



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DIETA DE LAS COMUNIDADES
MACROEPIBENTICAS EN
LA LAGUNA DE TERMINOS Y
ZONA INFRA LITORAL, CAMPECHE.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

CLAUDIA IVETTE REYES YEDRA



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. ANDREA RAZ-GUZMAN MACBETH
2012**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Andrea Raz-Guzmán Macbeth por la dirección de la tesis, y por su paciencia, valiosas enseñanzas y amistad, sin las cuales no habría concluido este trabajo.

A mi jurado de examen, Biól. Rocío A. Luna Plascencia, Dra. María del Carmen Hernández Álvarez, Dr. Francisco Javier Vega Vera y Dr. José Román Latournerié Cervera, por la acertada revisión del manuscrito de la tesis.

En particular, a Rocío Luna por la asesoría en los análisis estadísticos y a Carmen Hernández por su orientación y consejos además de su apoyo en la elaboración de las gráficas y el análisis de dendrogramas.

Al Dr. José Román Latournerié Cervera por sus valiosas aportaciones a este trabajo.

A la Dra. Leticia Huidobro Campos por su ayuda en la identificación de los peces, las correcciones a la taxonomía de los mismos y la revisión detallada del manuscrito de la tesis.

Al Dr. Luis A. Soto González, responsable del Laboratorio de Ecología del Bentos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, por otorgar las facilidades necesarias para el desarrollo de este trabajo en el laboratorio.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por el financiamiento del proyecto de investigación "Procesos de Acoplamiento entre la Laguna de Términos y la Plataforma Interna de la Sonda de Campeche" (1995-1997), a cargo de la Dra. Andrea Raz-Guzmán Macbeth, del cual se generó este proyecto de tesis.

A la M. en I.B.B. Gabriela Xóchitl Ayala Méndez por su apoyo en la revisión y comentarios de la presente tesis.

A los compañeros del Laboratorio de Ecología del Bentos, Rocío Luna, Rocío Aguilar, Diana Ramírez y Ariel Flores, porque siempre fueron gratos los momentos compartidos y de quienes siempre aprendí algo. Gracias Carlos Illescas por el apoyo brindado.

A Arturo Padilla Flores por sus comentarios constructivos.

DEDICATORIAS

A mis hijos:

RUBÉN y SOFÍA

Con todo mi amor y cariño

A MI MADRE

A mis sobrinos:

LUIS, DIANA, OCTAVIO y ALEXIS.

A mis hermanos

ALMA, CÉSAR y JAVIER

Para ti :

ARTURO

con amor

Gracias a todos los que de alguna manera me brindaron su apoyo para realizar este trabajo.

A Dios gracias por haberme puesto en este camino.

ÍNDICE

RESÚMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
Lagunas costeras.....	2
Comunidades lagunares	3
Redes tróficas	5
Preferencias alimenticias	7
Métodos utilizados en los estudios tróficos	7
ANTECEDENTES	9
HIPÓTESIS	11
OBJETIVO	11
METAS	11
ÁREA DE ESTUDIO	12
Laguna de Términos	12
Sonda de Campeche	13
MATERIAL Y MÉTODO	14
Actividades de campo	14
Actividades de laboratorio	15
RESULTADOS	18
Composición faunística.....	18
Análisis del contenido estomacal.....	24
Biomasa de las CCE en las dos épocas.....	27
Biomasa de las CCE en las localidades en las dos épocas.....	28
Dominancia de las CCE en las especies en las dos épocas.....	29
Biomasa de las CCE en las especies en las dos épocas.....	32
Agrupación de especies en función de la dieta.....	36
Agrupación de localidades en función de la dieta.....	38
DISCUSIÓN	40
Métodos de estudio.....	40
Composición faunística.....	41
Análisis del contenido estomacal.....	43
Biomasa de las CCE en las dos épocas.....	44
Biomasa de las CCE en las localidades en las dos épocas.....	45
Dominancia de las CCE en las especies en las dos épocas.....	45
Biomasa de las CCE en las especies en las dos épocas.....	46
Agrupación de especies en función de la dieta.....	50
Agrupación de localidades en función de la dieta.....	52
Factores biológicos que intervienen en los hábitos alimenticios.....	53
Implicaciones para el contexto pesquero.....	58
CONCLUSIONES	61

LITERATURA CONSULTADA.....	63
ANEXOS.....	81

RESÚMEN

Las lagunas costeras albergan una variedad de hábitats entre los que destacan los ceibadales por su amplia distribución y el papel ecológico que desempeñan como área de crianza, protección y forrajeo para las especies estuarinas. Entre éstas se encuentran tanto especies comerciales como especies de importancia ecológica que forman parte de la dieta de las redes tróficas. El estudio de la dieta de los consumidores permite predecir la vulnerabilidad de una especie a las alteraciones de su hábitat, e identificar las áreas críticas que deban ser protegidas para asegurar la sobrevivencia y permanencia de las especies, y por ende de las pesquerías. El análisis del contenido estomacal de las especies macroepibénticas de la Laguna de Términos y la zona infralitoral frente a Isla del Carmen se realizó con el fin de determinar si sus dietas se definen por la disponibilidad del alimento o por preferencias particulares de cada grupo taxonómico. Se hicieron colectas diurnas en las localidades de Boca del Carmen (BC), Atasta e Isla Pájaros (IP), así como en la Zona Infralitoral (ZIL) en junio de 1996 y en enero de 1997. Se recolectaron 641 organismos, 417 en junio y 224 en enero, pertenecientes a tres phyla, tres clases, nueve órdenes, 27 familias, 33 géneros y 40 especies, entre los cuales sobresalieron los camarones peneidos (27% jun y 25.9% ene), los camarones carideos (26% jun), los cangrejos braquiuros (16% jun y 23.7% ene) y los peces (25% jun y 48.7% ene). La localidad con mayor abundancia faunística fue BC (58% jun y 53% ene), seguida por Atasta (39% ene), y la que presentó menor abundancia fue IP (2% jun y 8% ene). La prueba de χ^2 mostró que existe una relación de dependencia entre la abundancia faunística y las localidades y épocas de colecta, dada por el gradiente ambiental del área y la tolerancia de los organismos a los cambios en los factores físico-químicos.

De los 641 estómagos, 17% se encontraron vacíos. Los contenidos estomacales analizados se dividieron en nueve categorías de alimento (**CCE**): Nematoda (**Nem**), Polychaeta (**Pol**), Mollusca (**Moll**), Copepoda (**Cop**), Peracarida (**Per**), Decapoda (**Dec**), Peces (**Pec**), restos vegetales (**RV**) y restos no identificados (**RNI**). En la escala temporal, la CCE que predominó en biomasa fue la de **RNI** en las dos épocas (87% jun y 86% ene), seguida de la categoría **Dec** (10% jun y 11% ene). Las demás categorías representaron el 3% en ambas épocas. En la escala espacial, la localidad que presentó mayor variedad, número y biomasa de CCE fue la BC, mientras que IP presentó los valores menores. De acuerdo con el análisis de Olmstead-Tükey para las nueve CCE, la de **RNI** fue dominante en la mayoría de las especies, las categorías **Dec**, **Moll**, **Pec** y **RV** fueron dominantes en algunas especies, algunas categorías fueron raras y no se registraron categorías ocasionales. De acuerdo con el análisis cualitativo basado en el porcentaje de biomasa de las CCE, no se presentó preferencia por un tipo de alimento en particular por parte de las especies en sus diferentes localidades, ni un tipo particular de alimento que todas las especies de una determinada localidad consumieran. El análisis de conglomerados de los datos de presencia-ausencia de las CCE permitió definir cuatro grupos de especies: 1) especies con estómagos vacíos, 2) especies con solo **RNI**, 3) especies con dieta estrecha y 4) especies con dieta amplia. Para las localidades, el análisis definió dos grupos que se relacionan por sus características ambientales: uno con una marcada influencia marina (IP y ZIL) y otro con características estuarinas (BC y Atasta).

INTRODUCCIÓN

Lagunas costeras

Las lagunas costeras son cuerpos de agua salobre que se encuentran separados del mar por una barrera arenosa. Presentan una amplia variación en su salinidad como resultado de la mezcla de agua marina y agua dulce proveniente del continente (Kennish, 1986a). Se clasifican por su geomorfología, hidrología, tipo de marea, salinidad, sedimentación, latitud, energía y apertura de la boca. Son ambientes costeros altamente dinámicos cuyas características físico-químicas y bióticas en el agua y el sustrato fluctúan marcadamente debido a la compleja y variable interacción entre la marea, las descargas de los ríos, la acción del viento y la geomorfología, e influyen en la presencia de especies en las comunidades acuáticas, controlando la composición, abundancia y distribución de la flora y fauna (Kennish, 1986a).

Las lagunas se ubican entre los ecosistemas de mayor productividad. Ésta depende de varios factores entre los que se encuentran la disponibilidad de luz y de nutrientes (Odum & Heald, 1975; Whittaker & Linkens, 1975), los cuales a su vez dependen de los aportes de los ríos y las mareas (Contreras, 1993; Gutiérrez Mendieta *et al.*, 2006). Entre los productores primarios, el fitoplancton y la vegetación vascular (pastos marinos, macroalgas y manglares) constituyen la base de las tramas tróficas en las lagunas costeras (Contreras, 1993).

Los ceibadales de pastos marinos son ecológicamente importantes debido a su alta producción primaria y a su función como estabilizadores de sedimentos (Heck & Orth, 1980; Ibarra, 1993). Numerosos invertebrados y peces los utilizan como zona de crianza, forrajeo y reproducción (Kikuchi, 1980; Young, 1981; Pollard, 1984; Kennish, 1986b; Virnstein, 1987). El valor de las praderas de fanerógamas como fuente de alimento está dado por su disponibilidad, distribución, abundancia, morfología, producción y composición química (Thayer *et al.*, 1984). Las praderas de *Thalassia testudinum* Banks ex König constituyen una fuente importante del alimento a pesar de que pocos organismos se alimentan directamente del pasto. Sin embargo, el detrito derivado de esta fanerógama puede llegar a sostener cadenas alimentarias *in situ* y en zonas adyacentes. Por otro lado, las hojas sirven de sustrato a organismos epibiontes que suelen ser consumidos por invertebrados y peces. La estructura trófica en una pradera de *T. testudinum* generalmente está formada por herbívoros,

carnívoros, detritívoros y suspensívoros o filtradores, los cuales están interconectados por los patrones de flujo energético (Greenway, 1995).

Las feofitas y rodofitas son las macroalgas más abundantes en las lagunas, junto con las microalgas que contribuyen a la producción primaria en los sistemas costeros (Yáñez-Arancibia & Sánchez-Gil, 1986).

Los manglares constituyen un hábitat imprescindible para el resguardo, refugio y alevinaje de muchas especies, incluyendo varias de importancia comercial (Contreras, 1993; Toledo Ocampo, 2005). Los ecosistemas de manglar y los estuarios están vinculados funcionalmente por las mareas. La marea remueve la materia orgánica particulada (detrito) de los manglares hacia las lagunas adyacentes, incrementando su productividad primaria (Contreras, 1993; Toledo Ocampo, 2005). La alta productividad primaria de los ecosistemas de manglar se debe principalmente a la disponibilidad de nutrientes provenientes de los ríos y de escurrimientos terrestres y al efectivo reciclamiento de éstos durante los procesos de mineralización microbiana (Mee, 1978; Nixon, 1981).

Por último, la vegetación terrestre y riparia de los márgenes y tierras bajas de las lagunas aportan cantidades importantes de materia orgánica al ecosistema (Yáñez-Arancibia & Sánchez-Gil, 1986).

Comunidades lagunares

Entre los consumidores de las comunidades lagunares se encuentran el zooplancton, el bentos y el necton. El zooplancton está constituido por una amplia variedad de organismos, incluyendo los estadios meroplanctónicos larvales de casi todos los taxones zoológicos. La biomasa zooplanctónica en las lagunas es aportada principalmente por copépodos, larvas de crustáceos, anfípodos y ostrácodos (Cantor-Atlenco, 1996). Los factores que regulan la composición del zooplancton lagunar son principalmente tres: 1) la temperatura que se relaciona con la reproducción, ya que en aguas cálidas se presentan varias generaciones al año, 2) su alimento que incluye tanto fitoplancton (Landry & Hassett, 1982; Fulton, 1984) como detrito (Gillespie, 1971; Day & Yáñez-Arancibia, 1982) y 3) la depredación que representa la mayor fuerza controladora de las poblaciones (Contreras, 1993). Los mecanismos de alimentación de estas comunidades son principalmente la filtración y la depredación (Contreras, 1993). El papel ecológico de la comunidad zooplanctónica en las

lagunas es fundamental en la transmisión trófica de energía de los niveles inferiores a los superiores.

Las comunidades bentónicas constituyen uno de los eslabones más importantes en el flujo de materia y energía del ecosistema marino-costero. El material orgánico generado por la producción primaria, así como el material detrítico proveniente de los procesos de degradación en la columna de agua y en el sustrato, son incorporados a las redes alimentarias a través de diversos procesos que involucran a los organismos bentónicos (Steele, 1970; Valiela, 1995). La fauna bentónica incluye a la epifauna y la infauna, y se divide por su tamaño en micro, meio y macrofauna.

El microbentos consiste principalmente de bacterias, hongos, algas y protozoarios que intervienen en la descomposición de la materia orgánica (Odum & Heald, 1975; Contreras, 1993; Alongi, 1994).

El meibentos se compone de una gran variedad de animales detritívoros, e incluye a los anélidos, anfípodos, copépodos harpacticoides, ostrácodos y nemátodos. Estos organismos predominan en áreas donde las corrientes son lentas, mientras que los filtradores son más comunes en áreas con corrientes rápidas (Yáñez-Arancibia, 1986). Un grupo meibentónico de particular importancia es el de los nemátodos que son consumidos por varios organismos (poliquetos, holotúridos, turbelarios, crustáceos, peces juveniles) y participan en la descomposición de restos vegetales y animales, al tiempo que consumen bacterias (Contreras, 1993). El efecto de la bioturbación que generan sus excavaciones favorece las condiciones para el reciclamiento de los materiales nutritivos hacia la columna de agua.

El macrobentos tiene como representantes más conspicuos a los moluscos y los crustáceos. Otros grupos incluyen a las esponjas, equinodermos, anélidos poliquetos y briozoarios (Young & Wadley, 1979; Young, 1981; Yáñez-Arancibia, 1986; Holmquist *et al.*, 1989). Los camarones carideos juegan un papel integral al determinar la estructura y dinámica de las comunidades que habitan ceibadales, debido a sus altas densidades (Kikuchi, 1974; Hooks *et al.*, 1976; Heck & Orth, 1980; Gore *et al.*, 1981; Young, 1981; Howard, 1984; Bauer, 1985; Holmquist *et al.*, 1989). Asimismo, son depredadores de meiofauna (Nelson, 1981; Howard, 1984; Leber, 1985) y a su vez son presas de camarones de tallas mayores, de

peces y de aves (Kikuchi, 1974; Adams, 1976; Bell & Harmelin-Vivien, 1983; Burchmore *et al.*, 1984; Howard, 1984; Howard & Lowe, 1984; Leber, 1985).

La comunidad nectónica en las lagunas costeras está representada principalmente por los peces. Su movilidad les da ventajas sobre los organismos sésiles, habilitándolos para evitar condiciones ambientales desfavorables y ataques de depredadores. Entre los factores bióticos que influyen en la estructura de estas comunidades se encuentran las interacciones intraespecíficas que regulan la abundancia de las poblaciones, las interacciones interespecíficas que incluyen las simbiosis (comensalismo, mutualismo, parasitismo), la competencia y la relación depredador-presa (Kennish, 1986b). La depredación es la principal interacción que determina la estructura y dinámica de las comunidades estuarinas (Heck & Orth, 1980; Heck & Thomman, 1984; Virnstein, 1987; Sánchez, 1994), y la determinación del papel trófico de los peces en la trama alimenticia es importante porque permite evaluar el valor relativo del hábitat (Sánchez, 1994).

Yáñez-Arancibia (1977) estableció tres categorías ictiotróficas en las tramas tróficas de las lagunas costeras. 1) Los consumidores primarios que incluyen herbívoros, detritívoros y omnívoros; la principal fuente de alimento de los detritívoros son los microorganismos degradadores que viven en el detrito, y la de los omnívoros las plantas, el detrito y la fauna pequeña, 2) Los consumidores secundarios que consumen animales del primer grupo, así como también restos de plantas y detrito, y 3) los consumidores terciarios, exclusivamente carnívoros, que se alimentan de consumidores primarios y secundarios. Actualmente se reconoce que la mayoría de los peces estuarinos, principalmente en sus etapas juveniles, son generalistas tróficos que explotan los recursos alimenticios en una amplia gama de hábitats, por lo que no manifiestan una dependencia sobre poblaciones de presas específicas (Miller & Dunn, 1980).

Las relaciones entre epífitas, invertebrados forrageadores y peces son importantes en la estructuración de las comunidades (Jones *et al.*, 2002). Las epífitas de plantas sumergidas proveen alimento a los forrageadores que consumen grandes cantidades, liberan a las macrofitas de la competencia por luz y nutrientes, y facilitan su crecimiento y supervivencia (Brönmark, 1994; Hughes *et al.*, 2004; Jaschinski & Sommer, 2008).

Redes tróficas

La descripción de las redes tróficas provee información valiosa para conocer la estructura de las comunidades y ecosistemas (Link *et al.*, 2006). En la actualidad, las relaciones tróficas son comúnmente estudiadas por medio de los análisis de contenido estomacal, una herramienta utilizada tradicionalmente para describir los componentes, los niveles tróficos y la relación depredador-presa (Gerking, 1994).

Las redes tróficas en las lagunas costeras se basan en una variedad de productores primarios (fitoplancton, pastos marinos, macroalgas, mangles), presentan un número variable de consumidores, y una diferente complejidad en función de las características ambientales de cada localidad (McLusky, 1989; Raz-Guzmán & Sánchez, 1996). En estas redes, el zooplancton juega un papel primordial como intermediario entre los productores primarios (fitoplancton) y los consumidores secundarios (Contreras, 1993). La ubicación de una especie en una categoría trófica particular puede variar en función de sus hábitos alimenticios (que incluyen el cambio de dieta con la ontogenia), la época del año, la localidad y la disponibilidad de alimento (Odum & Heald, 1972; Begon *et al.*, 1987; Raz-Guzmán, 1995).

Se ha considerado que las redes tróficas en los sistemas lagunares son cortas, con un máximo de cuatro niveles entre los productores primarios y los consumidores terciarios (Pimm, 1991; Raz-Guzmán, 1995). El papel que desempeñan las formas planctónicas muy pequeñas ha sido revalorado, y los procesos biogeoquímicos precedentes de la relación bacterias-meio bentos adquieren una importancia ecológica que anteriormente no se conocía (Contreras, 1993). Cuando las plantas no son consumidas vivas, se mueren y son colonizadas por bacterias, hongos, microalgas, protozoarios, nemátodos y animales grandes, generando detrito con un valor alimenticio mayor que el de las plantas originales (Odum & la Cruz, 1967; Ferguson-Wood *et al.*, 1969; Mann, 1972). Muchos trabajos han considerado al detrito como una de las fuentes importantes de alimentación en los estuarios (Yáñez-Arancibia, 1980).

Existen dos redes tróficas características, tanto en los ambientes templados como tropicales: 1) las redes forrageadoras o de pastoreo en donde el fitoplancton o la vegetación son consumidos por herbívoros y éstos por carnívoros, y 2) las redes detritívoras en donde la

vegetación produce detrito que es colonizado por microorganismos degradadores, y posteriormente es consumido por detritívoros y éstos por carnívoros (Raz-Guzmán, 1995).

Los estudios de dinámica trófica permiten determinar el papel ecológico de las especies de un determinado sistema, la descripción de las tramas tróficas y cómo se da el flujo de la energía, además de proporcionar información sobre los requerimientos nutricionales, lo que resulta de interés en el desarrollo de estrategias para la cría o cultivo (Chiappa-Carrara & Gallardo-Cabello, 1993; Guevara, 2004).

Preferencias alimenticias

Los consumidores pueden clasificarse como monófagos, olífagos o polífagos. La amplitud de la dieta varía en las diferentes especies. Existen depredadores con dietas especializadas, sin embargo, la mayoría tiene una dieta amplia (Begon *et al.*, 1999). Las especies polífagas y olífagas por lo general presentan un cierto grado de preferencia con respecto a lo que comen. Un animal presenta una preferencia por un tipo particular de alimento cuando la proporción de dicho alimento en su dieta es mayor que la proporción del mismo en el ambiente. Por consiguiente, es importante determinar tanto la “disponibilidad” de los diferentes tipos de alimento en el campo, como el contenido estomacal de los consumidores para establecer la preferencia alimenticia de una especie (Begon *et al.*, 1999).

Los análisis del contenido estomacal de peces en estuarios revelan una amplia variedad de categorías alimenticias, reflejando una alta variedad de hábitos alimenticios en la ictiofauna. Su dieta cambia en respuesta a la disponibilidad de alimento, aunque también influye la competencia con otras especies por el alimento disponible (Kennish, 1986b).

La adquisición de conocimientos de los hábitos alimenticios de las especies es importante para comprender el papel que juegan los organismos dentro del ecosistema, así como la forma en que se desarrollan sus ciclos de vida (Wootton, 1990; Saucedo-Lozano *et al.*, 1999; Bocanegra-Castillo *et al.*, 2000).

Métodos utilizados en los estudios tróficos

El estudio de la estructura trófica de las comunidades estuarinas y marinas ha evolucionado con el empleo de técnicas cada vez más sofisticadas. Inicialmente se empleaba la observación directa, luego se incluyó el análisis del contenido estomacal y el trazamiento del flujo de energía y de carbono, y posteriormente el análisis de la composición isotópica de los componentes comunitarios (Raz-Guzmán, 1995).

