valtierra-Vega M., Schmitter-Soto J. (2000). Hábitos alimentarios de las mojarra (Perciformes: Cichlidae) de la laguna Caobas, Quintana Roo, México *Rev. Biol. Trop.* 48 (2-3)

Varona-Cordero. F. y F. J. Gutiérrez. Mendieta. (2003). Estudio multivariado de la fluctuación espacio-temporal de la comunidad fitoplanctónica en dos lagunas costeras del estado de Chiapas. *Hidrobiológica* 13 (3): 177-194

Whitfield A. K. (1999). Ichthyofaunal assemblages in estuaries: A South African case study. *Rev. In Fish Biology and Fisheries* 9. 151-186

Windell, J. T. and H. B. Stephen (1978). Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. In: Bagenal, T.D. (Ed) *Methods for assessment of fish production in fresh water*, I.B.P. Handbook N°3. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London. 219-226

Winemiller K.O. (2004). Floodplain River Food Webs: Generalizations and Implications for Fisheries Management. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. FAO. Vol. II

Winemiller, K.O. (2005). Floodplain river food webs: generalization and implications for fisheries management, p. 285-312. *In* Welcomme RL & T Petr (eds.). *Proceeding*

of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries. Vol. 2. Mekong River Commission, Phnom Penh, Camboya

Yáñez-Arancibia A. y R. Nugent. (1978). El papel ecológico de los peces en estuario y lagunas costeras. An. Centro Ciencias del Mar y Limnología, UNAM 4(1): 107-114

Yáñez-Arancibia, A., L. Lara-Domínguez, A. Aguirre-León, S. Díaz-Ruiz, F. Amezcua, D. Flores & P. Chavance. (1985). Ecología de las poblaciones de peces dominantes en estuarios tropicales: Factores ambientales que regulan las estrategias biológicas y la producción. Universidad Nacional Autónoma de México. México, pp. 311-365

Yáñez-Arancibia. A. (1986). Ecología de la zona costera. AGT Editor. México D.F.

Yáñez-Arancibia, A., L. Lara-Domínguez, J. L. Rojas -Galaviz, P. Sánchez- Gil, J. W. Day, Jr y C. J. Madden. (1988). Seasonal biomass and diversity of estuarine fishes coupled with tropical habitat heterogeneity (southern Gulf of México). Journal Fish Biology 33: 191-200

Yáñez-Arancibia, A., A.L. Lara Domínguez y J.W. Day Jr. (1993). Interactions between mangrove and seagrass habitats mediated by estuarine nekton assemblages: coupling of primary and secondary production. *Hydrobiologia* 264:1-12.

Zaret. T. M. y Rand. A. S. (1971) Competition in tropical stream fishes, support for the competitive exclusion principle. Ecology. 52. 2. 336-342.