Análisis del contenido estomacal

El análisis del contenido estomacal de los consumidores se efectúa mediante tres métodos: numérico, volumétrico y gravimétrico y presenta varias limitaciones que incluyen: 1) el grado de digestión del alimento puede dificultar su identificación, 2) la hora de colecta con respecto a la hora de alimentación puede proporcionar estómagos vacíos, 3) la disponibilidad de alimento mismo en el ambiente, 4) la digestión después de la captura, y 5) la posibilidad de que el alimento sea regurgitado (Windell & Bowen, 1978). Por otra parte, dicho análisis no proporciona información sobre las fuentes originales del carbono en la base de la red trófica en estudio (Raz-Guzmán, 1995).

Trazamiento del flujo de energía y de carbono

El análisis taxonómico del contenido estomacal se complementa con un análisis químico para evaluar la proporción proteína digerible-energía digerible en la dieta, mediante la determinación de: 1) las características químicas de la dieta y 2) el grado de asimilación de la misma, a partir de lo cual se calcula el aporte de la dieta del consumidor como joules o como miligramos de proteína por gramo de alimento ingerido. De esta forma, Teal (1962) determinó el flujo de energía entre presas y depredadores a lo largo de la cadena trófica en las marismas de Georgia.

Análisis isotópico de los componentes comunitarios

Las técnicas basadas en los isótopos estables ocupan un lugar entre los análisis químicos y se han aplicado exitosamente al estudio de los ecosistemas estuarinos y marinos. La espectrometría de masas determina la composición isotópica de los componentes

comunitarios y permite efectuar evaluaciones rápidas del movimiento de la materia orgánica desde el nivel individual hasta el nivel de comunidad. Unas cuantas medidas de la composición isotópica de nutrientes disueltos, vegetación acuática y fauna establecen un perfil químico de la estructura de una red trófica (Fry & Sherr, 1984). Asimismo, la determinación de la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria, vegetación y fauna a lo largo de transectos permite definir gradientes y fronteras de procesos y ciclos biogeoquímicos que no son aparentes de otra forma (Peterson & Fry, 1987).

Entre las proporciones isotópicas más utilizadas se encuentran las del carbono, nitrógeno y azufre: 1) el $\delta^{13}\text{C}$ identifica las fuentes de la materia orgánica en la base de las redes tróficas, los mecanismos fotosintéticos de la vegetación y el flujo de carbono a lo largo de las redes tróficas (Fry & Sherr, 1984; Raz-Guzmán & de la Lanza, 1991, 1993), 2) el $\delta^{15}\text{N}$ define la relación entre los componentes comunitarios e indica el nivel trófico de cada uno, y 3) el $\delta^{34}\text{S}$ se utiliza en estudios tróficos de ambientes con alto contenido de azufre en donde éste juega un papel importante en el metabolismo del sistema (Fry & Sherr, 1984).

El planteamiento teórico del análisis trófico basado en la composición isotópica de los componentes comunitarios descansa sobre dos supuestos: 1) la composición isotópica de cada especie vegetal se encuentra dentro de un intervalo de valores determinado por el mecanismo fotosintético utilizado, ya sea Ciclo de Calvin (C3), Ciclo de Hatch-Slack (C4) o metabolismo de ácido crasuláceo (CAM) (Smith & Epstein, 1971; Beer & Waisel, 1979), y 2) la existencia de un patrón regular y consistente de enriquecimiento isotópico al aumentar de nivel trófico, ya que los animales tienen valores isotópicos más positivos que las plantas y los depredadores son más positivos que los herbívoros (DeNiro & Epstein, 1978; Rodelli *et al.*, 1984). Las plantas C3 tienen una composición isotópica más ligera y las plantas C4 son isotópicamente más pesadas, mientras que en la fauna el $\delta^{13}\text{C}$ aumenta entre 0.5 y 1.5‰ en función de la discriminación isotópica que se lleva a cabo en el metabolismo de la alimentación.

La dieta de los consumidores se puede evaluar de acuerdo con un método de puntaje que asigna a cada elemento de la dieta un valor de acuerdo con su importancia relativa en el contenido estomacal. La suma de los valores de todos los elementos de la dieta proporciona el nivel trófico promedio del alimento del consumidor, y éste +1 indica el nivel trófico del consumidor. Se puede establecer un puntaje básico de 1 para las algas, 2 para los herbívoros

y 3, 4 y 5 para los carnívoros primarios, secundarios y terciarios respectivamente (Jiming, 1982).

ANTECEDENTES

La Laguna de Términos y la Sonda de Campeche constituyen un sistema particularmente importante para el país desde varios puntos de vista que incluyen el biológico, ecológico, económico, comercial y turístico.

Los estudios ictiológicos que se han realizado en la Laguna de Términos incluyen los de Reséndez (1981a,b) con una revisión sistemática, y el de Flores-Coto y Alvarez-Cadena (1980) sobre ictioplancton. Otros estudios basados en ecología de comunidades ictiológicas incluyen los de Amezcua-Linares y Yáñez-Arancibia (1980), Vargas Maldonado *et al.* (1981), Vargas Maldonado y Yáñez-Arancibia (1987), Yáñez Arancibia *et al.* (1982, 1983, 1984, 1985a,b), Álvarez-Guillén *et al.* (1985), Ayala-Pérez *et al.* (1993), Zárate (1996), Ayala-Pérez *et al.* (1996-1997), Caso-Chávez *et al.* (1986) y Guevara *et al.* (2007).

Los estudios sobre hidrología incluyen los de Vázquez-Botello (1978), Mancilla y Flores (1980), Dressler (1981), Monreal-Gómez y Salas de León (1990), Mantilla (2004) y Morán (2005).

Trabajos de vegetación acuática y su relación con el hábitat incluyen los de Raz-Guzmán y de la Lanza (1991), Raz-Guzmán y Sánchez (1996), Sánchez *et al.* (1996), y para las comunidades bentónicas se encuentra el de Raz-Guzmán (1995), para moluscos los de García-Cubas (1981), Álvarez (2006) y Lemus (2009), para zooplancton, decápodos y anfípodos el de Raz-Guzmán y de la Lanza (1993), para crustáceos como camarones los de Lin (1990), Barbosa (1994), Barba (1995), Negreiros-Fransozo *et al.* (1996), Barba *et al.* (2000, 2005) y Ramírez (2006), para isópodos el de Romero (2004), para cangrejos braquiuros los de Raz-Guzmán y Sánchez (1992) y Sánchez y Raz-Guzmán (1997), para braquiuros y anomuros el de Raz-Guzmán *et al.* (1986), para cangrejos ermitaños los de Schmidtsdorf (2009) y Luna-Plascencia (2010).

Estudios sobre hábitos alimenticios de peces incluyen los de Lara-Domínguez *et al.* (1981), Mallard-Colmenero *et al.* (1982), Caso-Chávez *et al.* (1986), Aguirre-León y Yáñez-

Arancibia (1986), Chavance *et al.* (1986) y Rivera (1990). Sánchez (1994) estudió el efecto de la complejidad del hábitat, la respuesta a la relación depredador-presa y los hábitos de la especie *Lutjanus apodus* en la Laguna de Términos. Licona y Moreno (1996) estudiaron los hábitos alimenticios de peces asociados a fanerógamas acuáticas. Barba *et al.* (2000) estudiaron la dieta natural y la tasa de forrajeo de *Hippolyte zostericola* Smith, 1873.

Los estudios efectuados en la Sonda de Campeche se han referido principalmente a aspectos hidrológicos, geológicos y biológico-pesqueros de naturaleza descriptiva y cuantitativa. Estos últimos se han enfocado principalmente al plancton (Garda, 1990), anélidos poliquetos (Miranda, 1993; Rodríguez, 1993; Granados, 1994), moluscos (Pérez-Rodríguez, 1980; García-Cubas *et al.*, 1987), crustáceos (Hernández-Aguilera & Sosa-Hernández, 1982; Sánchez & Soto, 1987; García-Montes *et al.*, 1988; Vázquez, 1988; Cruz, 1991; Florido & Peralta, 1991; Rodríguez, 1991; Briseño, 1992) y peces (Sánchez-Gil *et al.*, 1981; Yáñez-Arancibia & Day, 1982; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1983, 1986, 1988a,c; Caso-Chávez, 1991). Los aspectos de impacto ecológico han sido tratados por Soto *et al.* (1981, 1982), Gould-Bouchot *et al.* (1991), Lizarraga-Partida *et al.* (1991), González *et al.* (1992) y Hernández-Arana (2003).

Entre los estudios isotópicos efectuados en esta región se encuentran los de Raz-Guzmán y de la Lanza (1991, 1993) que caracterizaron las comunidades macroepibénticas en la laguna, el de Raz-Guzmán (1995) que reconoció un gradiente ambiental isotópico y su influencia en la caracterización trófica de los componentes de las comunidades bentónicas en la Laguna de Términos y en la Sonda de Campeche, el de Botello y Macko (1982) que determinó los niveles de contaminación en la laguna.

Los estudios sobre hábitos alimenticios ya citados no incluyeron a la zona infralitoral frente a la Isla del Carmen, por lo que el presente estudio complementa los anteriores al incluir seis puntos de muestreo en la zona infralitoral, e incluir a la comunidad macroepibéntica.

HIPOTESIS

La dieta de las especies macroepibénticas de las comunidades establecidas frente a la Isla del Carmen y en las zonas de Atasta-Boca del Carmen e Isla Pájaros-Boca de Puerto Real está definida por la disponibilidad de alimento, más que por preferencias determinadas por el grupo taxonómico al que pertenece cada especie.

OBJETIVO

El objetivo de este estudio fue caracterizar la dieta de las especies macroepibénticas establecidas en la zona infralitoral de la plataforma continental frente a la Isla del Carmen y en las zonas aledañas a las bocas del Carmen y de Puerto Real.

METAS

1. Identificar los organismos recolectados y extraer los estómagos.
2. Comparar la abundancia relativa de los organismos recolectados en las dos épocas de muestreo.
3. Para cada estómago registrar el peso del contenido (PC).
4. Para cada contenido estomacal separar las categorías (CCE), identificarlas hasta el nivel más bajo posible y registrar el peso de cada una.
5. Comparar los resultados obtenidos de las CCE de los diversos grupos taxonómicos en las localidades y en las dos épocas.
6. Determinar la dominancia de las CCE para cada especie y época.
7. Mediante un análisis gráfico cualitativo, determinar la similitud de la dieta de:
 - a) cada especie recolectada en diferentes localidades (comparación vertical)
 - b) las diferentes especies recolectadas en cada localidad (comparación horizontal)
8. Agrupar a las especies y localidades con base en la presencia-ausencia de las CCE.
9. Correlacionar la dinámica ambiental de las localidades en ambas épocas con las posibles variaciones en composición taxonómica y en los contenidos estomacales.

AREA DE ESTUDIO

Laguna de Términos

La Laguna de Términos, Campeche, se encuentra en el sur del Golfo de México, entre los 91°15' y 91°51' W y los 18°27' y 18°50' N. Está separada del Golfo de México por la Isla del Carmen y se comunica con el mismo por la Boca de Puerto Real al noreste y la Boca del Carmen al noroeste. Su profundidad máxima es de 4 m. Los ríos principales que desembocan a la laguna son el Palizada, el Chumpán y el Candelaria. El clima de la región es de tipo Am (w), tropical húmedo (García, 1964), con una época seca de febrero a mayo, una de lluvias de junio a septiembre y una de nortes de octubre a enero (Raz-Guzmán *et al.*, 1986). La circulación del agua está regulada por las mareas, el flujo de los ríos y el viento, con lo cual se establece un patrón de circulación del agua con un flujo neto de entrada por la Boca de Puerto Real y un flujo neto de salida por la Boca del Carmen (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988b). La onda de marea penetra por ambas bocas produciéndose un encuentro de ambas ramas en el interior de la laguna (Mancilla & Flores, 1980).

La temperatura del agua varía de 26 a 31°C en promedio, la salinidad de 1 a 33‰ de acuerdo con la época climática y presenta un gradiente espacial de suroeste a noreste en la laguna (Raz-Guzmán, 1995). Las descargas fluviales aportan elevadas cantidades de materia orgánica de origen terrestre a la laguna, además de la materia orgánica autóctona proveniente de los ceibadales y manglares. Los sedimentos limo-arcillosos predominan en la parte oeste de la laguna, los fondos de arena a lo largo del margen interno de la Isla del Carmen, los de grava se registran en las bocas de los ríos y de la laguna, y los sedimentos ricos en carbonato de calcio se localizan en la facies carbonatada al este de la laguna (Raz-Guzmán & de la Lanza, 1991).

En la vegetación acuática predominan los pastos marinos *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii* Aschers, y *Syringodium filiforme* Kütz. Estos últimos forman ceibadales a lo largo del margen interno de la Isla del Carmen y hacia el este y sur de la laguna en donde desempeñan un papel importante como áreas de crianza para las fases larvares y juveniles de especies de crustáceos y peces de importancia comercial (Raz-Guzmán & de la Lanza, 1993). Igualmente se encuentran algas rodfitas de los géneros *Gracilaria*, *Hypena* y *Acantophora*, así como clorofitas del género *Caulerpa* y feofitas del género *Dictyota*. La

vegetación de la Isla del Carmen incluye tular, acahual, pastizal, palmar y manglar. En este último dominan los mangles rojo *Rhizophora mangle* L., negro *Avicennia germinans* L.(L.) y blanco *Laguncularia racemosa* (L.)C.F. Gaertn.

La laguna ha sido caracterizada en función de la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria, el detrito, la vegetación acuática y circundante, y la carcinofauna (Raz-Guzmán & de la Lanza, 1991, 1993) en dos grandes áreas:

- 1) La región norte-noreste que se caracteriza por una salinidad promedio de 30‰, praderas de *T. testudinum* y *H. wrightii*, y niveles de $\delta^{13}\text{C}$ de -12 a -19‰ y
- 2) La región sur-suroeste-oeste con salinidad promedio de 15.3‰, algas rodofitas y detrito, y niveles de $\delta^{13}\text{C}$ de -22 a -28‰.

Sonda de Campeche

La Sonda de Campeche se localiza en la parte sur del Golfo de México (91° - 92° 30' W, 18° 40' - 20° N), y presenta tres zonas en función de las características ambientales, la distribución de las comunidades de peces demersales (Sánchez Gil *et al.*, 1981; Yáñez-Arancibia & Sánchez Gil, 1983), la concentración de bacterias heterotróficas en el sedimento (Lizárraga-Partida *et al.* 1982) y la composición isotópica de la materia orgánica sedimentaria. 1) La facies carbonatada al oriente se caracteriza por un $\delta^{13}\text{C}$ promedio de 19.8‰, arena con >75% de CaCO_3 y 1,000 células por gramo de bacterias, 2) la zona de transición presenta valores isotópicos típicamente marinos de -21.9 a -20.5‰ y arena con 50-75% de CaCO_3 , y 3) la facies terrígena al occidente se caracteriza por aguas con alta turbidez, niveles de $\delta^{13}\text{C}$ de -23.2 a -22.4‰, limo-arcilla con 10-50% de CaCO_3 y 10,000 células por gramo de bacterias (Raz-Guzmán, 1995).

Sus características de mayor importancia ecológica son la corriente litoral que viaja predominantemente hacia el oeste, el intercambio de aguas neríticas y oceánicas, las descargas fluviales, la transición de sedimentos terrígenos y calcáreos, y los vientos del ESE en secas y lluvias y del NNW y ENE en lluvias y nortes (Sánchez-Gil *et al.*, 1981; Yáñez-Arancibia & Sánchez-Gil, 1983; Fernández-Eguiarte *et al.*, 1990a, 1990b; Garda, 1990). Esta zona es importante tanto por sus recursos bióticos, como por sus reservas de petróleo (Yáñez-Arancibia & Day, 1982; Yáñez-Arancibia & Sánchez-Gil, 1983; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1983).

MATERIAL Y METODO

Actividades de campo

Las colectas de campo se efectuaron durante el día, en junio de 1996 (para representar la época de secas) en las localidades BC, Atasta, IP, 1, 2, 3, 4 y 5, y en enero de 1997 (para representar la época de nortes) en las localidades BC, Atasta e IP (Anexo 1). La localidad **BC** representa la zona de la Boca del Carmen, la localidad **Atasta** representa el área de la Boca de Atasta y la localidad **IP** representa la zona de Isla Pájaros y de la Boca de Puerto Real (Fig. 1). Las localidades 1, 2, 3, 4 y 5 se citan como Zona Infralitoral (**ZIL**) en los análisis estadísticos.

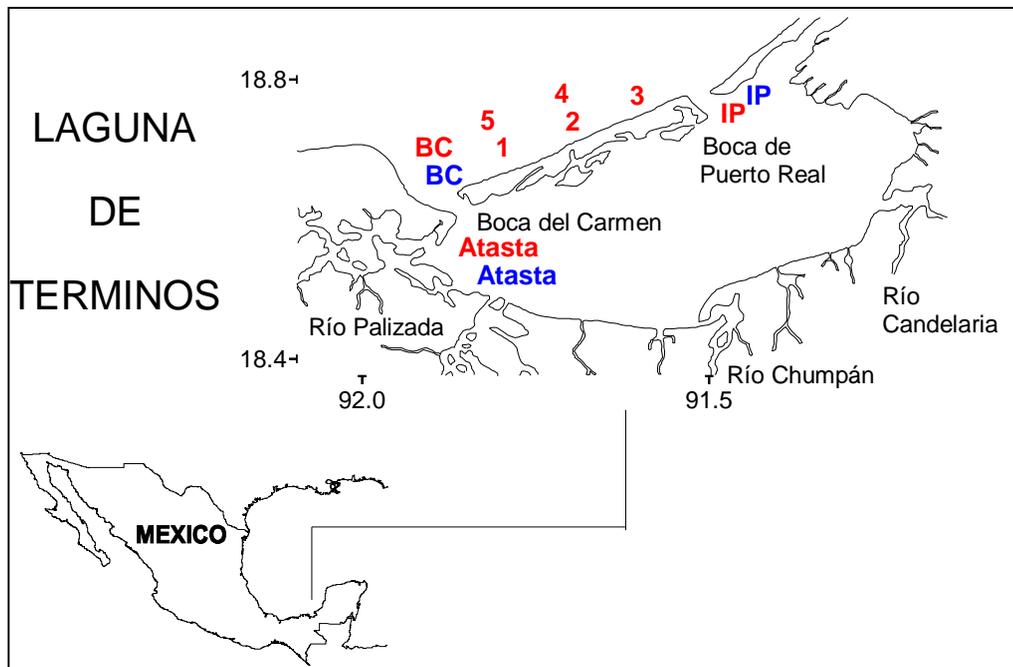


Figura 1. Localidades muestreadas en la Laguna de Términos en junio (rojo) y enero (azul).

En cada localidad se recolectaron muestras de macroepifauna con red de barra tipo Renfro (boca 1.8 m, luz de malla 1 mm) y red de prueba camaronesa (boca 5 m, luz de malla 1 cm). Las muestras se preservaron en formol al 10% para su transporte al laboratorio.

Actividades de laboratorio

Las muestras se lavaron, se separaron los ejemplares en grupos, se identificaron las especies y se registró la abundancia de cada una. El estómago de cada ejemplar se extrajo, se fijó en alcohol al 70% y se disectó. El número de estómagos sin contenido estomacal se registró como el porcentaje de estómagos vacíos. El peso del contenido estomacal de los estómagos llenos se registró en una balanza analítica modelo Pro SP202 marca OHAUS® (precisión 0.01 g). Las categorías de alimento (categoría de contenido estomacal: CCE) presentes en cada contenido estomacal se separaron en una caja de Petri. Se registró la biomasa como peso húmedo de cada categoría, después de absorber el exceso de agua con papel desechable, y se expresó como un porcentaje del peso total del contenido estomacal (Método Gravimétrico; Hyslop, 1980).

Se registró el número de estómagos en los que se encontró cada CCE y se expresó como el porcentaje del total de estómagos llenos (Método de Frecuencia de Ocurrencia; Hyslop, 1980). Los datos obtenidos con ambos métodos se registraron para los ejemplares de cada especie, localidad y época para su análisis gráfico y estadístico.

Las CCE se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible con la ayuda de microscopios estereoscópico y óptico. El material no identificable se clasificó como restos vegetales (**RV**) y restos no identificados (**RNI**).

Las especies recolectadas y las CCE en los contenidos estomacales fueron identificadas. Se siguieron las claves taxonómicas específicas: para poliquetos Gardiner (1976), para nemátodos Tarjan (1980) y Platt & Warwick (1983), para moluscos García-Cubas (1981), para copépodos Campos y Suárez-Morales (1994), para estomatópodos Hendrickx y Salgado-Barragán (1991), para anfípodos Barnard (1991), para isópodos Schultz (1969), para camarones carideos Chace (1972), para camarones Pérez-Farfante (1970) y Williams (1984), para braquiuros Rathbun (1930, 1937) y para peces Flores-Coto y Álvarez-Cadena (1980), Reséndez-Medina (1981b, 1981c), Reséndez-Medina y Kobelkowsky (1991) y Nelson (2006).

La prueba de independencia de χ^2 para variables cualitativas ($P \leq 0.05$) se utilizó para determinar si la abundancia faunística fue dependiente de las localidades y épocas de colecta. Así, una hipótesis alterna (H_a) estableció por una parte que existe una relación entre

la abundancia de los organismos y la localidad (Ha1), y por otra que existe una relación entre la abundancia de los organismos y la época del año (Ha2).

Para jerarquizar la dominancia de las CCE de cada especie se construyó un diagrama de Olmstead-Tükey (Sokal & Rohlf, 1981). La clasificación de las CCE en dominantes, constantes, ocasionales y raras se determinó a partir de la relación entre la biomasa de las mismas y sus frecuencias de aparición (FO). El criterio de discriminación se basa en la media de la frecuencia de aparición relativa para el eje de las "X" y la media respectiva de la sumatoria del peso (mg) absoluto para el eje de las "Y", de tal forma que al trazar ambas medias se perfilan cuatro cuadrantes. Las especies dominantes son aquellas que presentan biomasa y frecuencia mayores que las medias, las constantes presentan biomasa menor y frecuencia mayor que la media, las ocasionales presentan biomasa mayor y frecuencia menor que la media, y las raras presentan biomasa y frecuencia menores que las medias.

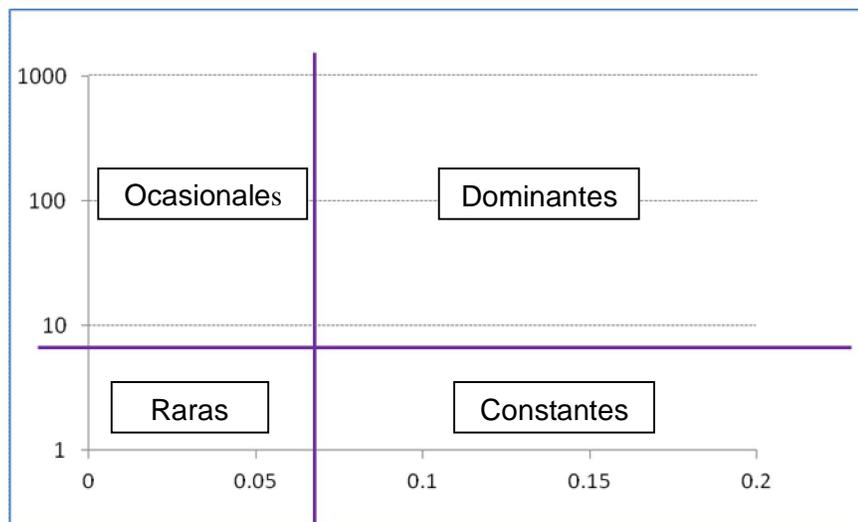


Figura 2. Gráfica de asociación de Olmstead-Tükey. Peso (mg) de cada CCE (eje de la Y) y porcentaje de frecuencia de ocurrencia de cada CCE (eje de la X) por especie.

Para comparar la dieta de cada especie recolectada en diferentes localidades, así como de las especies recolectadas en una localidad, se graficaron los datos de porcentajes de biomasa de las CCE presentes en cada especie, localidad y época utilizando el programa de Microsoft Office Excel 2007.

Para agrupar a las especies y a las localidades en base a las CCE, se aplicó un análisis de conglomerados (método de Ward o de varianza mínima) a los datos de presencia-ausencia de las categorías. Se utilizó el paquete estadístico STATGRAPHICS CENTURION XV Versión 15.1.02.

RESULTADOS

Composición faunística

De un total de 641 organismos recolectados en los meses de junio y enero en Boca del Carmen, Atasta, Isla Pájaros y la Zona Infralitoral frente a la Isla del Carmen, se identificaron tres phyla, tres clases, diez órdenes, 27 familias, 33 géneros y 42 especies. De los moluscos cefalópodos solamente se obtuvieron seis individuos. Los crustáceos presentaron ocho familias de las cuales sobresalieron en abundancia la Penaeidae (26%), Hippolytidae (17%) y Portunidae (18%). Los peces fueron representados por 18 familias con, los mayores porcentajes para la Gerreidae y Achiridae (7%), Ariidae (5%), Paralichthyidae y Sciaenidae (3%), y las 13 familias restantes con solo uno o dos ejemplares. Se presenta la lista taxonómica de los especímenes recolectados.

Phylum Mollusca

Clase Cephalopoda

Orden Teuthoidea

Familia Loliginidae

Lolliguncula brevis (Blainville, 1823)

Phylum Arthropoda

Subphylum Crustacea

Clase Malacostraca

Orden Stomatopoda

Familia Squillidae

Squilla empusa Say, 1818

Orden Decapoda

Suborden Dendrobranchiata

Familia Penaeidae

Litopenaeus setiferus (Linnaeus, 1767)

Farfantepenaeus aztecus (Ives, 1891)

Farfantepenaeus duorarum (Burkenroad, 1939)

Xiphopenaeus kroyeri (Heller, 1862)

Familia Sicyoniidae

Sicyonia dorsalis Kingsley, 1878

Suborden Pleocyemata

Infraorden Caridea

Familia Hippolytidae

Exhippolysmata oplophoroides (Holthuis, 1948)

Infraorden Brachyura

Familia Calappidae

Hepatus epheliticus (Linnaeus, 1763)

Familia Portunidae

Callinectes rathbunae Contreras, 1930

Callinectes similis Williams, 1966

Callinectes sapidus Rathbun, 1896

Familia Panopeidae

Dyspanopeus texanus (Stimpson, 1859)

Familia Menippidae
Menippe mercenaria (Say, 1818)

Phylum Chordata

Clase Actinopterygii

Orden Clupeiformes

Familia Engraulidae
Cetengraulis edentulus (Cuvier, 1829)
Anchoa mitchilli (Valenciennes, 1848)

Familia Clupeidae
Harengula jaguana Poey, 1865

Orden Siluriformes

Familia Ariidae
Ariopsis felis (Linnaeus, 1766)

Orden Aulopiformes

Familia Synodontidae
Synodus foetens (Linnaeus, 1766)

Orden Scorpaeniformes

Familia Triglidae
Prionotus carolinus (Linnaeus, 1771)
Prionotus scitulus Jordan & Gilbert, 1882

Orden Perciformes

Familia Trichiuridae
Trichiurus lepturus Linnaeus, 1758

Familia Gerreidae
Diapterus rhombeus (Cuvier, 1829)
Eucinostomus gula (Quoy & Gaimard, 1842)
Eucinostomus melanopterus (Bleeker, 1863)
Eugerres plumieri (Cuvier, 1830)

Familia Polynemidae
Polydactylus octonemus Girard, 1858

Familia Sciaenidae
Cynoscion nothus (Holbrook, 1860)
Cynoscion nebulosus (Cuvier, 1830)
Bairdiella ronchus (Cuvier, 1830)

Familia Haemulidae
Conodon nobilis (Linnaeus, 1758)

Familia Carangidae
Chloroscombrus chrysurus (Linnaeus, 1766)
Selene setapinnis (Mitchill, 1815)

Familia Ehippidae
Chaetodipterus faber (Broussonet, 1782)

Familia Centropomidae
Centropomus undecimalis (Bloch, 1792)

Familia Sparidae
Archosargus rhomboidalis (Linnaeus, 1758)

Orden Pleuronectiformes

Familia Achiridae
Achirus lineatus (Linnaeus, 1758)
Trinectes maculatus (Bloch & Schneider, 1801)

Familia Paralichthyidae
Citharichthys spilopterus Günther, 1862

Familia Cynoglossidae
Symphurus civitatum Ginsburg, 1951
 Orden Tetraodontiformes
 Familia Tetraodontidae
Sphoeroides nephelus (Goode & Bean, 1882)
Sphoeroides testudineus (Linnaeus, 1758)

En junio se recolectaron 417 organismos de los cuales sobresalieron en abundancia los camarones peneidos (27%), los carideos (26%) y los peces (25%), mientras que en enero se recolectaron 224 organismos con las mayores abundancias para los peces (48.7%), los camarones peneidos (25.9%) y los cangrejos braquiuros (23.7%) (Tabla 1, Fig. 3).

Tabla 1. Abundancia faunística por grupo taxonómico y por localidad en las dos épocas.

Grupo taxonómico / época-localidad	Junio						Enero				
	BC	Atasta	IP	ZIL	Total por grupo taxonómico	%	BC	Atasta	IP	Total por grupo taxonómico	%
Cephalopoda	6	---	---	---	6	1	---	--	---	--	--
Stomatopoda	12	---	---	7	19	5	---	1	---	1	0.4
Penaeidae	57	6	3	45	111	27	34	24	---	58	25.9
Caridea	109	---	---	---	109	26	3	---	---	3	1.3
Brachyura	18	3	---	47	68	16	34	19	---	53	23.7
Actinopterygii	38	15	7	44	104	25	48	43	18	109	48.7
Total por localidad	240	24	10	143	417		119	87	18	224	
%	58	6	2	34		100	53	39	8		100

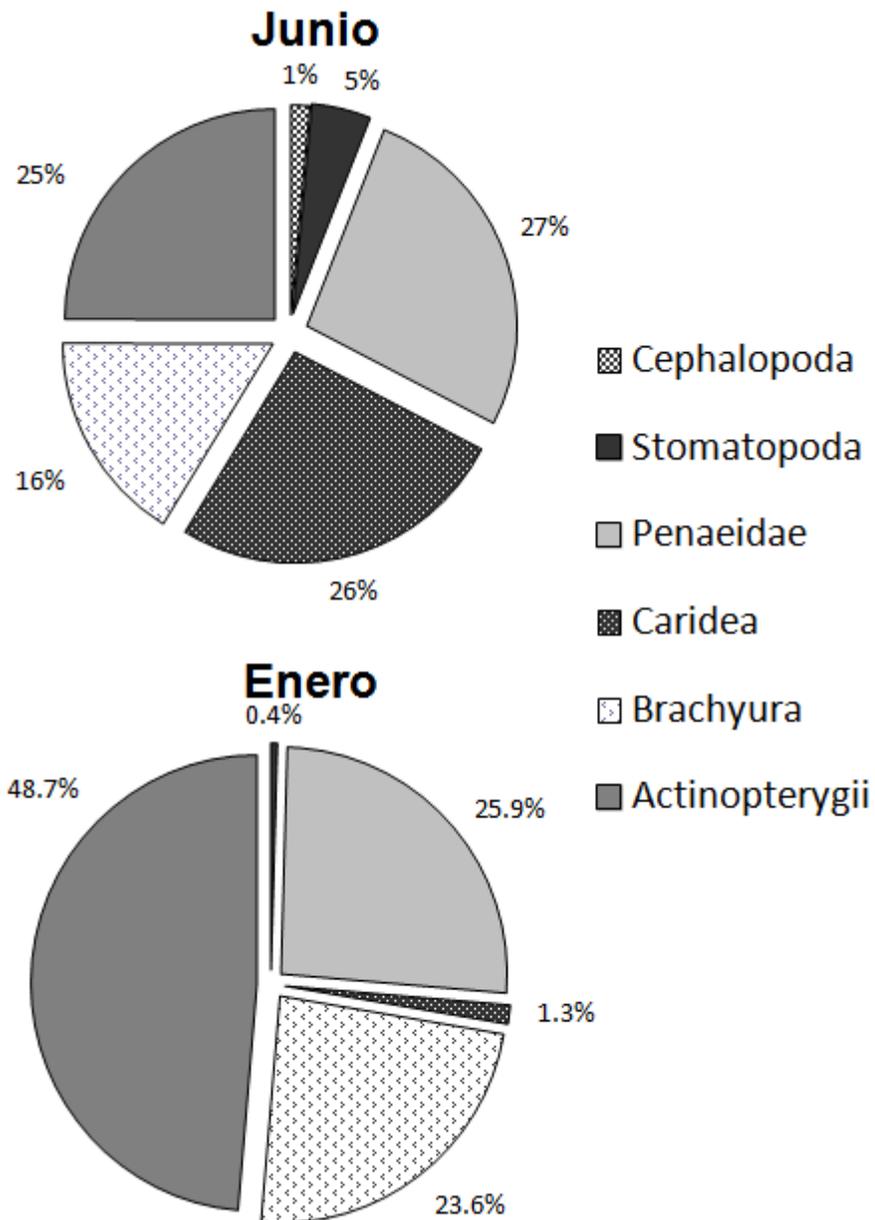


Figura 3. Porcentaje de abundancia faunística por grupo taxonómico en las dos épocas.

En cuanto a las localidades, las de mayor abundancia faunística fueron, en junio BC (58%) y ZIL (34%), y en enero BC (53%) y Atasta (39%) (Tabla 1, Fig.4).

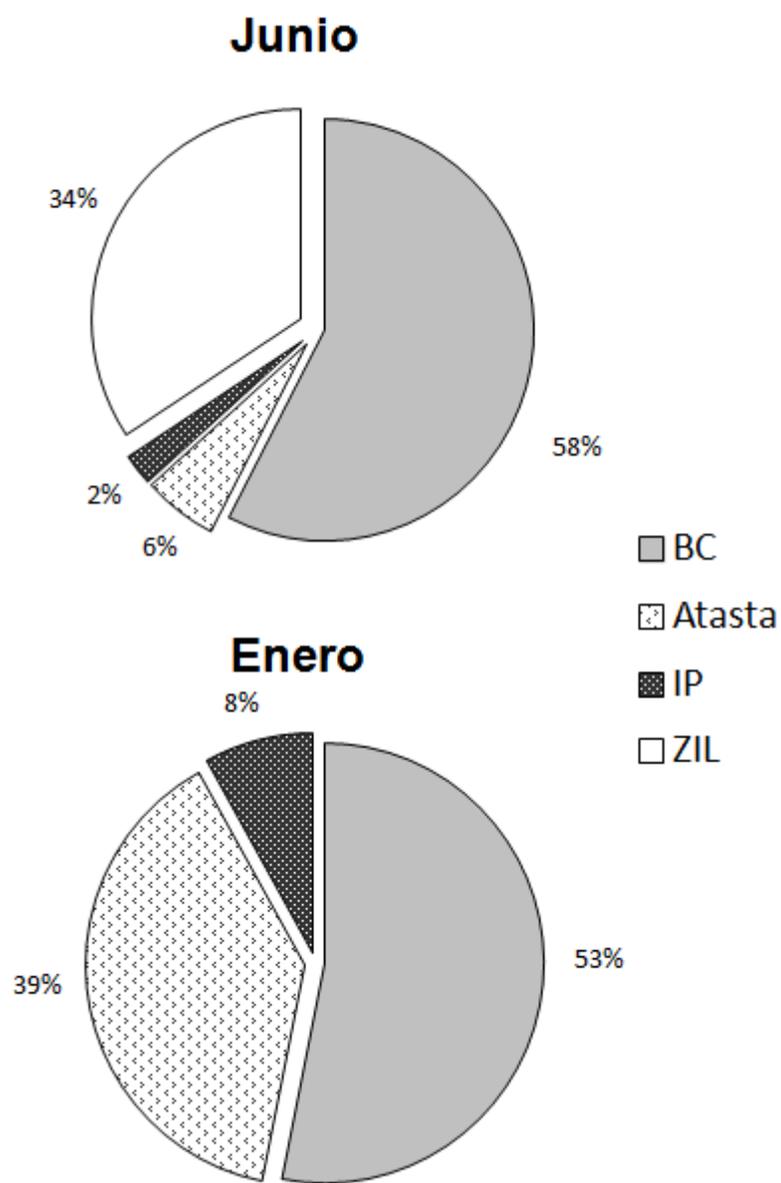


Figura 4. Porcentaje de abundancia faunística por localidad en las dos épocas.

Estas mayores abundancias faunísticas están representadas en junio en BC por los carideos, peneidos y peces, y en ZIL por los braquiuros, peneidos y peces. En enero en BC y Atasta por los peces, peneidos y braquiuros (Tabla 1, Fig. 5).

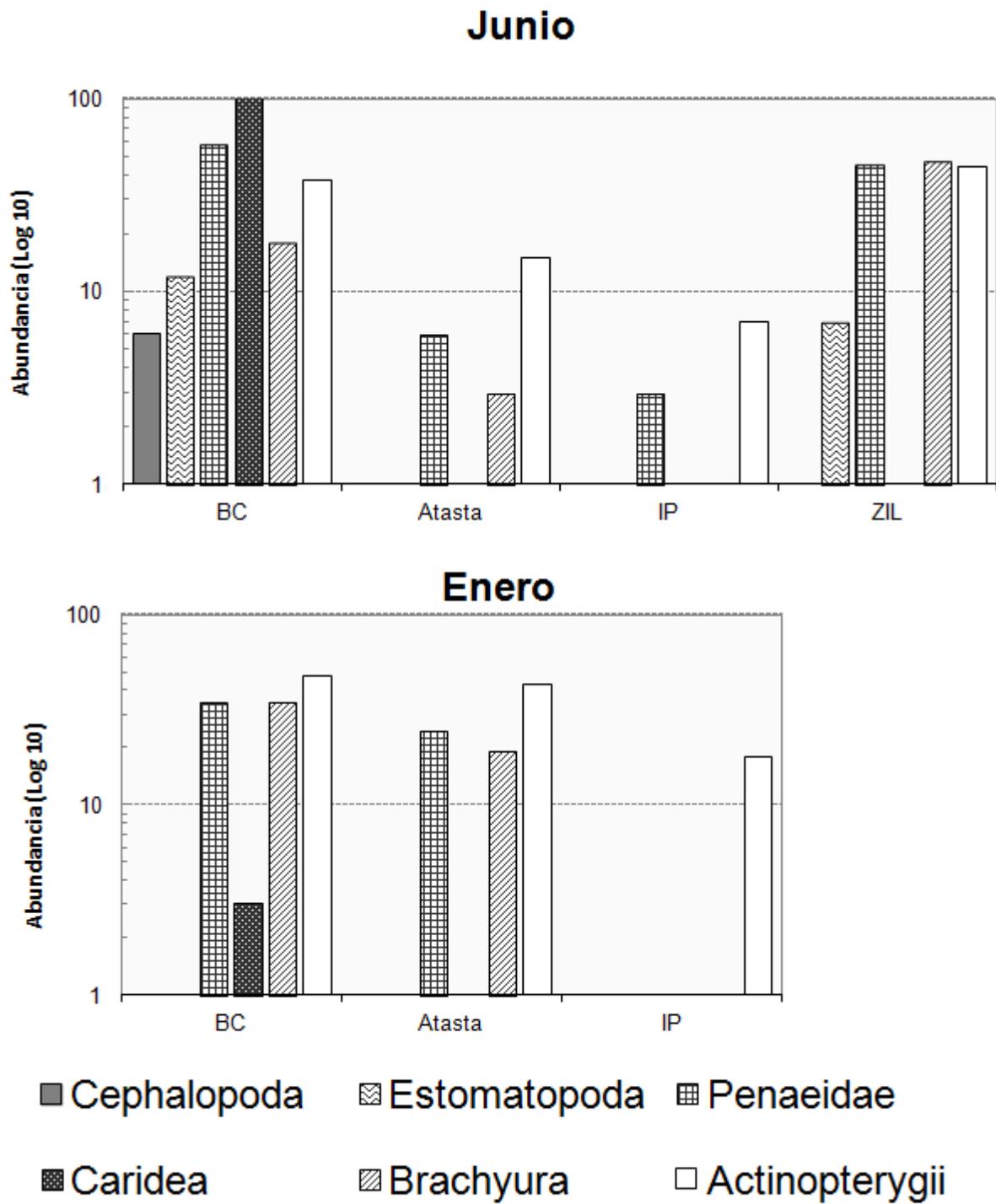


Figura 5. Abundancia faunística por grupo taxonómico por localidad en las dos épocas.

El análisis de χ^2 para determinar la relación entre la abundancia de los organismos y las localidades se realizó para seis grupos taxonómicos en junio y para cinco grupos en enero, ya que los cefalópodos no estuvieron presentes en enero. La hipótesis alterna (H_{a1}) ($P \leq 0.05$) que estableció que existía una relación entre la abundancia de los organismos y las localidades, se aceptó, de acuerdo con los resultados obtenidos para junio con cuatro localidades (BC, Atasta, IP y ZIL, $\chi^2=157.5$) y con tres localidades (BC, Atasta e IP, $\chi^2=52.3$), y para enero con tres localidades (BC, Atasta e IP, $\chi^2=26.3$).

El análisis de χ^2 para determinar la relación entre la abundancia de los organismos y la época del año se realizó para las tres localidades (BC, Atasta e IP) muestreadas en las dos épocas. De acuerdo con los resultados obtenidos ($\chi^2=74.5$), se aceptó la hipótesis alterna (H_{a2}) ($P \leq 0.05$) que estableció que existía una relación entre la abundancia de los organismos y la época de colecta.

Análisis del contenido estomacal

El 17% de los 641 estómagos analizados en las dos épocas se encontró vacío, siendo el 21.6% de los 417 estómagos de junio, y el 8% de los 224 estómagos de enero. Para los grupos taxonómicos, los menores porcentajes de estómagos vacíos los tuvieron los cefalópodos (0%), los camarones peneidos (4.5%) y los peces (6.7%) en junio, y los estomatópodos (0%), los camarones peneidos (0%) y los peces (4.58%) en enero. En cuanto a las localidades, los menores porcentajes de estómagos vacíos se registraron en IP (0%) y Atasta (4.1%) en junio, mientras que en enero las tres localidades registraron porcentajes bajos de 0% para IP, 3.11% para BC y 5.7% para Atasta (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje de estómagos vacíos en los grupos taxonómicos y localidades en las dos épocas.

Grupo taxonómico	Junio				Enero			
	Vacíos	Llenos	Total	% vacíos	Vacíos	Llenos	Total	% vacíos
Cephalopoda	0	6	6	0	--	--	--	--
Stomatopoda	2	17	19	10.5	0	1	1	0
Penaeidae	5	106	111	4.5	0	58	58	0
Caridea	58	51	109	53	2	1	3	66
Brachyura	18	50	68	26.5	11	42	53	20
Actinopterygii	7	97	104	6.7	5	104	109	4.58
Total	90	327	417	21.6	18	206	224	8
Localidades								
BC	74	166	240	17.8	13	106	119	3.11
Atasta	1	23	24	4.1	5	82	87	5.7
IP	0	10	10	0	0	18	18	0
ZIL	15	128	143	10.5	--	--	--	--
Total	90	327	417	21.6	18	206	224	8

Los contenidos estomacales analizados se dividieron en nueve categorías de contenido estomacal (CCE) para los análisis estadísticos: **Nematoda**, **Polychaeta**, **Mollusca** (Veneridae, Pyramidellidae, Calyptraeidae), **Copepoda** (Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida), **Peracarida** (Valvifera, Amphipoda), **Decapoda** (Penaeidae, Caridea, Brachyura), **Peces**, **Restos Vegetales** y **Restos No Identificados** (Tabla 3).

Tabla 3. Taxonomía de las categorías alimentarias identificadas en los contenidos estomacales (CCE).

Phylum	Subphylum	Clase	Subclase	Orden	Suborden	Infraorden	Familia	Categ. Cont. Estomacal (CCE)	Clave
Nematoda								Nematoda	Nem
Annelida		Polychaeta						Polychaeta	Pol
Mollusca		Bivalvia	Heterodonta	Veneroida			Veneridae		
		Gastropoda	Prosobranchia	Mesogastropoda			Calyptraeidae	Mollusca	Moll
			Opisthobranchia	Entomotaeniata			Pyramidellidae		
Crustacea			Copepoda	Calanoida					
				Cyclopoida				Copepoda	Cop
				Harpacticoida					
			Malacostraca	Isopoda	Valvifera				
				Amphipoda				Peracarida	Per
				Decapoda	Dendrobranchiata	Penaeidea	Penaeidae		
						Caridea		Decapoda	Dec
						Brachyura			
Chordata		Actinopterygii						Peces	Pec
								Restos Vegetales	RV
								Restos No Identificados	RNI

Las nueve CCE fueron pesadas y registradas por organismo, localidad y época para obtener datos de biomasa. No se utilizó el criterio de abundancia para registrar las CCE porque gran parte del material estuvo incompleto. La categoría de los moluscos incluyó fragmentos, la de los crustáceos incluyó quelas, maxilípedos, exoesqueletos y fragmentos de éstos, y la de los peces incluyó escamas, vértebras y fragmentos de músculo.

Biomasa de las CCE en las dos épocas

En la escala temporal, las CCE dominantes en biomasa fueron la de **RNI** (87% jun y 86% ene) y la **Dec** (10% jun y 11% ene), el 3% restante corresponde a las otras siete categorías: **Nem, Pol, Moll, Cop, Per, Pec** y **RV** en ambas épocas del año (Fig. 6).

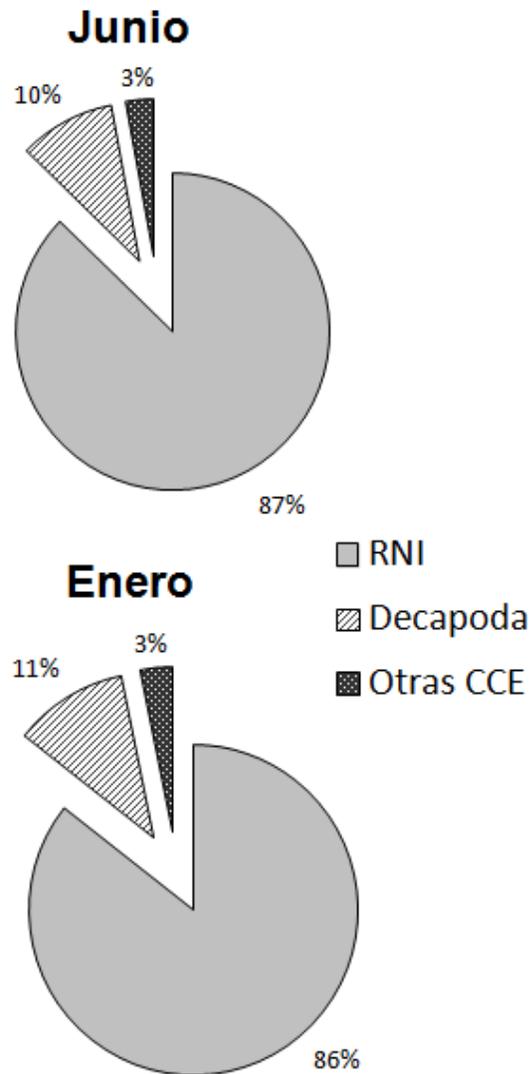


Figura 6. Porcentaje de biomasa de las CCE en las dos épocas.

Biomasa de las CCE en las localidades en las dos épocas

Las biomásas de las CCE en las cuatro y tres localidades de las dos épocas permiten observar diferencias en los planos cualitativo y cuantitativo (Fig. 7).

Cualitativamente, se observan diferencias con respecto a las categorías que están presentes en cada localidad y época. En junio, en la BC se registraron todas las CCE, en Atasta todas excepto **Pol**, **Per** y **Pec**, en ZIL todas excepto **Nem** y **RV**, y en IP estuvieron ausentes las categorías **Nem**, **Pol**, **Cop**, **Per** y **RV**. En enero, la BC presentó todas las categorías excepto **Nem** y **Pol**, y Atasta todas excepto **Pol** y **Per**, y en IP estuvieron ausentes las categorías **Nem**, **Per**, **Pec** y **RV** (Fig. 7).

Cuantitativamente, el número de categorías presentes en cada localidad varió. En las dos épocas, las localidades con el mayor número de CCE fueron la BC, Atasta y ZIL. En contraste, la localidad con el menor número de CCE en las dos épocas fue IP. Comparando las dos épocas, se registraron más CCE en junio que en enero (Tabla 4).

Localidad / época	Junio	Enero
BC	9	7
Atasta	6	7
IP	4	5
ZIL	7	

Tabla 4. Número de CCE por localidad y época de colecta.

Otro aspecto cuantitativo se refiere a la cantidad de cada categoría en las localidades y épocas. En ambas épocas, la categoría dominante fue la de los **RNI**, ya que en muchos casos no fue posible identificar el contenido estomacal debido al grado de digestión. Esta categoría fue seguida por la **Dec** que predominó en BC, Atasta y ZIL en junio, y en BC e IP en enero. La **Moll** predominó en BC en junio, y en Atasta en enero. La categoría **Pec** en ZIL en junio y en BC en enero, y la categoría **Pol** en ZIL en junio. El resto de las categorías de junio tuvieron un valor mínimo, y las de enero tuvieron igualmente un valor mínimo o estuvieron ausentes (Fig. 7).

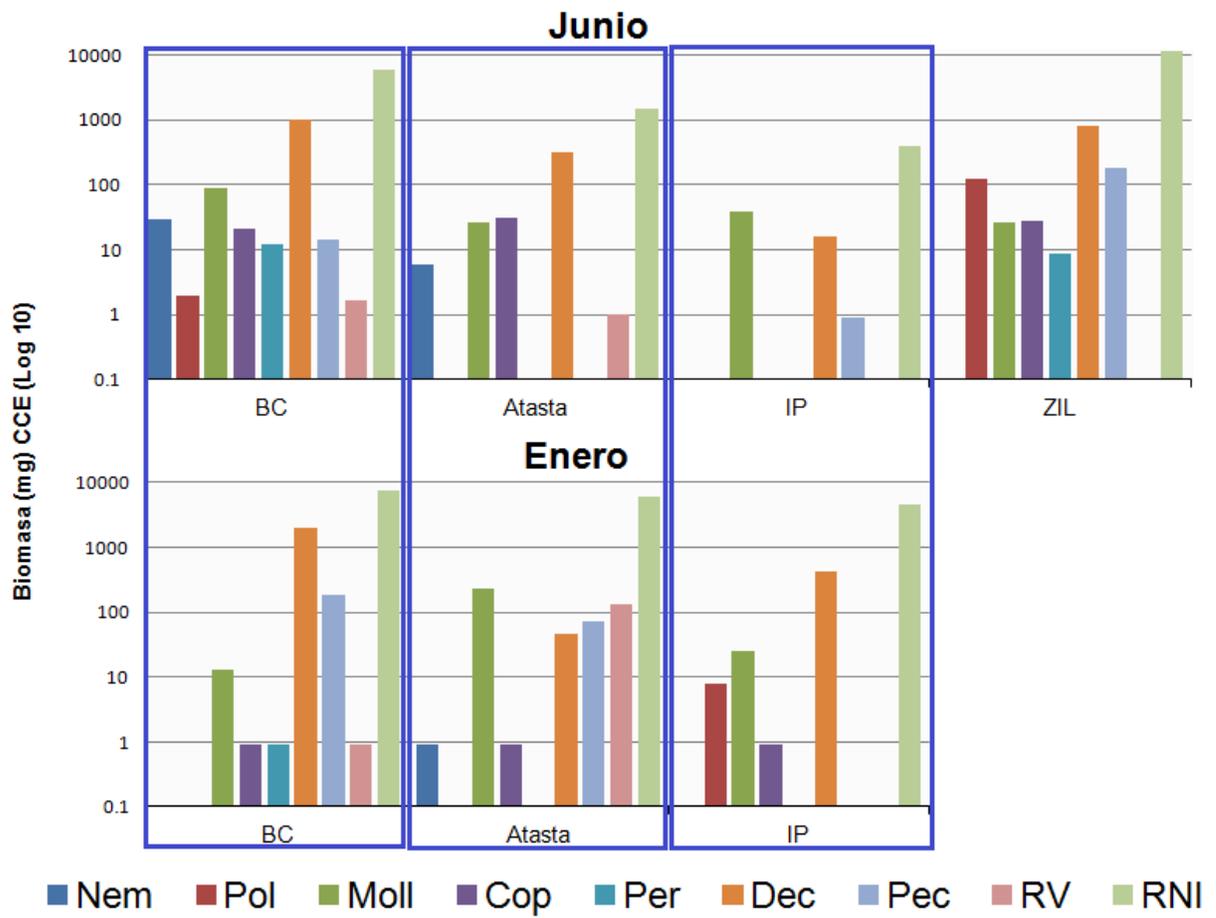


Figura 7. Biomasa (mg) de las CCE (Eje de la Y. Log 10) de las localidades (Eje de la X) en las dos épocas.

Dominancia de las CCE en las especies en las dos épocas

El análisis de Olmstead-Tükey que se aplicó a las nueve categorías de contenido estomacal (**Nem, Pol, Moll, Cop, Per, Dec, Pec, RV y RNI**) presentó a la categoría **RNI** como dominante (****) en todas las especies, como resultado de su alta frecuencia y biomasa, al igual que la categoría **Dec** para las especies *S. dorsalis*, *E. oplophoroides*, *A. felis*, *P. carolinus*, *P. octonemus*, *C. nothus*, *C. spilopterus* y *S. testudineus*, la categoría **Moll** para *D. rhombeus*, la categoría **Pec** para *F. duorarum* y la categoría **RV** para *S. empusa* y *C. faber*.

Entre las categorías que resultaron constantes (***) están la categoría **Nem** para *A. lineatus*, *T. maculatus* y *S. testudineus*, la categoría **Moll** para *E. gula*, *E. plumieri*, *C. nebulosus*, *C. nobilis*, *C. chrysurus*, *S. civitatum*, *S. nephelus* y *S. testudineus*, la categoría **Cop** para *A. felis*, *T. lepturus*, *E. gula*, *C. nobilis* y *C. spilopterus*, la categoría **Per** para *C. nobilis*, la categoría **Dec** para *X. kroyeri*, *T. lepturus*, *E. gula*, *C. spilopterus* y *S. nephelus*, la categoría **Pec** para *C. sapidus*, *A. felis*, *T. lepturus*, *E. melanopterus* y *C. nobilis*.

Las categorías que resultaron raras (*) fueron la de **Pol** para *L. setiferus*, *X. kroyeri*, *E. oplophoroides*, *A. felis*, *E. gula* y *A. lineatus*, la de **Moll** para *S. empusa*, *F. aztecus*, *C. similis*, *A. felis*, *E. melanopterus* y *A. lineatus*, la de **Cop** para *X. kroyeri*, *C. similis* y *A. lineatus*, la de **Per** para *E. oplophoroides*, *C. similis* y *C. spilopterus*, la de **Dec** para *S. empusa*, *L. setiferus*, *F. aztecus* y *A. lineatus*, la de **Pec** para *X. kroyeri*, *C. similis* y *C. nothus* y la de **RV** para *E. oplophoroides*, *C. similis*, *E. melanopterus* y *C. spilopterus*. No se registró alguna categoría como ocasional (**) (Tabla 5).

Tabla 5. Categorías de dominancia del análisis de Olmstead-Tükey de las CCE de las especies de las dos épocas del año (* raras, *** constantes, **** dominantes).

Especies/CCE-época	Nem		Pol		Moll		Cop		Per		Dec		Pec		RV		RNI	
	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene
<i>Lolliguncula brevis</i>																		****
<i>Squilla empusa</i>					*						*						****	****
<i>Litopenaeus setiferus</i>			*									*						**** ****
<i>Farfantepenaeus aztecus</i>					*						*	*						**** ****
<i>Farfantepenaeus duorarum</i>														****				****
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>			*					*			***		*					**** ****
<i>Sicyonia dorsalis</i>												****						****
<i>Exhippolysmata oplophoroides</i>			*						*			****			*			**** ****
<i>Callinectes rathbunae</i>																		**** ****
<i>Callinectes similis</i>					*			*	*				*	*		*		**** ****
<i>Callinectes sapidus</i>													***					****
<i>Dyspanopeus texanus</i>																		****
<i>Menippe mercenaria</i>																		****
<i>Cetengraulis edentulus</i>																		****
<i>Harengula jaguana</i>																		****
<i>Ariopsis felis</i>			*		*	*	***	*				****		***				**** ****
<i>Synodus foetens</i>																		****
<i>Prionotus carolinus</i>												****	****					**** ****
<i>Prionotus scitulus</i>																		****
<i>Trichiurus lepturus</i>									***			***		***				**** ****
<i>Diapterus rhombus</i>																		****
<i>Eucinostomus gula</i>			*		***			***				***						**** ****
<i>Eucinostomus melanopterus</i>						*							***		*			****
<i>Euguerres plumieri</i>						***												****
<i>Polydactylus octonemus</i>												****						****
<i>Cynoscion nothus</i>												****		*				****
<i>Cynoscion nebulosus</i>						***												****
<i>Bairdiella ronchus</i>																		****
<i>Conodon nobilis</i>					***		***		***				***					****
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>						***												****
<i>Selene setapinnis</i>																		****
<i>Chaetodipterus faber</i>																		****
<i>Centropomus undecimalis</i>																		****
<i>Archosargus rhomboidalis</i>																		****
<i>Achirus lineatus</i>	***		*		*		*				*							**** ****
<i>Trinectes maculatus</i>		***																****
<i>Citharichthys spilopterus</i>							***		*		****	***			*			**** ****
<i>Symphurus civitatum</i>						***												****
<i>Sphoeroides nephelus</i>					***							***						**** ****
<i>Sphoeroides testudineus</i>	***				***							****						****

Biomasa de las CCE en las especies en las dos épocas

Desde el punto de vista de las CCE, en junio la categoría que predominó después de los **RNI** fue la **Dec** en *X. kroyeri*, *E. oplophoroides*, *C. spiloferus*, *P. octonemus*, *C. nothus*, *S. testudineus*, *P. carolinus* y *A. lineatus*, seguida por la categoría **Moll** en *C. similis*, *E. gula* y *A. felis*, la categoría **Pec** en *F. duorarum*, *C. nothus* y *C. nobilis*, la categoría **Pol** en *L. setiferus*, *E. gula* y los lenguados, y la categoría **Cop** en *X. kroyeri*, *A. felis*, *C. spiloferus* y *A. lineatus* (Figs. 8 y 9, Tabla 5, Anexo2).

En enero, la categoría que predominó después de los **RNI** fue la **Dec** en *S. dorsalis*, *C. spiloferus*, *T. lepturus*, *A. felis*, *S. nephelus* y *P. carolinus*, seguida por la categoría **Moll** en *S. civitatum*, *D. rhombeus*, *E. plumieri*, *C. chrysurus* y *A. felis*, la categoría **Pec** en *C. sapidus* y *E. melanopterus*, y la categoría de **RV** en *S. empusa* y *C. faber* (Fig. 8, Tabla 5, Anexo 3).

Con respecto a las especies, y con el objeto de determinar si éstas seleccionan sus presas en las diferentes localidades que ocupan, se observó que en junio las que presentaron similitud de CCE en más de una localidad fueron *X. kroyeri* con la categoría **Dec** en BC y la ZIL, *A. lineatus* con la categoría **Dec** en IP y ZIL, *C. nothus* con las categorías **Dec** y **Pec** en BC y la ZIL, y *A. felis* con la categoría **Cop** en Atasta y la ZIL (Figs. 8 y 9). En enero, las especies con esta característica fueron *S. civitatum* con la categoría **Moll** en BC y Atasta, y *A. felis* con la categoría **Dec** en BC, Atasta e IP y la categoría **Pec** en BC y Atasta (Fig. 8).

Las especies que presentaron similitud de CCE en las dos épocas fueron el camarón café *F. aztecus* en ZIL (junio) y BC (enero) con la categoría **Dec**, el braquiuro *C. similis* en ZIL (junio) y BC (enero) con la categoría **Pec**, el pez *C. spiloferus* en Atasta en ambas épocas con la categoría **Dec**, y el bagre *A. felis* en ZIL (junio) y Atasta (enero) con la categoría **Moll** (Figs. 8 y 9).

Los contenidos estomacales de los peneidos, braquiuros y peces en las dos épocas presentaron en mayor porcentaje las categorías **Dec**, **Moll** y **Pec**, mientras que los estomatópodos aunque se colectaron en las dos épocas, en enero presentaron mayor porcentaje de la categoría de **RV** en Atasta, y los calamares que se colectaron únicamente en BC en junio presentaron solamente **RNI** (Figs. 8 y 9, Tabla 5, Anexos 2 y 3).

Como referencia, en el Anexo 4 se presenta una lista de los hábitos alimenticios y nivel trófico de especies macroepibénticas colectadas en la Laguna de Términos, la Sonda de Campeche y el Golfo de México.

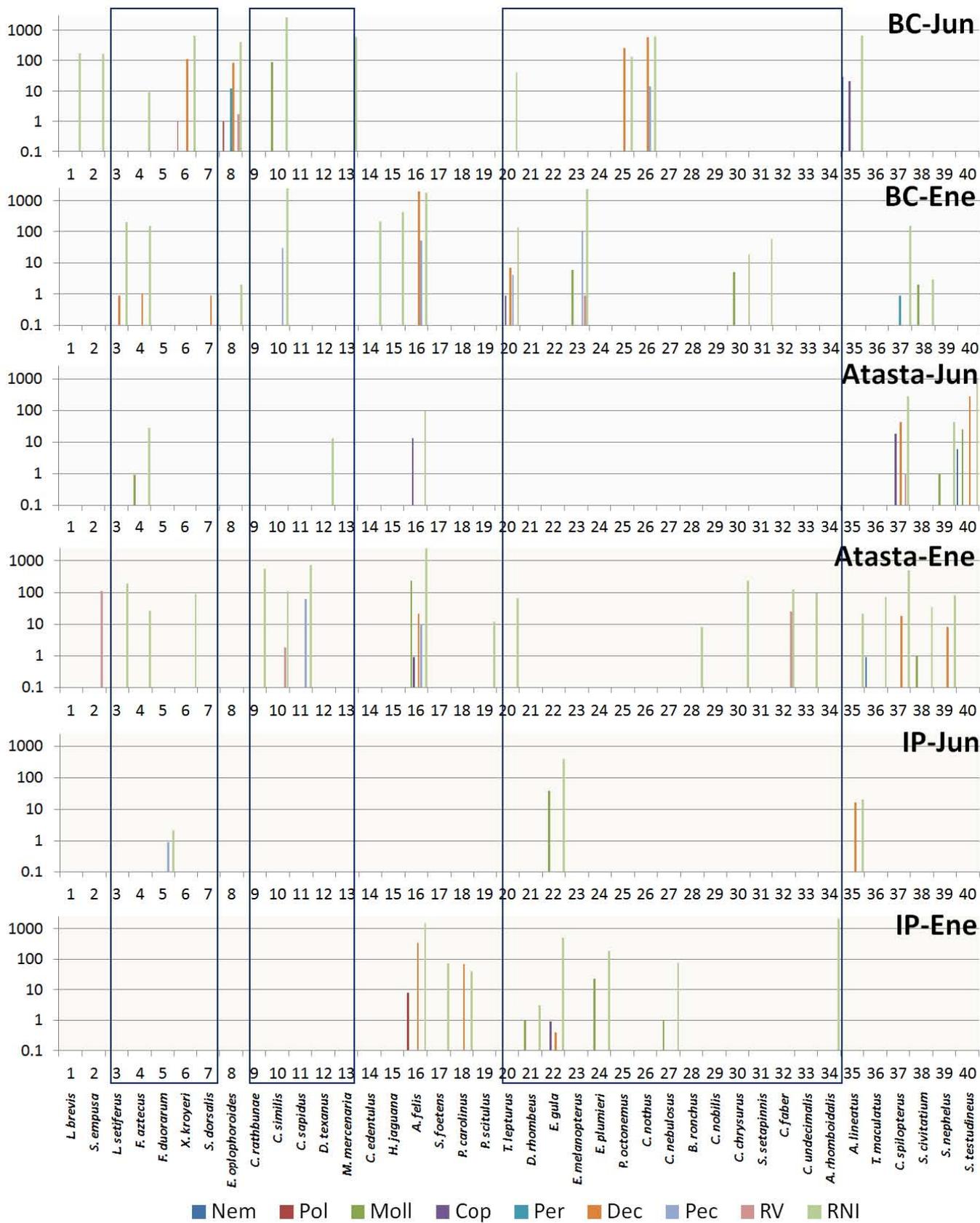


Figura 8. Biomasa (mg) de las CCE (Eje de la Y. Log 10) de las especies (Eje de la X) registrada en las tres localidades estuarinas (BC, Atasta e IP) en las dos épocas.

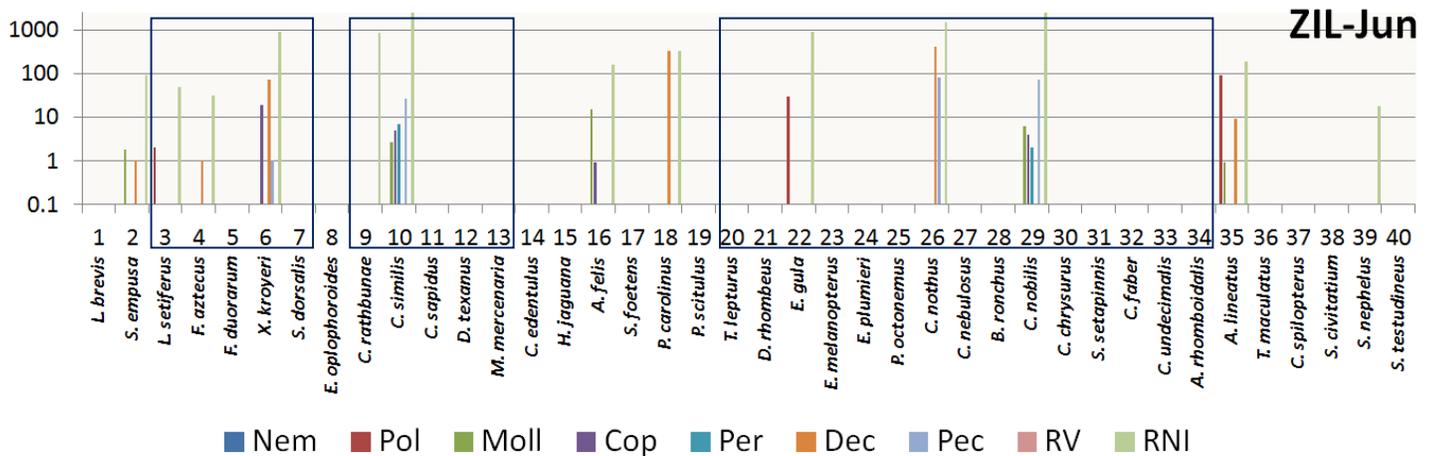


Figura 9. Biomasa (mg) de las CCE (Eje de la Y. Log 10) de las especies (Eje de la X) registrada en la ZIL en junio.

Lista de especies correspondientes a las figuras 8 y 9.

- | | |
|---------------------------------------|-------------------------------------|
| 1 <i>Lolliguncula brevis</i> | 37 <i>Citharichthys spilopterus</i> |
| 2 <i>Squilla empusa</i> | 38 <i>Symphurus civitatum</i> |
| 3 <i>Litopenaeus setiferus</i> | 39 <i>Sphoeroides nephelus</i> |
| 4 <i>Farfantepenaeus aztecus</i> | 40 <i>Sphoeroides testudineus</i> |
| 5 <i>Farfantepenaeus duorarum</i> | |
| 6 <i>Xiphopenaeus kroyeri</i> | |
| 7 <i>Sicyonia dorsalis</i> | |
| 8 <i>Exhippolysmata oplophoroides</i> | |
| 9 <i>Callinectes rathbunae</i> | |
| 10 <i>Callinectes similis</i> | |
| 11 <i>Callinectes sapidus</i> | |
| 12 <i>Dyspanopeus texanus</i> | |
| 13 <i>Menippe mercenaria</i> | |
| 14 <i>Cetengraulis edentulus</i> | |
| 15 <i>Harengula jaguana</i> | |
| 16 <i>Ariopsis felis</i> | |
| 17 <i>Synodus foetens</i> | |
| 18 <i>Prionotus carolinus</i> | |
| 19 <i>Prionotus scitulus</i> | |
| 20 <i>Trichiurus lepturus</i> | |
| 21 <i>Diapterus rhombeus</i> | |
| 22 <i>Eucinostomus gula</i> | |
| 23 <i>Eucinostomus melanopterus</i> | |
| 24 <i>Egerres plumieri</i> | |
| 25 <i>Polydactylus octonemus</i> | |
| 26 <i>Cynoscion nothus</i> | |
| 27 <i>Cynoscion nebulosus</i> | |
| 28 <i>Bairdiella ronchus</i> | |
| 29 <i>Conodon nobilis</i> | |
| 30 <i>Chloroscombrus chrysurus</i> | |
| 31 <i>Selene setapinnis</i> | |
| 32 <i>Chaetodipterus faber</i> | |
| 33 <i>Centropomus undecimalis</i> | |
| 34 <i>Archosargus rhomboidalis</i> | |
| 35 <i>Achirus lineatus</i> | |
| 36 <i>Trinectes maculatus</i> | |

Agrupación de especies en función de la dieta

Los análisis de conglomerados efectuados con los datos de presencia-ausencia de las categorías de contenido estomacal (CCE) de cada especie proporcionaron tres dendrogramas: uno que agrupa a las especies de junio con las cuatro localidades (BC, Atasta, IP y ZIL), otro que agrupa a las especies de junio con tres localidades (BC, Atasta e IP), y un tercero que incluye las especies de enero con las tres localidades (BC, Atasta e IP). También se obtuvo un dendrograma que agrupa las localidades con los datos de presencia-ausencia de las CCE registradas para cada localidad.

El análisis de conglomerados de las especies de junio con cuatro localidades (BC, Atasta, IP y ZIL), formó cuatro grupos: el de las especies con estómagos vacíos (I), el de las especies que tuvieron en sus contenidos de cuatro a seis categorías o de dieta amplia (II), el de las especies que tuvieron de dos a cinco categorías o de dieta estrecha (III), y el de las especies que tuvieron solo **RNI** en sus estómagos (IV) (Fig. 10).

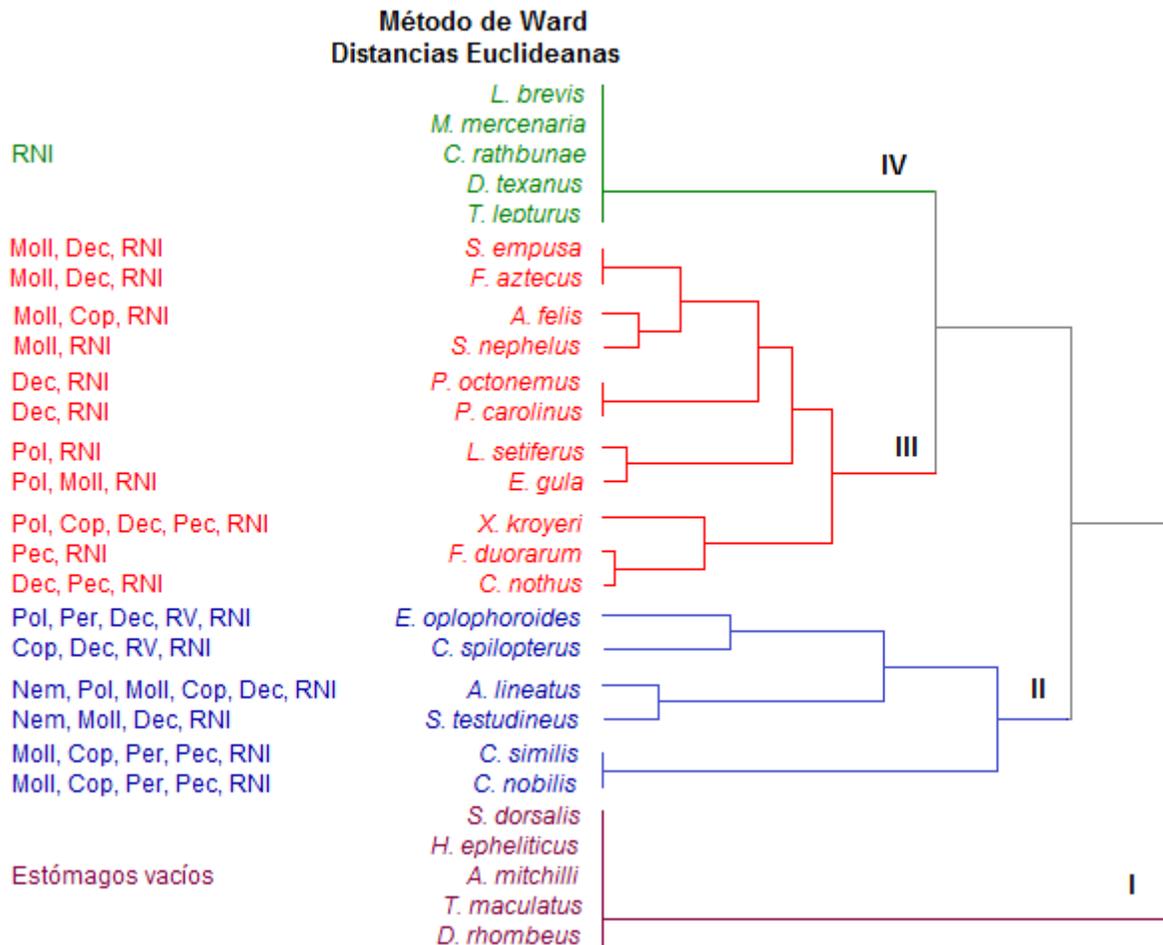


Figura 10. Dendrograma que agrupa las especies de las cuatro localidades (BC, Atasta, IP y ZIL) de junio.

El análisis de conglomerados de las especies de junio con tres localidades (BC, Atasta e IP) formó cuatro grupos: el de las especies con estómagos vacíos (I), el de las especies que tuvieron en sus contenidos de dos a cinco categorías o de dieta amplia (II), el de las especies que tuvieron dos categorías o de dieta estrecha (III), y el de las especies que tuvieron solo **RNI** en sus estómagos (IV) (Fig. 11).

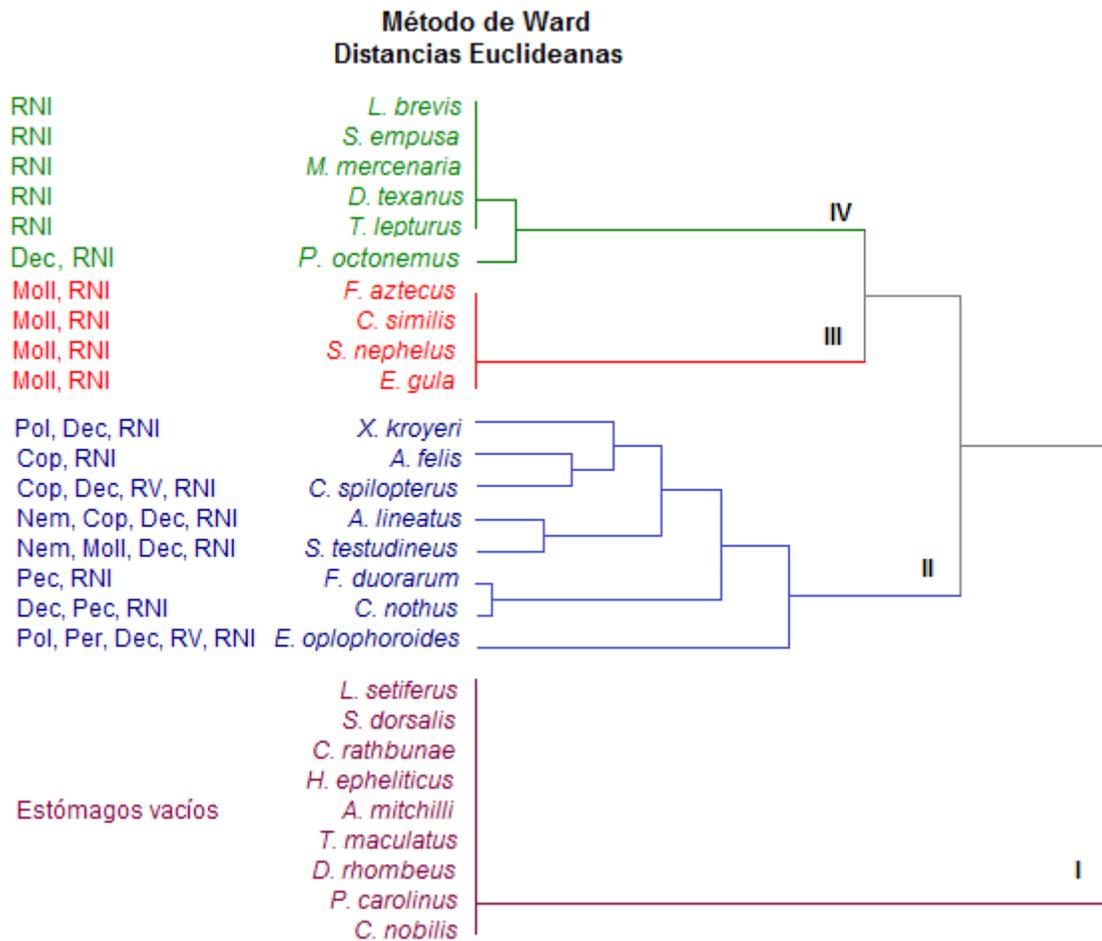


Figura 11. Dendrograma que agrupa las especies de tres localidades (BC, Atasta, IP) de junio.

El análisis de conglomerados de las especies de enero de las tres localidades, formó tres grupos: el de las especies que solo presentaron **RNI** en sus estómagos (I), dos grupos con especies que presentaron dos categorías o de dieta estrecha, uno con **RNI** y **Moll** y otro

con **RNI** y **Dec** (II), y el de las especies que tuvieron de una a seis categorías o de dieta amplia (III) (Fig. 12).

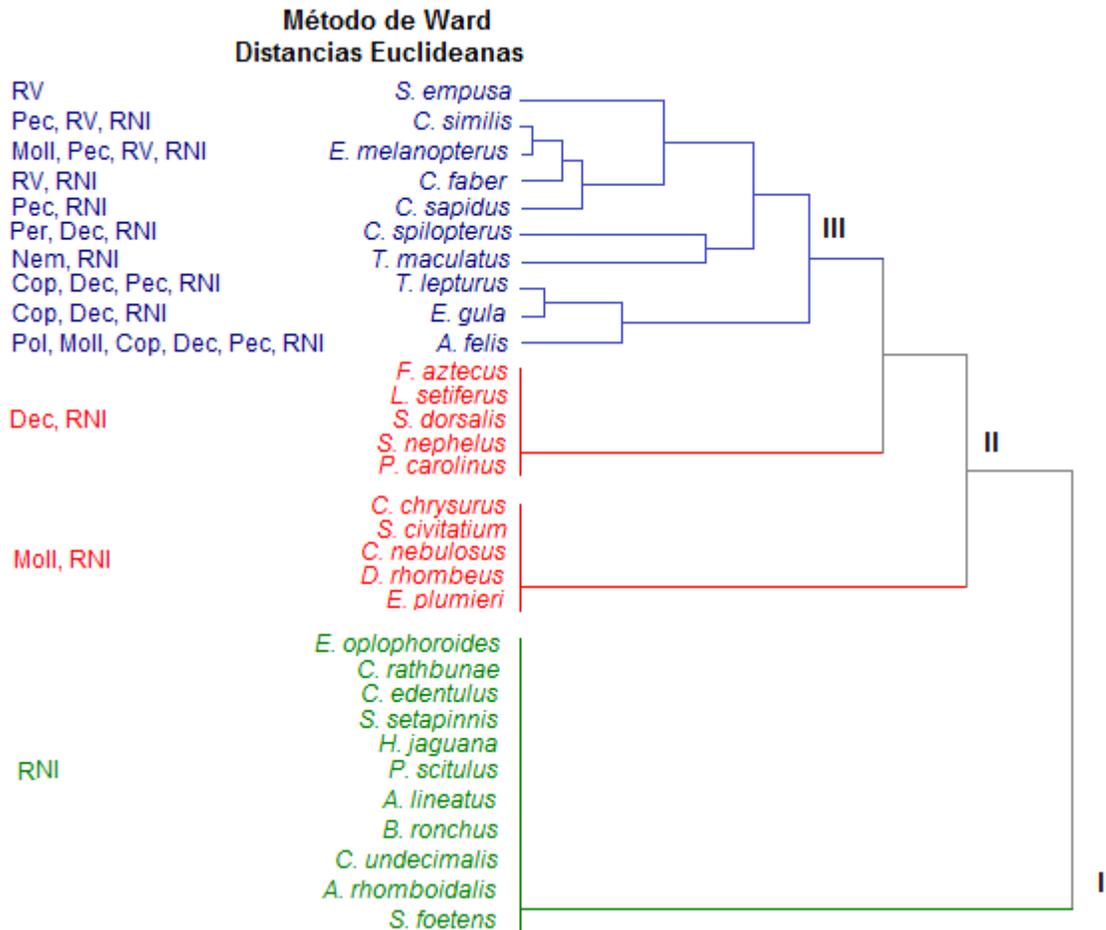


Figura 12. Dendrograma que agrupa las especies de las localidades de enero (BC, Atasta, IP).

Agrupación de localidades en función de la dieta

El análisis de conglomerados que se hizo en conjunto para las localidades de las dos épocas del año formó dos grupos: (I) uno con las localidades de IP y ZIL (con siete categorías), y (II) otro con las localidades de Atasta y BC (con nueve categorías) (Fig. 13).

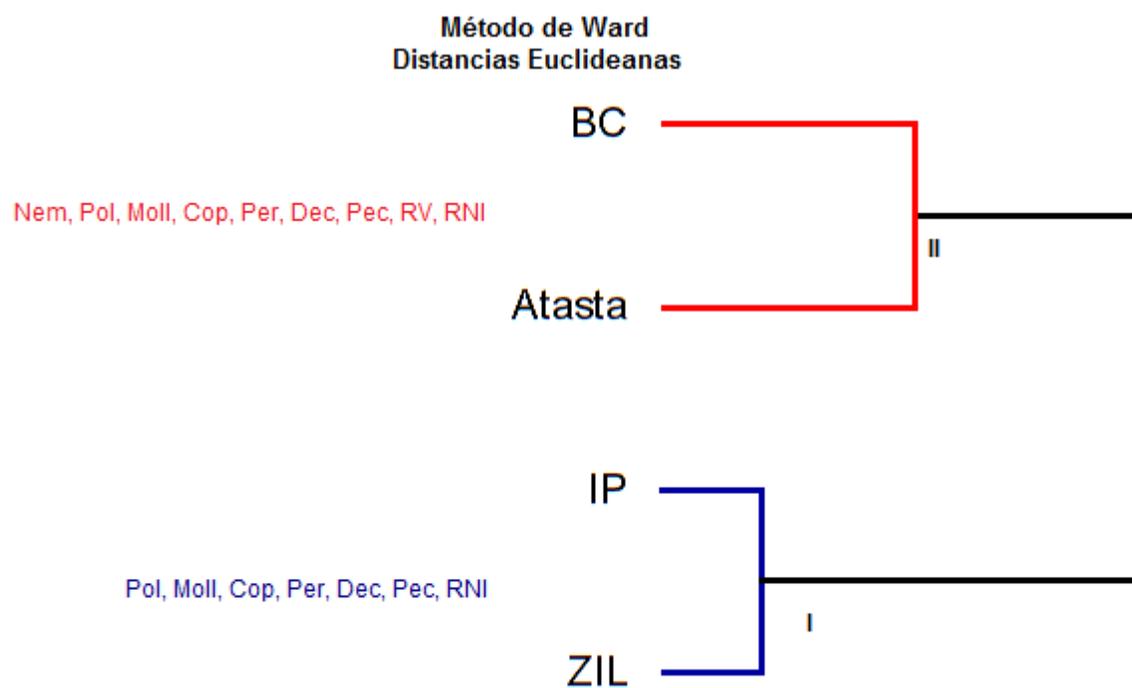


Figura 13. Dendrograma que agrupa a las localidades de las dos épocas.

DISCUSIÓN

Métodos de estudio

El análisis del contenido estomacal ha sido utilizado para determinar la composición de la dieta y asignar el nivel trófico de los organismos marinos (Hyslop 1980; Cortés 1999). El análisis cuantitativo del contenido estomacal constituye un instrumento importante para comprender las interacciones depredador-presa (Cortés 1997; Dávalos & González, 2003) y los cambios ontogenéticos en la dieta (Armstrong *et al.*, 1996). Además, el registro de la abundancia (método numérico), el volumen (método volumétrico), el peso (método gravimétrico), la frecuencia de ocurrencia (método de frecuencia de ocurrencia) y la importancia relativa (método subjetivo de Índice de Importancia Relativa) de los alimentos proporciona información ecológica importante (Joyce *et al.*, 2002; Ibáñez *et al.*, 2004). La medición de la importancia de la dieta, es decir, la importancia de las categorías de alimento en la dieta, considera tanto la cantidad como el volumen y el peso de cada categoría de alimento registrada (Hyslop, 1980).

El **método de Frecuencia de Ocurrencia (FO)** tiene la ventaja de que requiere de poco tiempo y de un mínimo de equipo. Sin embargo, proporciona poca información con respecto a la cantidad y volumen de cada categoría de alimento presente en el contenido estomacal. A pesar de esto, el método proporciona un esquema cualitativo del espectro alimenticio (Crisp, 1963; Fagade & Olaniyan, 1972; Hyslop, 1980). En este estudio fueron utilizados el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia y la biomasa (gr) de las CCE para jerarquizar la dominancia de las categorías registradas, mediante la prueba no paramétrica de Olmstead-Tükey (Sokal & Rohlf, 1981).

El **método Numérico** es rápido y fácil de aplicar una vez que se ha hecho la identificación de las presas. Este método es apropiado en los casos en que las presas son de un tamaño similar, pues de lo contrario se sobreestima la importancia de organismos pequeños en la alimentación. Sin embargo, dado que la talla del alimento no es considerada, este método no es conveniente para organismos que se alimentan de macroalgas y detrito, los cuales no constituyen unidades discretas. De igual manera, cuando el contenido estomacal se encuentra muy digerido, no es posible cuantificarlo (Hyslop, 1980).

El **método Volumétrico** da un valor representativo de la cantidad de comida que es ingerida, por lo que es aplicable a todas las categorías de alimento. Sin embargo, es impráctico cuando predominan las presas pequeñas en el contenido estomacal, puesto que no generan un desplazamiento de agua medible. Igualmente, el agua atrapada en el alimento causa un margen de error en la estimación (Hyslop, 1980).

El **método Gravimétrico** es muy parecido al anterior y determina el peso húmedo de cada categoría de alimento (después de absorber el exceso de agua con papel desechable), con la ventaja de poder determinar el peso de presas muy pequeñas como los copépodos (Hyslop, 1980).

El método más apropiado para este estudio fue el gravimétrico considerando el posible grado de digestión avanzada de los contenidos estomacales en el momento de la captura de los organismos y después de ésta, si se toma en cuenta que la técnica de colecta con red de arrastre generalmente deja pasar varias horas entre el momento de la captura y su preservación (Windell & Bowen, 1978), así como la dificultad de cuantificar unidades discretas (método numérico) y de determinar el desplazamiento de agua (método volumétrico) en el caso de organismos pequeños (Hyslop, 1980).

Composición faunística

La variedad y abundancia de especies colectadas en las dos épocas del estudio fueron altas, en particular para los peces que en junio representaron el 25% y en enero el 48% del total de la colecta, y para los carideos, peneidos y braquiuros que en junio representaron el 69% y en enero el 50% (Tabla 1, Fig. 3). Hernández-Aguilera *et al.* (2010) señalaron que los macrocrustáceos marinos de Campeche con mayor riqueza de especies son los cangrejos braquiuros con 118 especies, seguidos por los cangrejos anomuros con 38, los camarones carideos con 35 y los camarones peneidos con 23. La riqueza de especies en la Laguna de Términos se encuentra estrechamente relacionada con la heterogeneidad y complejidad ambiental generada por el marcado gradiente de salinidad y la vegetación acuática sumergida (Raz-Guzmán & de la Lanza, 1993; Raz-Guzmán & Sánchez, 1998), misma que constituye un refugio contra la depredación para numerosos organismos al formar microhábitats y estabilizar sedimentos (Thayer *et al.*, 1975; Kikuchi & Péres, 1977), y constituye áreas de crianza para los estadíos postlarvales y juveniles, y sitios de forrajeo para

adultos de invertebrados y peces residentes y visitantes (Thayer *et al.*, 1975; Young *et al.*, 1976; Kikuchi & Péres, 1977; Weinstein & Heck, 1979; Rooker, 1991). La variedad de hábitats también favorece el establecimiento de comunidades animales con estructuras tróficas de complejidad variable. (Raz-Guzmán & de la Lanza, 1993). En estos ambientes, una mayor cobertura y biomasa vegetal favorece una mayor abundancia y riqueza de especies, lo que promueve el desarrollo de tramas tróficas con estructura compleja (Blaber *et al.*, 1992).

La localidad que presentó mayor abundancia y diversidad faunística en las dos épocas del año fue la Boca del Carmen (58 y 53%) (Tabla 1, Fig. 4), con la colecta en junio de cefalópodos, estomatópodos, peneidos, carideos, braquiuros y peces, y en enero de peneidos, carideos, braquiuros y peces (Fig. 5).

Los peces, braquiuros y peneidos registraron una abundancia ligeramente mayor en las localidades de BC y Atasta en enero que en junio (Fig. 5). De igual forma Álvarez-Guillén *et al.* (1985) observaron que la Boca del Carmen es utilizada por peces que aprovechan la mayor disponibilidad de nutrientes, materia orgánica y producción primaria que se presenta en esta zona a finales de las lluvias y durante los nortes, y la definen como un subsistema que es utilizado por peces juveniles y preadultos estuarino-dependientes como área de crianza y alimentación durante los nortes, así como zona de migración tanto hacia el mar como hacia el interior de la laguna al final de los nortes y principio de la época seca. En BC se registraron temperaturas más cálidas (31°C en jun y 24°C en ene) y salinidades mas altas (32‰ en jun y 30‰ en ene) con respecto a Atasta e IP (Anexo 1).

La prueba de χ^2 comprobó la presencia de una relación entre la abundancia de los organismos, y el lugar de colecta y la época del año. Una explicación de lo anterior tiene que ver con las características hidrológicas de la laguna. El área oeste recibe los mayores aportes de agua dulce del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta. Esta área, en la cual predominan los sedimentos lodosos, presenta las salinidades mas bajas de la laguna. Las aguas turbias oligohialinas no favorecen el crecimiento de pastos marinos, a excepción de la especie pionera *H. wrightii*. Las zonas central y este presentan sedimentos calcáreos, aguas mas claras y salinidades mayores, en donde los pastos marinos forman ceibadales mas extensos y densos, particularmente a lo largo del margen interno de la Isla del Carmen. Frente a las bocas de los tres ríos (Palizada, Chumpán y Candelaria) existen arrecifes de ostras,

principalmente de la ostra europea *Crassostrea* sp, hasta una profundidad de 2 m (Lara-Domínguez *et al.*, 1981; Bach *et al.*, 2005).

La productividad del sistema estuarino depende en gran medida de la cantidad de agua dulce que ingresa y de los ciclos meteorológicos anuales. En las épocas de mayor precipitación y en las áreas de menor salinidad, la productividad está dominada por la vegetación de agua dulce. A medida que disminuye la precipitación, la productividad depende más de la vegetación acuática sumergida, es decir los pastos marinos, las macroalgas y los mangles que se encuentran en las áreas con salinidades mayores (Yáñez-Arancibia & Day, 1981; Bach *et al.*, 2005). La productividad primaria y la concentración de nutrientes se correlacionan con los gradientes ambientales en la laguna, como lo demostraron Yáñez-Arancibia y Day (1981).

La presencia y distribución de la fauna en las lagunas dependen de sus capacidades fisiológicas de respuesta, las cuales les permiten un establecimiento, permanencia y continuidad exitosos en distintos hábitats a lo largo de gradientes ambientales dinámicos, como Latournerié (2007) registró para *F. aztecus* en la Laguna de Tamiahua, Veracruz.

Análisis del contenido estomacal

La hora de captura es un factor que influye en la presencia de estómagos vacíos entre los organismos recolectados en una localidad, dado que al momento de la captura algunos no se han alimentado y en otros el alimento ya fue digerido. En junio se registraron más estómagos vacíos que en enero en las localidades de BC y ZIL (17.8% y 10.5% respectivamente), los grupos con más estómagos vacíos fueron los carideos (53%) y los braquiuros (26.5%) (Tabla 2). No se observa alguna tendencia de estómagos vacíos por localidad o por especie, excepto para *Callinectes similis* que en las dos colectas fue la especie que presentó mayor incidencia de estómagos vacíos. Estos organismos probablemente ya habían digerido y evacuado el alimento a la hora de captura (muestreo diurno), considerando que se alimentan durante periodos de baja intensidad de luz, es decir durante la tarde y noche (Diogo & Negreiros, 2001). También se ha registrado que en algunos braquiuros el proceso de digestión de estructuras blandas puede llevar hasta ocho horas (Diogo & Negreiros, 2001), en otros hasta 12 horas (Hill, 1976) y en otros de 12 a 36 horas (Abbas, 1985).

El análisis de los componentes alimenticios de las especies de las comunidades macroepibénticas de la Laguna de Términos (BC, Atasta e IP) y la zona infralitoral frente a la Isla del Carmen (ZIL) proporcionó un amplio espectro de presas que incluye a nemátodos, poliquetos, moluscos (Veneridae, Pyramidellidae, Calyptridae), copépodos (Harpacticoida, Calanoida, Cyclopoida), peracáridos (Valvífera, Amphipoda), decápodos (Caridea, Penaeidae, Brachyura), peces, restos vegetales y restos no identificados (Tabla 3). Este amplio espectro alimenticio se relaciona con la variedad de hábitats presentes en la Laguna de Términos, que van desde los limnéticos hasta los salobres y típicamente marinos.

Biomasa de las CCE en las dos épocas

La mayor parte de los contenidos estomacales correspondió a la categoría de **RNI** (restos no identificados) en ambas épocas como resultado del avanzado estado de digestión en que se encontraban los alimentos (Fig. 6). Los factores que intervienen en este alto porcentaje (87% en jun y 86% en ene) son la hora de captura y la preservación después de la captura, debido a que muchos organismos son capturados después de haberse alimentado y comenzado la digestión, y a que las presas con cuerpos blandos como los nemátodos y poliquetos son más rápidamente digeridas que las de cuerpos duros como los moluscos, sobreestimando así la importancia de éstos. Randall (1967), en un estudio sobre hábitos alimentarios de peces, analizó los artes de pesca usados, concluyó que la utilización de trampas y redes no es el método más apropiado para este tipo de trabajos, y sugirió al arpón como el método más apropiado, dado que el tiempo entre la captura y la fijación del contenido estomacal es menor, y de esta forma obtener una mejor identificación del contenido. Sin embargo, este tipo de muestreo es muy costoso en tiempo y dinero, y no sería recomendable en estudios como el presente en los que se requiere un tamaño de muestra mínimo para obtener datos representativos. Las otras opciones incluyen la conservación en hielo y la fijación con formol (10%) para evitar la digestión del contenido estomacal, principalmente en lugares tropicales, para el posterior análisis del mismo (Muñoz *et al*, 2009).

Después de los **RNI**, la categoría que predominó en las dos épocas fue la **Dec** (10% en jun y 11% en ene) (Fig. 6), lo cual puede reflejar la amplia distribución y disponibilidad de los decápodos en la laguna. El elevado número de macrocrustáceos en la laguna se ha relacionado con la variedad ambiental generada por el amplio gradiente de salinidad y por la heterogeneidad y complejidad físicas provistas por la vegetación acuática sumergida (Raz-

Guzmán & Sánchez, 1998). Los carideos son los decápodos numéricamente dominantes en los ceibadales de los sistemas estuarinos del suroccidente del Golfo de México (Barba *et al.*, 2000) y desempeñan un papel fundamental en la dieta de los peces (Barba *et al.*, 2000; Duffy *et al.*, 2003, 2005; Jorgensen *et al.*, 2007). La presencia de hábitats con estructuras físicas emergentes como son los pastos marinos incrementa la abundancia y diversidad de los invertebrados que constituyen el alimento de peces juveniles y adultos (Rosales-Casián, 2004; Johnson & Heck, 2006), por lo que éstos utilizan la vegetación acuática sumergida como sitios de alimentación (Allen *et al.*, 2006).

Las demás categorías (**Pol**, **Nem**, **Moll**, **Cop**, **Per**, **Pec** y **RV**) se encontraron en menor proporción, algunas probablemente debido a su fácil digestión, una disponibilidad reducida o un tamaño pequeño.

Biomasa de las CCE en las localidades en las dos épocas

Los porcentajes de las biomásas de las CCE registradas en las cuatro y tres localidades de las dos épocas no muestran una tendencia específica, sin embargo se observan diferencias cualitativas y cuantitativas. En la escala espacial, en BC se presentó el mayor número de categorías en las dos épocas, en junio se observaron todas las categorías y en enero todas excepto **Nem** y **Pol**. En contraste, en IP se observó la menor variedad de categorías en las dos épocas, con las CCE de **Nem**, **Per** y **RV** ausentes en las dos colectas (Tabla 4). En la escala temporal, en general se observa un mayor porcentaje de biomasa de las CCE en junio que en enero (Fig. 7).

Estos resultados coinciden con los antes registrados para la abundancia faunística, donde existe una relación estadísticamente significativa entre los parámetros ambientales dados por las localidades y épocas de colecta, y la presencia de especies recolectadas (depredadores), por lo que asimismo se puede inferir que existe una relación entre los parámetros ambientales y la presencia de presas disponibles (ítems alimenticios).

El hecho de que haya sobresalido la localidad de BC con respecto al número y la biomasa de las CCE se puede relacionar con el incremento estacional de las descargas de los ríos que se presenta durante la época de lluvias, el consiguiente aumento en los aportes de nutrientes a la zona oeste de la laguna y la resultante variedad de ítems alimenticios

disponibles para los consumidores, como Gracia (1991) y Barreiro-Guemes Y Aguirre-León (1999) observaron para el sistema lagunar Pom-Atasta, los cuales a su vez favorecen un incremento en la abundancia de organismos que pueden aprovechar los alimentos disponibles.

Dominancia de las CCE en las especies en las dos épocas

En este estudio el análisis de Olmstead-Tükey, se basó en la biomasa y el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia de las categorías de contenido estomacal, indicó una vez más que la categoría **RNI** fue la que dominó en la mayoría de las especies, como resultado del avanzado estado de digestión en que se encontró la mayor parte de los contenidos estomacales (Tabla 5).

Algunas especies presentaron también otras categorías como dominantes. Como era de esperarse, la categoría **Dec**, debido a la amplia distribución y abundancia de los decápodos en la laguna, se presentó como dominante en las especies *Exhippolysmata oplophoroides* (jun), *Ariopsis felis* (ene), *Prionotus carolinus* (jun y ene), *Cynoscion nothus* (jun) y *Citharichthys spilopterus* (jun). Aunque la categoría **Dec** también resultó dominante para *Sicyonia dorsalis* (ene), *Polydactylus octonemus* (jun) y *Sphoeroides testudineus* (jun), la categoría **RV** para *Squilla empusa* y *Chaetodipterus faber* (ene), la categoría **Pec** para *Farfantepenaeus duorarum* (jun) y la categoría **Moll** para *Diapterus rhombeus* (ene), no fueron consideradas en este análisis porque estuvieron representadas por uno o dos organismos.

Se confirman los hábitos alimenticios de *C. nothus* como depredador carnívoro de peces y crustáceos (Raz-Guzmán, com. pers.; Tapia *et al.*, 1988), de *A. felis* como omnívoro bentófago de crustáceos (Kobelkowsky *et al.*, 1995), de *C. spilopterus* como depredador carnívoro (Raz-Guzmán, com. pers.; Castillo-Rivera *et al.*, 2000; Licona & Moreno, 1996) y de *P. carolinus*, al igual que otras especies de la familia Triglidae, como consumidor de tercer nivel, carnívoro de crustáceos decápodos, isópodos, cumáceos, anfípodos y ocasionalmente algunos peces como lo registraron Yáñez-Arancibia (1978) y Braga & Braga (1987).

Biomasa de las CCE en las especies en las dos épocas

Los valores de biomasa de las CCE de cada especie/localidad, junto con la clasificación de las CCE como dominantes, constantes o raras mediante la prueba de Olmstead-Tükey, proporcionan un esquema de los hábitos alimenticios de las especies analizadas, los cuales se relacionan cercanamente con la disponibilidad del alimento en espacio y tiempo, que a su vez dependen de la dinámica ambiental de sistema.

Comparación Vertical.

Los contenidos estomacales de cada especie registrados en las diferentes localidades fueron comparados con el objeto de determinar si dependen de un proceso de selección por parte de la especie (dietas similares-control de dieta por genética) o de la disponibilidad de los ítems alimenticios (dietas diferentes) (Figs 8 y 9).

En general, las CCE que presentaron las especies difieren de una localidad a otra, por lo que se puede decir que no se presentó una especificidad en el consumo de algún tipo de presa en particular por parte de las especies, y que consumen los ítems alimenticios que encuentran disponibles en cada localidad (Figs 8 y 9). Esto coincide con Pereira *et al.* (2004) quienes encontraron que la dieta de nueve especies de peces era determinada por los recursos que se encontraban disponibles. En relación con estas diferencias locales, Randall (1967) planteó la posibilidad de que se presentaran variaciones en la composición del espectro alimenticio de los peces tropicales, en relación con diferencias locales en la abundancia y disponibilidad de los ítems alimenticios. A su vez, Chao y Musick (1977) registraron variaciones geográficas en los hábitos alimenticios de una especie de pez como respuesta a la disponibilidad de presas en el área.

Sin embargo, se presentaron algunas excepciones, particularmente con respecto a las categorías **Dec** y **RNI** puesto que fueron las más frecuentes y abundantes en todas las localidades y épocas de muestreo.

Entre las especies que presentaron similitud de CCE en más de una localidad, aparte de los **RNI**, se encuentra el camarón siete barbas *Xiphopenaeus kroyeri* que presentó la categoría **Dec** en BC y ZIL en junio (Figs 8 y 9). Cortés *et al.* (1990), en un estudio realizado con esta especie en Costa Verde (Ciénega), Colombia, observaron que este peneido basa su

alimentación en detrito, flora y fauna bentónica de tamaño pequeño y que el alimento consumido se relaciona con su disponibilidad. Asimismo, varios autores han registrado un porcentaje alto de detrito en la dieta de camarones peneidos (Thomas, 1980; Chong & Sasekumar, 1981; Anderes, 1983). Sin embargo, se ha cuestionado su importancia en la nutrición de estos crustáceos, dado que su alto porcentaje se debe a que los camarones capturan organismos que se encuentran entre el detrito (Anderes, 1983; Stoner & Zimmerman, 1988). No obstante, se considera al detrito orgánico como un complemento de la dieta cuando los otros ítems alimentarios escasean (Chong & Sasekumar, 1981). Por otro lado, el detrito sirve como sustrato para microorganismos como bacterias, hongos y protozoarios que constituyen ítems alimentarios importantes (Anderes, 1983; Stoner & Zimmerman, 1988).

Cynoscion nothus presentó las categorías **Dec** y **Pec** en BC y ZIL en junio (Figs 8 y 9). Estos resultados coinciden con los registrados por Yáñez-Arancibia *et al.* (1988a), quienes en un estudio sobre las comunidades demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México, clasificaron a esta especie como un consumidor de tercer orden que se alimenta principalmente de crustáceos y peces, con cambios alimentarios en relación con la talla y época climática, y con una estrategia alimentaria, tanto en juveniles como en adultos, dependiente de la disponibilidad del alimento y la época del año.

Ariopsis felis presentó la categoría **Cop** en Atasta en junio y enero y ZIL en junio (Figs 8 y 9) y las categorías **Dec** y **Pec** en BC y Atasta en enero (Fig. 8). En otros estudios de hábitos alimenticios de bagres, se ha registrado una preferencia por copépodos y ostrácodos, y con el aumento de talla también por otros micro y macroinvertebrados y peces pequeños (González, 1972). Darnell (1958) encontró que *A. felis* pasa por tres etapas alimenticias durante su vida. Los ejemplares menores de 10 mm se alimentan de copépodos, al aumentar de tamaño son importantes en su dieta los pequeños invertebrados bentónicos, y después de los 200 mm los cangrejos y peces predominan en su régimen alimenticio. Lara-Domínguez *et al.* (1981) encontraron que los juveniles de *Cathorops melanopus* Günther, 1864 presentan como alimento principal la materia orgánica y los copépodos, y como alimento secundario ostrácodos, nemátodos y restos vegetales. La población adulta incluye como principal alimento materia orgánica, tanaidaceos y copépodos, y el alimento secundario lo constituyen restos de crustáceos y pelecípodos. Dichos estudios enfatizan la importancia de considerar la talla del consumidor, así como un mayor número de ejemplares en los estudios.

La especie *Symphurus civitatum* presentó la categoría **Moll** en BC y Atasta en enero (Fig. 8). Dado que no tiene mucha importancia comercial, posiblemente por su talla reducida y su baja abundancia (Díaz de Astarloa, 2002), existe poca información sobre su ecología y biología (Fabrè & Díaz de Astarloa, 1996).

Lo anterior permite aceptar la hipótesis que establece que la dieta de las especies macroepibénticas de las comunidades establecidas frente a la Isla del Carmen y en las zonas de Atasta-Boca del Carmen e Isla Pájaros-Boca de Puerto Real se define por la disponibilidad de alimento, más que por preferencias determinadas por cada especie. Esto se respalda en el hecho de que no se observó una preferencia marcada de las especies por consumir alguna categoría de alimento en particular en las diferentes localidades, y de que los contenidos estomacales estuvieron dominados por la categoría **Dec** que incluye organismos con una alta disponibilidad en el área de estudio (Sánchez & Raz-Guzmán, 1997).

Un estudio más detallado que incluyera un análisis de un mayor número de organismos de cada especie consumidora, varios estadios ontogenéticos y la disponibilidad cualitativa y cuantitativa del alimento podría proporcionar resultados más precisos con respecto a las preferencias de dieta de cada especie, y determinar si alguna especie presenta hábitos alimenticios selectivos.

Comparación Horizontal

Por otro lado se compararon los contenidos estomacales de las especies colectadas en una localidad para ver si todas consumieron los mismos ítems alimenticios (control de la dieta por disponibilidad en el hábitat) (Figs 8 y 9). En general no se observó la presencia constante de alguna CCE en particular en todas las especies de una localidad. Sin embargo, en Atasta en enero se observaron más contenidos con **RV** en *S. empusa*, *C. similis* y *C. faber*, lo cual puede reflejar los aportes de materia orgánica que recibe esta localidad del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta, y en la ZIL en junio se observaron más contenidos con la categoría **Pol** en *L. setiferus*, *Eucinostomus gula* y *A. lineatus*.

Los camarones peneidos como *L. setiferus* son depredadores de fauna pequeña epibéntica entre la que destacan los poliquetos (Sevilla, 1983). En Campeche, los poliquetos han sido ampliamente estudiados (Granados-Barba & Solís Weiss, 1994, 1997; Solís-Weiss *et al.*, 1994, 1995). Su distribución abarca desde los ambientes estuarino-lagunares e

intermareales hasta el borde de la plataforma continental, incluyendo zonas arrecifales, pastos marinos, manglares y sustratos sin vegetación en las inmediaciones de la Laguna de Términos (Granados-Barba *et al.*, 2010), así como una variedad de sustratos arenosos y limosos (Delgado-Blas, 2001).

En el caso de *E. gula*, Yáñez-Arancibia (1984), en un estudio realizado en la Laguna de Términos sobre la familia Gerreidae, encontraron a los poliquetos como el grupo predominante en su dieta a lo largo del año.

La presencia de la categoría **Pol** en los ejemplares de *A. lineatus* coincide con estudios realizados por Sá *et al.* (2003) para otras especies de pleuronectiformes de la familia Soleidae como *Solea vulgaris* Quensel, 1806 y *Solea senegalensis* Kaup, 1858 en el bajo estuario de Río Guadiana, Portugal, quienes registraron para *S. vulgaris* una actividad depredadora baja y una variedad de presas limitada, con únicamente poliquetos y tanaidaceos, y para *S. senegalensis* también una variedad baja de presas que incluye a los anfípodos. La composición de la dieta de estas dos especies sugiere una especialización en su alimentación. Cabral (2000) registró que en estudios previos, otros autores habían observado que las presas más importantes en la dieta de *S. vulgaris* eran los poliquetos, crustáceos y moluscos con diferencias regionales en el Canal de la Mancha, el norte de Francia y el Mediterráneo occidental.

La flexibilidad de los hábitos alimenticios es una característica adaptativa del comportamiento animal, debido a que los ambientes naturales varían espacial y temporalmente, y la fauna responde ante la baja disponibilidad de alimento alterando su comportamiento (Balassa *et al.*, 2004). Cuando hay cierto dominio de algún ítem alimenticio, se clasifican a las especies como omnívoras con tendencia a herbivoría o con tendencia a carnivoría (Andrian *et al.*, 1994). La omnivoría se ha considerado como el consumo de alimentos animales y vegetales en partes equilibradas (Zavala-Camin, 1996), o la alimentación de un organismo en varios niveles tróficos (Pimm, 1980; Yodzis, 1984; Vadas, 1990). Las especies también pueden presentar una dieta variada dependiendo de la región o la época del año (Hahn *et al.*, 1992; Soares-Porto, 1994).

Es interesante mencionar que, junto con el aspecto de la disponibilidad del alimento en la definición de la dieta de las especies, se presenta una variedad de estrategias que utilizan

las especies para evitar o minimizar la competencia interespecífica y favorecer la coexistencia, como fue observado por Schoener (1982).

El análisis de las CCE que se efectuó para las localidades de una especie (comparación vertical) y para las especies de una localidad (comparación horizontal) en general mostró que no existe preferencia de alimento por parte de las especies (o grupo taxonómico) ni una predominancia de algún alimento en particular por localidad, lo cual indica que los contenidos estomacales reflejan los ítems alimenticios que se encuentran disponibles en cada sitio, como registraron Pereira *et al.* (2004).

Agrupación de especies en función de la dieta

El análisis de conglomerados entre dietas de las especies estudiadas en cada época, dio como resultado la formación de cuatro grupos: 1) el de las especies que presentaron estómagos vacíos, 2) el de las especies que presentaron únicamente **RNI** en sus estómagos, 3) el de las especies que presentaron dieta estrecha y 4) el de las especies que presentaron dieta amplia (Figs. 10, 11 y 12). La evaluación de la amplitud del espectro trófico permite determinar el nivel de especialización de los organismos, dado que los organismos especialistas presentan dieta estrecha y los generalistas presentan dieta amplia. Las estrategias de alimentación utilizadas por los especialistas y generalistas permiten evitar la competencia entre organismos y especies (Pereira *et al.*, 2004).

En general se presentaron más organismos especialistas que generalistas. En la agrupación de especies de junio con cuatro localidades se registraron como especialistas a los estomatópodos (*S. empusa* con tres categorías), los peneidos (*F. duorarum*, *F. aztecus* y *L. setiferus*) y los peces (*A. felis*, *S. nephelus*, *P. octonemus*, *P. carolinus*, *E. gula* y *C. nothus*). Las categorías más frecuentes fueron **Pol**, **Moll**, **Cop**, **Dec**, **Pec** y **RNI** (Fig. 10). En la agrupación de especies de junio con tres localidades se registraron como especialistas a un peneido (*F. aztecus*), un braquiuros (*C. similis*) y a los peces (*S. nephelus* y *E. gula*). Las categorías más frecuentes fueron **Moll** y **RNI** (Fig. 11). Para enero se registraron como especialistas a los decápodos (*F. aztecus* y *L. setiferus*) y a los peces (*S. nephelus*, *P. carolinus*, *C. chrysurus*, *S. civitatum*, *C. nebulosus*, *D. rhombeus* y *E. plumieri*) con las categorías **Moll**, **Dec** y **RNI** como las más frecuentes (Fig. 12).

Es importante mencionar que los dendrogramas se construyeron con base en la presencia-ausencia de las CCE en las diferentes especies y localidades de las dos épocas del año. No se emplearon datos cuantitativos que en determinado caso pudieran dar un resultado más acertado de la similitud de dieta entre especies y localidades. Sin embargo, el análisis de presencia-ausencia de los ítems alimenticios en los contenidos estomacales de las especies de las comunidades establecidas frente a la Isla del Carmen (ZIL) y en las zonas de Atasta-Boca del Carmen e Isla Pájaros-Boca de Puerto Real refleja la existencia de grupos de especies con diferente amplitud de espectro trófico, el cual a su vez se puede relacionar con la disponibilidad del alimento y con factores bióticos como el estado ontogénico, el tamaño de la boca, la movilidad de los organismos, los ciclos circadianos y por ende los hábitos alimentarios diurnos o nocturnos. Dichos hábitos alimenticios pueden cambiar aún en una misma especie de acuerdo con la localidad, la disponibilidad del alimento, y la edad y el sexo del organismo (Prejs & Colomine, 1981; Babler, 1997). Tapia *et al.* (1988) registraron una diferencia de hábitos alimenticios en juveniles y adultos de *C. nothus* relacionada con la disponibilidad de alimento y la época del año.

La composición del espectro alimenticio registrado en las dos épocas no presentó diferencias marcadas, lo que coincide con los registros de alta diversidad de presas en sistemas estuarinos que albergan gran abundancia de invertebrados y juveniles de peces durante todo el año (Vargas-Maldonado *et al.*, 1981; Reséndez & Kobelkowsky, 1991; Sánchez, 1997; Sánchez & Raz-Guzmán, 1997; Raz-Guzmán *et al.*, 2004; Barba *et al.*, 2005; Ramos-Miranda *et al.*, 2005).

Agrupación de localidades en función de la dieta

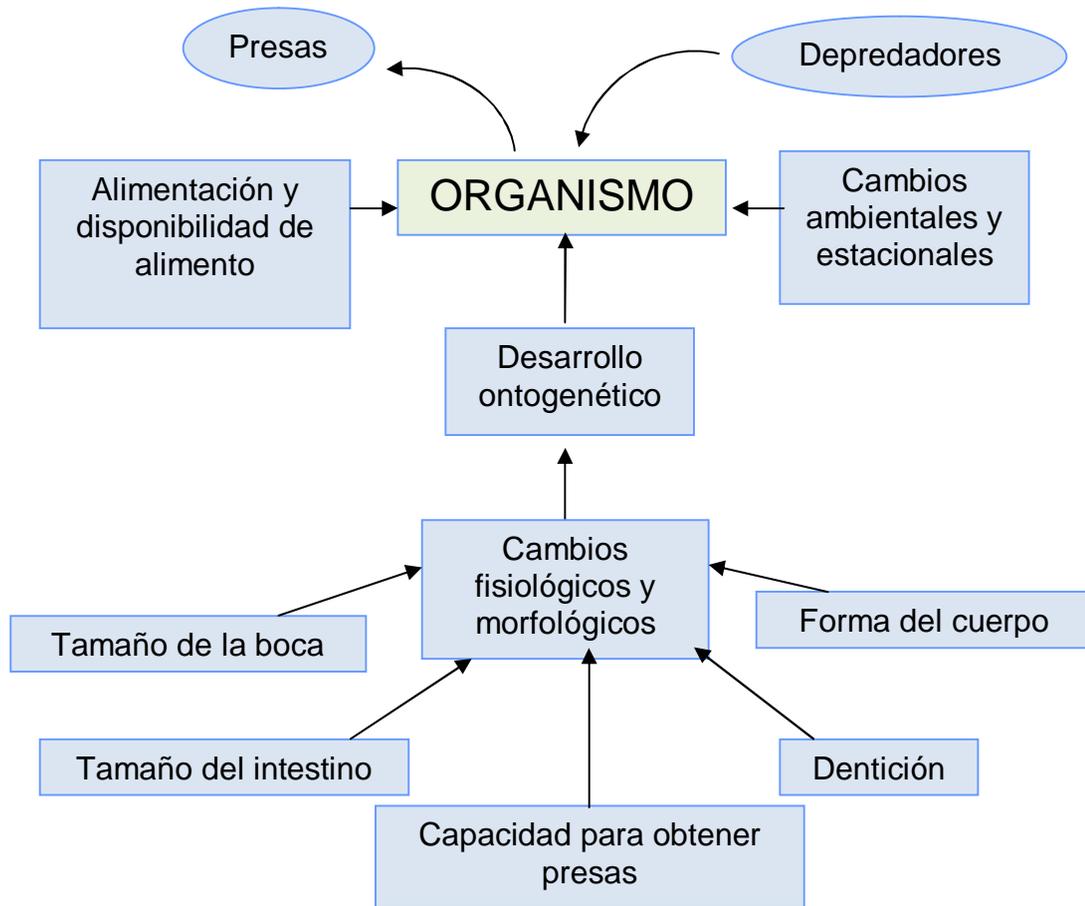
El análisis de conglomerados entre localidades definió dos grupos que se relacionan por sus características ambientales. Uno con marcada influencia marina (IP y ZIL) y otro con características estuarinas (BC y Atasta) (Fig. 11). La riqueza de presas encontradas en los estómagos de las especies estudiadas en ambos periodos fue menor en IP y ZIL (**Pol, Moll, Cop, Dec, Pec** y **RNI**) y mayor en BC y Atasta (**Nem, Pol, Moll, Cop, Per, Dec, Pec, RV** y **RNI**). Esto puede responder a que existe una mayor biomasa zooplanctónica y una mayor abundancia y riqueza de macroinvertebrados bentónicos en BC como resultado de las descargas fluviales que entran a la laguna en su región oeste aportando elevadas cantidades de nutrientes y materia orgánica de origen terrestre a la laguna (Raz-Guzmán & de la Lanza,

1991). Dichos aportes favorecen un mayor número de productores primarios en la laguna que en la zona nerítica, lo cual se refleja en intervalos de valores de composición isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) mayores en las localidades estuarinas (desde -28.8‰ para *R. mangle* a -7.9‰ para *T. testudinum*) que en las marinas (-21‰ a -19‰ para fitoplancton) (Raz-Guzmán, 1995). Asimismo, se determinó una relación directa entre los intervalos isotópicos y la complejidad de las redes tróficas, debido a que las localidades estuarinas tienen un número mayor de especies de productores primarios, intervalos isotópicos más amplios y sostienen comunidades más complejas y resilientes (Raz-Guzmán, 1995).

Las características ambientales, incluyendo la variedad de productores primarios, determinan la distribución de los organismos. Allen *et al.* (2006) destacaron que la alimentación es primordial para la selección del hábitat por parte de la fauna y constituye un aspecto importante de su actividad diaria. Paralelamente, la temperatura y la salinidad son los principales factores ecológicos que modifican la estructura, funcionamiento y distribución de los organismos marinos y estuarinos (Kinne, 1971; Raz-Guzmán, 1995). Günther (1961), Pauly (1975) y Castro-Aguirre (1982) también señalaron la influencia que tienen las variaciones ambientales en la estructura y dinámica de las comunidades estuarinas.

Factores biológicos que intervienen en los hábitos alimenticios

Se proponen varios factores biológicos para explicar los hábitos alimenticios de las especies de las comunidades bentónicas, entre los cuales se encuentran la alimentación, la variedad y disponibilidad de las presas, el horario de alimentación, el desarrollo ontogénico, el tamaño de la boca del consumidor, el tamaño de los depredadores, la vulnerabilidad de la presa, la movilidad de las presas y de los depredadores, y los cambios de hábitat.



La **alimentación** responde a un complejo sistema de adaptaciones y estructuras que facilitan la explotación de los recursos disponibles en el medio, con el objetivo de obtener el máximo de energía neta necesaria para el crecimiento y la reproducción, entre otras actividades propias de cada especie (Granado-Lorenzo, 2002). La amplitud del espectro trófico de los consumidores se relaciona con **la variedad y disponibilidad de las presas** (Pratchett *et al.*, 2004; Berumen *et al.*, 2005). Una mayor abundancia, densidad y distribución de presas minimiza la competencia interespecífica por el alimento y favorece la coexistencia de especies en una área determinada (Arenas-Granados & Acero, 1992). Los cambios en el ecosistema provocan el desarrollo de nuevas adaptaciones y estrategias en los peces para aprovechar los recursos disponibles y no limitarse a consumir sólo los preferidos (Pratchett & Berumen, 2008).

El horario de alimentación puede influir en la amplitud de la dieta que se registra para un consumidor. Los braquiuros son omnívoros, detritívoros y carroñeros con máxima

actividad alimentaria al amanecer, al atardecer y durante la noche (Williams, 1974; Paul, 1981; Wasseberg & Hill, 1987; Su Sponaule, 1990; Lee & Wickins, 1997 *vide in* Tapia *et al.* 2008; Diogo & Negreiros, 2001). Los braquiuros en su mayoría presentaron **RNI** en las dos épocas del año (*Menippe mercenaria*, *Callinectes rathbunae* y *Dyspanopeus texanus*) o estómagos vacíos (*Callinectes sapidus* y *Hepatus epheliticus*) como resultado de que en el presente estudio se llevaron a cabo muestreos diurnos.

Los cambios en **el desarrollo ontogénico** de los organismos constituyen un factor que influye en los hábitos alimenticios (Castillo-Rivera *et al.*, 2007). Los peces en particular presentan una gran plasticidad trófica y muestran diferentes hábitos alimenticios en relación con la disponibilidad de alimento, así como ontogenéticamente como respuesta a sus requerimientos fisiológicos y nutricionales (Wootton, 1990; Poot-Salazar *et al.*, 2005). Así mismos Tapia *et al.* (1988) registraron diferencias en los hábitos alimenticios de juveniles y adultos de *C. nothus* en relación con la disponibilidad del alimento y la época del año. La mayoría de los peces estuarinos, principalmente en sus etapas juveniles, son generalistas tróficos que explotan recursos alimenticios en una amplia gama de hábitats (Miller & Dunn 1980). Algunos peces en edades tempranas son omnívoros y, conforme crecen, los de tallas medianas y grandes presentan una mayor selectividad en la obtención de sus recursos alimentarios (Tresierra & Culquichicom, 1995; Sánchez *et al.*, 1996). Los cambios ontogénicos en la dieta permiten la repartición de los recursos con otras especies, reducen la competencia interespecífica y producen mayores tasas de crecimiento (Lowe-McConnell, 1987; García-Berthou & Moreno-Amich, 2000; Poot-Salazar *et al.*, 2005).

En el caso de los camarones peneidos se ha observado que en sus primeras etapas se alimentan de fitoplancton y zooplancton, mientras que los juveniles y adultos son organismos carroñeros que se alimentan de restos orgánicos que encuentran en el bentos, incluyendo colonias de bacterias, algas filamentosas asociadas a protozoarios y pequeños nemátodos, y particularmente copépodos como un componente importante de su dieta (Hindley 1975; Dall *et al.*, 1990; Martínez, 1993).

La formación de grupos de especies, ya sea de dieta estrecha o amplia, se puede relacionar con **el estadio ontogénico** de los consumidores. Livingston (1982) registró preferencias generalistas en la alimentación de organismos en etapas tempranas, lo cual resulta en un espectro alimenticio amplio y una mayor especialización en los hábitos

alimenticios de organismos en etapas maduras, lo que da como resultado dietas más estrechas.

Otro factor que interviene en la diferencia en la composición de la dieta entre varias especies es **el tamaño de la boca del consumidor**, ya que determina el tamaño máximo de las presas que pueden consumir y los hábitats en los que se alimentan (Wootton, 1990; Gerking 1994; Jobling, 1995). Cyrus y Blaber (1982) estudiaron la osteología de los aparatos bucales de tres especies del género *Gerres* en las costas del sureste de África en relación a sus hábitos alimenticios, y encontraron una relación directa entre la morfología de las bocas y el tipo de alimento que ingerían. Otro ejemplo lo representa *Arothron melagris* (Lacèpede, 1798), una especie de la familia Tetraodontidae que habita en zonas rocosas someras en el Golfo de California y utiliza sus placas dentales en forma de pico de loro para cortar porciones de coral, algas calcáreas y estructuras duras de invertebrados de los que se alimenta (Allen & Robertson, 1994; Thomson *et al.*, 2000).

Los ciprínidos explotan de manera exitosa tanto organismos bentónicos como detrito, semillas y materia vegetal gracias a que poseen diferentes estructuras y mecanismos, entre los que cabe destacar labios sensoriales, barbillones, mandíbulas protráctiles, succión lenta, selección interna por el órgano palatal y un aparato de masticación faríngeo (Granado-Lorencio & García-Novo, 1986).

Rooker (1995) explicó el cambio de dieta de *Lutjanus apodus* (Walbaum, 1972) en el suroeste de Puerto Rico, de la fase juvenil que consumía esencialmente crustáceos y sipuncúlidos, a la fase adulta que se alimentaba de cangrejos, camarones y peces, como resultado de los cambios ocurridos en la morfología mandibular de los individuos.

Microlepidotus brevipinnis (Steindachner, 1869), *Haemulon flaviguttatum* Gill, 1862 y *Mulloidichthys dentatus* (Gill, 1862) son peces de boca pequeña por lo que consumen organismos pequeños, así como animales con exoesqueletos delgados ya que no cuentan con una dentadura fuerte. En contraste, *Caranx caballus* Günther, 1868, *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869) y *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) están adaptados para consumir presas con estructuras óseas como peces, exoesqueletos duros como los de los cangrejos braquiuros, algunos equinodermos y moluscos pequeños (González-Sansón *et al.*, 2009).

Otro factor importante es el **el tamaño de los depredadores**. Shoener (1974) y Werner (1979) observaron que existe una relación aparente entre el tipo y cantidad de presas consumidas y la talla del depredador, lo que da como resultado un patrón diferencial en la utilización de las presas según el tipo, tamaño y proporción de los depredadores. Esto constituye una estrategia ecológica para la optimización en el uso de recursos tróficos y para reducir o evitar la competencia.

Al respecto, un estudio con jaibas maduras mostró una mayor habilidad de los machos que de las hembras para capturar peces y organismos de la infauna debido a sus extremidades más largas y a su gran movilidad. La depredación de los peces se relacionó directamente con la talla del depredador, que en el caso de las jaibas es mayor en los machos que en las hembras (Squires & Dawe, 2003).

Un estudio de juveniles y adultos de *Archosargus probatocephalus* (Walbaum, 1792) en un estuario de Veracruz mostró que los individuos pequeños consumían invertebrados pequeños, mientras que los individuos grandes consumían una mayor cantidad de plantas. El cambio en la dieta y el consumo de material vegetal en los adultos se relacionan con un aumento en la longitud del intestino a medida que los peces crecen (Castillo-Rivera *et al.*, 2007).

La vulnerabilidad de la presa también desempeña un papel en la composición de la dieta de los consumidores y está determinada por la visibilidad (Zaret 1972; Zaret & Kerfoot, 1975; Aegror *et al.*, 1996), su tamaño y sus movimientos. Éstos hacen que una presa sea más vulnerable cuando son lentos y regulares (O'Brien, 1979; Vinyard, 1980; Li *et al.*, 1985). Clements y Livingston (1984) afirmaron que la vulnerabilidad de una especie a la depredación está en función de su detectabilidad y facilidad de captura, lo cual depende de su morfología, comportamiento y distribución en el hábitat. Licon y Moreno (1996) estudiaron los hábitos alimenticios de los peces asociados a pastos marinos en la Laguna de Términos y diferenciaron grupos tróficos con base en diferentes características entre las que destacaron, por un lado la conducta de los organismos, que también puede influir en la amplitud de su dieta, y por otro la movilidad, clasificando a los peces como presas de baja movilidad o evasivas.

La movilidad de las presas y de los depredadores también puede determinar la formación de grupos de especies según la amplitud de la dieta. Entre las especies que presentaron dieta amplia en este estudio se encuentran los peces de alta movilidad *E. gula* y *A. felis*, lo que coincide con Licona y Moreno (1996) quienes los clasificaron como generalistas con una máxima amplitud de dieta, con más de 20 componentes alimenticios. Por su lado, Yáñez-Arancibia *et al.* (1979) también registraron la dieta de *E. gula* en la Laguna de Términos, compuesta por una gran variedad de grupos entre los que destacan por su importancia los copépodos, pequeños crustáceos decápodos, poliquetos, oligoquetos, isópodos y anfípodos.

Los cambios de hábitos alimenticios también se pueden asociar a **cambios de hábitat** como consecuencia de la migración de los organismos de las zonas estuarinas a las neríticas (Stark, 1971). Ejemplo de esto son algunas especies de peces de la familia Gerreidae (*Eucinostomus argenteus* Baird & Girard, 1855, *Diapterus rhombeus* y *Eugerres plumieri*) que son componentes cíclicos estacionales y utilizan las lagunas como área de crianza y de alimentación (Aguirre-León *et al.*, 1986). Las praderas de pastos marinos constituyen hábitats particularmente valiosos con respecto a la disponibilidad de alimento para diversas especies como los camarones (Kitting *et al.*, 1984, Hunter & Feller, 1987; Minello & Zimmerman, 1991), otros invertebrados y peces juveniles (Morgan, 1980; Fry *et al.*, 1987; Heck & Weinstein, 1989; Hettler, 1989). Estos hábitats aumentan el suplemento alimenticio y la abundancia de decápodos y peces juveniles, y reducen la mortalidad por depredación (Heck & Crowder, 1991; Rooker & Dennis, 1991; Sánchez *et al.*, 1996), además de que sostienen comunidades tróficas complejas (Raz-Guzmán, 1995). La combinación de diferentes factores bióticos y abióticos hace que los diferentes hábitats estuarinos ofrezcan numerosas ventajas en el uso de los ecosistemas (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1991, 1993). Angel y Ojeda (2001) mencionaron que la complejidad del hábitat influye en la estructura y organización trófica de la comunidad.

Algunos autores han conjuntado diversos factores, como Stoner y Livingston (1984) quienes citaron que las progresiones alimenticias están asociadas a cambios ontogénicos relativos a la morfología, en correlación con el movimiento, la forma del cuerpo, la dentición y las dimensiones de la boca y del intestino. Por su parte, Wootton (1992) sugirió que la dieta de un animal es el resultado de causas que incluyen su capacidad para obtener presas, la disponibilidad de las mismas en el ambiente y las necesidades energéticas del consumidor.

Implicaciones para el contexto pesquero

El conocimiento acerca del uso espacial y temporal del hábitat permite inferir las relaciones ecológicas que se establecen entre los organismos, lo cual se refleja en la composición de sus dietas y proporciona datos importantes para la evaluación de un hábitat determinado (Sánchez *et al.*, 1996). Asimismo, la determinación de los hábitos alimenticios de las especies permite entender la forma en que se desarrollan sus ciclos de vida (Wootton, 1990; Saucedo-Lozano *et al.*, 1999; Bocanegra-Castillo *et al.*, 2000), al tiempo que es una aproximación para describir las relaciones alimentarias de las especies que componen una comunidad, y permite identificar especies clave con lo cual se pueden predecir los efectos que pueda generar una perturbación dentro del sistema (López-Ordaz *et al.*, 2009), así como diseñar recomendaciones sobre el manejo de los recursos y del sistema en general.

Las redes tróficas tienden a ser complejas y se basan en dos fuentes de producción primaria, el fitoplancton en la cadena forrageadora, dominante en la zona nerítica, y las plantas vasculares que forman detrito en la cadena detritívora, dominante en las lagunas costeras. El estudio de las redes de ambos sistemas es importante al considerar su interdependencia ecológica, en relación tanto con los parámetros abióticos como con la diversidad y abundancia de los recursos bióticos (Soberón-Chávez, 1987, Soberón-Chávez *et al.*, 1988).

Entre las especies de importancia comercial que habitan estos ecosistemas se encuentran los camarones peneidos blanco *L. setiferus*, rosado *F. duorarum* y café *F. aztecus* que constituyen pesquerías a nivel regional, nacional y de exportación, mientras que el camarón siete barbas *X. kroyeri* tiene importancia a nivel local. Estas cuatro especies de camarones usan la laguna durante parte de su ciclo de vida, y en ella las larvas, juveniles y subadultos encuentran refugio y alimento. La jaiba *Callinectes similis* da soporte a la pesquería de plataforma, en contraste con las especies *C. rathbunae* y *C. sapidus* que sustentan pesquerías lagunares. El cangrejo moro *M. mercenaria* y el cangrejo azul *Cardisoma guanhumi* Latreille, 1825 son especies de importancia económica debido al tamaño de sus quelas que se comercializan a nivel regional y nacional (Raz-Guzmán, 2010).

Los moluscos forman parte del bentos y constituyen un eslabón intermedio importante en la red trófica de los ecosistemas acuáticos. Su papel funcional reside en la transferencia de energía entre los productores primarios y los consumidores terciarios y,

desde el punto de vista comercial, el 9% de las especies de moluscos en la región constituyen una fuente de aprovechamiento para consumo humano directo (Pech *et al.*, 2010).

Entre los peces de importancia económica en la región destacan el bagre bandera *Bagre marinus* (Mitchill, 1815), los bagres *Ariopsis felis* y *Cathorops melanopus*, el armado *Orthopristis chrysoptera* (Linnaeus, 1766), la xlavita *Lagodon rhomboides* (Linnaeus, 1766), el huachinango *Lutjanus campechanus* (Poey, 1860), los pargos *Lutjanus griseus* (Linnaeus, 1758) y *L. synagris* (Linnaeus, 1758), el jurel y la cojinuda *Caranx hippos* (Linnaeus, 1766), la lisa *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758, la lebrancha *Mugil curema* Valenciennes, 1836, las rayas *Dasyatis sabina* (Lesueur, 1824), *D. americana* Hildebrand & Schroeder, 1928 y *Gymnura micrura* (Bloch & Schneider, 1801), el robalo *Centropomus parallelus* Poey, 1860, la sierra *Scomberomorus maculatus* (Mitchill, 1815) y el peto *Scomberomorus cavalla* (Cuvier, 1829) (Ramos-Miranda *et al.*, 2010), así como varias especies de tiburones (nueve del género *Carcharhinus*, tres del género *Sphyrna*, y una de cada uno de los géneros *Rhizoprionodon*, *Ginglymostoma*, *Galeocerdo*, *Negaprion* y *Mustelus*) (Bonfil-Sanders, 1997).

No obstante que algunas especies no son de valor comercial, su papel ecológico es fundamental en la transformación y transporte de energía al interior del ecosistema, constituyendo recursos alimenticios para especies de niveles tróficos superiores (Vega-Cendejas, 1998; Ramos-Miranda *et al.*, 2010), al desempeñar el papel de presas, depredadores o recicladores de materia orgánica en las redes tróficas.

Ecológicamente, es de suma importancia la existencia de ceibadales de pastos marinos y su relación con los manglares en los ecosistemas costeros. Se ha propuesto que los ceibadales sean considerados en términos de su interacción con otras fuentes de producción primaria como los manglares, lo cual otorga a la interacción ceibadal-manglar un papel preponderante en la ecología y producción de la Laguna de Términos, dado que ésta una Área de Protección Natural de Flora y Fauna Silvestres, bajo decreto del 5 de junio de 1994 (www.conanp.gob.mx, www2.ine.gob.mx/publicaciones/gacetas/272/terminos.html).

En concreto, el estudio de los hábitos alimenticios de las especies de las comunidades estuarinas proporciona información que permite identificar zonas que se deben mantener sin alteraciones ambientales, para a su vez asegurar la sobrevivencia y permanencia de las especies, ya sea que soportan a otras especies de importancia ecológica y/o comercial, o que

constituyen la base de alguna pesquería en particular. Además, la información recopilada permite prevenir desequilibrios en el sistema como resultado de un manejo deficiente de los recursos pesqueros, la sobreexplotación de alguna especie, la eutroficación que pudiera resultar de los desechos orgánicos como los fertilizantes, y la contaminación del agua y los sedimentos.

CONCLUSIONES

- 1.- El método gravimétrico fue el más adecuado para evaluar los contenidos estomacales, debido al grado de digestión en el que se encontró la mayor parte.
- 2.- La BC presentó mayor abundancia faunística en las dos épocas. Se comprobó una relación estadísticamente significativa entre la distribución de los organismos y la localidad y época de colecta (Prueba de χ^2), Lo que se relaciona con la dinámica ambiental y los intervalos de tolerancia de los organismos a los cambios en los parámetros fisicoquímicos.
- 3.- Entre los estómagos revisados el porcentaje de los que se encontraron vacíos en junio fue del 21.6% y en enero del 8%. En el caso de *Callinectes similis*, esto coincide con los registros de otros autores que clasifican a la especie como de hábitos nocturnos.
- 4.- El análisis de los contenidos estomacales de la comunidad macroepibéntica de la Laguna de Términos y la zona infralitoral frente a Isla del Carmen presenta un amplio espectro de presas, como resultado de la variedad de hábitats generados por el gradiente de salinidad y los diferentes sustratos.
- 5.- La categoría de contenido estomacal (CCE) que sobresalió en biomasa en las especies recolectadas en las dos épocas fue la de **RNI**, dado el grado de digestión de los contenidos. Después de los **RNI**, sobresalió la categoría **Dec** que puede reflejar la amplia distribución y disponibilidad de los decápodos en la laguna. Las demás categorías se encontraron en menor proporción debido a su tamaño y/o a su fácil digestión, como es el caso de los poliquetos, nemátodos y copépodos.
- 6.- La BC sobresalió en número y biomasa de las CCE, por lo que se puede inferir una relación entre los parámetros ambientales y la presencia de ítems o presas disponibles, como se comprobó en este estudio para la abundancia faunística.
- 7.- El análisis gráfico (Figs 8 y 9) mostró que las CCE presentes difieren de una localidad a otra, por lo que se puede decir que no se presentó una especificidad en el consumo de algún tipo de presa en particular por parte de las especies, y que consumen los ítems alimenticios que encuentran disponibles en cada localidad. Esto coincide con el Análisis de Olmstead-Tükey que presentó a la categoría **Dec** como dominante en algunas especies, después de los **RNI** que fué dominante en la mayoría de las especies por su alta disponibilidad en la laguna.
- 8.- El análisis de conglomerados agrupó a las especies con base en la presencia-ausencia de las categorías de alimento en 1) especies con estómagos vacíos, 2) especies solo con **RNI**, 3) especies con dieta estrecha (especialistas) y 4) especies con dieta amplia (generalistas). El amplio espectro trófico que se registró puede estar relacionado con factores bióticos como el

estado ontogénico, el tamaño de la boca, el horario de alimentación, la conducta de los consumidores, la movilidad y vulnerabilidad de las presas, la movilidad y el tamaño de los depredadores, la abundancia y disponibilidad del alimento, y cambios en el hábitat.

9.- El análisis de conglomerados agrupó a las localidades en 1) dos localidades con una marcada influencia marina, Isla Pájaros (IP) y la zona infralitoral (ZIL) y 2) dos localidades con características más estuarinas, Boca del Carmen (BC) y Atasta, en respuesta al gradiente ambiental generado por la entrada de agua marina por la Boca de Puerto Real y su salida por la Boca del Carmen al oeste de la laguna en donde descargan sus aguas los ríos del sistema Grijalva-Usumacinta.

10.- La información generada en este estudio permitió identificar la dieta de algunas especies de las comunidades macroepibénticas que habitan las áreas aledañas a las dos bocas de la Laguna de Términos y la zona infralitoral somera frente a la Isla del Carmen. La determinación de los ítems alimenticios, a su vez, permite establecer la importancia de preservar dichas áreas de manera que se garantice la sobrevivencia de las especies de importancia ecológica en las redes tróficas y aquellas con valor comercial y, en consecuencia, a largo plazo, las pesquerías. Asimismo, la conservación de los hábitats en esta Área de Protección de Flora y Fauna permitirá el reclutamiento continuo de especies que utilizan la laguna en alguna etapa de su ciclo de vida, junto con el de las especies que son residentes permanentes.

LITERATURA CONSULTADA

- Abbas, S. A. M. 1985. Predation of infaunal bivalves by *Carcinus means* (L.) in the Burry Inlet, South Wales. Ph. D. thesis, University of Wales. 232 pp.
- Adams, J. 1985. The definition and interpretation of guild structure in ecological communities. *Journal of Animal Ecology*. 54: 43-59.
- Adams, S. M. 1976. Feeding ecology of eelgrass fish communities. *Transactions of the American Fisheries Society*. 105: 514-519.
- Aguirre-León, A. & A. Yáñez-Arancibia. 1986. Las mojarras de la Laguna de Términos: Taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica (Pisces: Gerridae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 13(1): 369-443.
- Allen, G. R. & D. R. Robertson. 1994. *Fishes of the tropical eastern pacific*. University of Hawaii Press, Honolulu. 332 pp.
- Allen, T., M. Jiménez & S. Villafranca. 2006. Estructura y categorías tróficas de peces asociados a praderas de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitales, Hydrocharitaceae) en el Golfo de Cariaco, Estado de Sucre, Venezuela. *Investigaciones Marinas*. 34(2): 125-136.
- Alongi, D. M. 1994. The role of bacteria in nutrient recycling in tropical mangrove and other coastal benthic ecosystems. *Hydrobiologia*. 285: 19-32.
- Álvarez-Guillén, H., A. Yáñez-Arancibia & A. L. Lara-Domínguez. 1985. Ecología de la boca del Carmen, Laguna de Términos. El hábitat y estructura de las comunidades de peces (sur del Golfo de México). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 12 (1): 107-144.
- Álvarez, S. L. 2006. Estructura comunitaria de los moluscos (Clases: Bivalvia, Gastropoda y Scaphopoda) del suroeste del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 48 pp.
- Amezcu-Linares, F. & A. Yáñez-Arancibia. 1980. Ecología de los sistemas fluvio-lagunares asociados a la Laguna de Términos. El hábitat y estructura de las comunidades de peces. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 7: 69-118.
- Anderes, B. L. 1983. Espectro alimentario de los camarones rosado y blanco *Penaeus notialis* y *Penaeus schmitti* en la ensenada de la Broa. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras*. 8(1): 51-65.
- Andrian, I. F., C. R. C. Dória & G. Torrente. 1994. Espectro alimentar e similaridade na composição da dieta de quatro espécies de *Leporinus* (Characiformes, Anostomidae) do rio Paraná (22°10'-22°50' S / 53°10'-53°40' S), Brasil. *Revista UNIMAR*, 16: 97-106.
- Angel, A. & P. Ojeda. 2001. Structure and trophic organization of subtidal fish assemblage on the northern Chilean coast: the effect of habitat complexity. *Marine Ecology progress Series*. 217: 81-91.
- Arenas-Granados, P. & A. Acero. 1992. Organización trófica de las mojarras (Pisces: Gerreidae) de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Caribe colombiano). *Revista de Biología Tropical*. 40(3): 287-302.
- Armstrong, M. P., J. A. Musick & J. A. Colvocoresses. 1996. Food and ontogenetic shifts in feeding of the goosefish, *Lophius americanus*. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 18: 99-103.
- Ayala-Pérez, L. A., A. Aguirre-León, O. A. Avilés-Alatriste, M. T. Barreiro-Güemes & J. L. Rojas-Galavíz. 1993. Peces de sistemas fluvio-lagunares, Laguna de Términos, Campeche. 596-608. *In: Salazar-Vallejo S. I. & N. E. González* (eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Aprovechamiento de la Biodiversidad (CONABIO) - Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México*.
- Ayala-Pérez, L. A., J. L. Rojas-Galavíz & O. A. Avilés-Alatriste. 1996-1997. Crecimiento, reproducción y dinámica poblacional de *Anchoa mitchilli* (Pisces: Engraulidae) en el sistema Palizada-Del Este, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*. 44-45: 507-518.

- Bach, L., R. Calderón, M. F. Cepeda, O. Autumn, S. Olsen & D. Robadue. 2005. Resumen del Perfil de Primer Nivel del Sitio Laguna de Términos y su Cuenca, México. Narragansett, RI: Coastal Resources Center, University of Rhode Island. 30 pp.
- Balassa, G. C., R. Fugí, N. S. Hahn & A. B. Galina. 2004. Dieta de especies de Anostomidae (Teleostei: Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringii-Série Zoologia*. 94(1): 77-82.
- Barba, M. E. 1995. Patrones de distribución de los carideos (Crustacea: Decapoda) de la Laguna Madre, Tamaulipas y Laguna de Términos, Campeche en el suroccidente del Golfo de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 50 pp.
- Barba, M. E., A. J. Sánchez, A. Raz-Guzmán & M. E. Gallegos. 2000. Dieta natural y tasa de forrajeo del camarón carideo *Hippolyte zostericola* Smith sobre epífitas de *Thalassia testudinum* Banks et Solander ex König. *Hidrobiológica*. 10(2): 139-146.
- Barba, M. E., A. Raz-Guzmán & A. J. Sánchez. 2005. Distribution patterns of estuarine caridean shrimps in the southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana*. 78(6): 709-726.
- Barbosa, S. M. 1994. Aspectos fisiocológicos del metabolismo energético de tres especies de peneidos de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 29 pp.
- Barreiro-Guemes, M. T. & A. Aguirre-León. 1999. Distribución espacio-temporal de la biomasa fitoplanctónica en el sistema lagunar Pom-Atasta, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical* 47: 27-35.
- Bauer, R. T. 1985. Diel and seasonal variation in species composition and abundance of caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) from seagrass meadows on the north coast of Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*. 36: 150-162.
- Beer, S. & Y. Waisel. 1979. Some photosynthetic carbon fixation properties of seagrasses. *Aquatic Botany*. 7:129-138.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1987. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 876 pp.
- Begon, M. 1999. *Ecología, individuos, poblaciones y comunidades*. 3ª Ed. Ediciones Omega. 1021 pp.
- Bell, J. D., & M. L. Harmelin-Vivien. 1983. Fish fauna of French Mediaterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. 2. Feeding habits. *Tethys*. 11: 1-14.
- Berumen, M. L., M. S. Pratchett & M. I. McCormick. 2005. Within-reef differences in diet and body condition of coral communities at Tiahura Reef, Moorea. *Coral Reefs*. 25: 647-653.
- Blaber, S. J. M., D. T. Brewer, J. P. Salini, J. D. Kerr & C. Conacher. 1992. Species composition and biomasses of fishes in Tropical Seagrass at Groote Eylandt, Northern Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 35: 605-620.
- Blaber, J. M. 1997. *Fish and fisheries of tropical estuaries*. Chapman & Hall. Londres. 367 pp.
- Bocanegra-Castillo, N., L. A. Abitia-Cárdenas & F. Galván-Magaña. 2000. Espectro alimentario de la berrugata californiana *Meticirrhus undulatus* de la Laguna de Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*. 26 (4): 659-675.
- Bonfil-Sanders, R. 1997. Estado del conocimiento de los tiburones del Golfo de México y Caribe. 333-356. *In: Flores-Hernández, D., P. Sánchez-Gil, J. C. Seijo & F. Arreguín-Sánchez (Eds.). Análisis y Diagnóstico de los Recursos pesqueros críticos del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. EPOMEX Serie Científica 7. 469 pp.
- Botello, A. V. & S. Macko. 1982. Oil pollution and the carbon isotope ratio in organisms and recent sediments of coastal lagoons of the Gulf of Mexico. *Oceanologia Acta*. No. SP: 55-62.

- Braga F. M. S., & M. A. A. S. Braga. 1987. Estudo do hábito alimentar de *Prionothus punctatus* (Bloch, 1797) (Teleostei, Triglidae), na região da ilha Anchieta, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 47(1/2): 31-36.
- Brawley, S. H. 1992. Mesoherbívoros. 235-363. *In:* John, D.M., S. J. Hawkins & J. H. Price; (Eds.) *Plant-animals interactions in the marine benthos*. Clarendon Press, Oxford. 570 pp.
- Briseño, L. A. 1992. Distribución de la Familia Raninidae (Decapoda: Brachyura) en la Plataforma Continental Suroeste del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 46 pp.
- Brönmark, C. 1994. Effects of tench and perch on interactions in a freshwater, benthic food chain. *Ecology*. 75: 1818-1824.
- Burchmore, J. J., D. A. Pollard & J. D. Bell. 1984. Community structure and trophic relationships of the fish fauna of an estuarine *Posidonia australis* seagrass habitat in Port Hacking, New South Wales. *Aquatic Botany*. 18: 71-87.
- Cabral, H. N. 2000. Comparative feeding ecology of sympatric *Solea solea* and *S. senegalensis*, within the nursery areas of the Tagus estuary, Portugal. *Journal of fish Biology*. 57: 1550-1562.
- Campos, A. H. & E. Suárez-Morales. 1994. Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe. I. Biología y Sistemática. Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO)/CONACYT, México. 353 pp.
- Cantor-Atlanteno, F. 1996. Contribución al conocimiento del zooplancton de la plataforma occidental de la Península de Yucatán (época de secas). Tesis Profesional. Escuela de Biología. Universidad Autónoma de Puebla. 80 pp.
- Carranza, J. 1969. Informe preliminar sobre la alimentación y hábitos alimenticios de las principales especies de peces de las zonas de los planos piloto de Yávaros y Esquinapa. 3er. informe de contrato de estudios EI-69-51, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Secretaría de Recursos Hidráulicos. 28 pp.
- Caso-Chávez, M., A. Yáñez-Arancibia & A. L. Lara-Domínguez. 1986. Biología, ecología y dinámica de poblaciones de *Cichlasoma urophthalmus* (Günther) en hábitat de *Thalassia testudinum* y *Rhizophora mangle* Laguna de Términos, Campeche (Pisces: Cichlidae). *Biótica* 11: 79-111.
- Caso-Chávez, M. 1991. Patrón de diversidad de las comunidades de peces demersales marinos frente a las bocas de conexión Laguna de Términos-Sonda de Campeche (sur del Golfo de México). Tesis de Maestría. Unidad Académica de los Ciclos Profesional y de Posgrado del Colegio de Ciencias y Humanidades de la Universidad Nacional Autónoma de México (UACP y P-CCH. UNAM). 97 pp.
- Castillo-Rivera, M., A. Kobelkowsky & A. M. Chávez. 2000. Feeding biology of the flatfish *Citharichthys spilopterus* (Bothidae) in a tropical estuary of Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*. 16(2): 73-78.
- Castillo-Rivera, M., R. Zárate-Hernández & I. H. Salgado-Ugarte. 2007. Hábitos de alimento de juveniles y adultos de *Archosargus probatocephalus* (Teleostei: Sparidae) en un estuario tropical de Veracruz. *Hidrobiológica*. 17(2): 119-126.
- Castro-Aguirre, J. L. 1982. Los peces de las lagunas Oriental y Occidental, Oaxaca, México y sus relaciones con la temperatura y salinidad. II. Análisis multifactorial. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*. 26: 85-100.
- Clements, H. W. & R. J. Livingston. 1984. Prey selectivity of the fringed filefish *Monacanthus ciliatus* (Pisces: Monacanthidae): role of prey accessibility. *Marine Ecology Progress Series*. 16: 291-295.
- Contreras, E. F. 1993. Ecosistemas costeros mexicanos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Aprovechamiento de la Biodiversidad-Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (CONABIO-UAMI). México. 415 pp.
- Cortés, M. L. & M. M. Críales. 1990. Análisis del contenido estomacal del camarón tití *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) (Crustacea: Natantia: Penaeidae). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín. Santa Marta Colombia*. 19-20: 23-33.

- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 54: 726-738.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*. 56: 707-717.
- Crisp, D. T. 1963. A preliminary survey of brown trout (*Salmo trutta L.*) and bullheads (*Cottus gobio L.*) in high altitude becks. *Salm Trout Mag.* 167: 45-59.
- Cruz, E. 1991. Distribución de la Familia Majidae (Crustacea: Brachyura) de la Plataforma Continental del Suroeste del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 33 pp.
- Cyrus, D. P. & S. J. M. Blaber. 1982. Mouthpart structure and function and the feeding mechanisms of Gerres (Teleostei). *South Africa. Journal of Zoology*. 17: 117-121.
- Chace, F. A. Jr. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian. Contributions to Zoology*. 98: 1-179 pp.
- Chao, L. N. & J. Musick. 1977. Life history, feeding habitats and functional morphology of juvenile Scianidae fishes in the York River estuary, Virginia. *Fishery Bulletin*. 75: 657-702.
- Chavance, P., A. Yáñez-Arancibia, D. Flores, A. L. Lara-Domínguez & F. Amezcua-Linares. 1986. Ecology, biology and population dynamics of *Archosargus rhomboidalis* (Pisces: Sparidae) in a tropical coastal lagoon system, southern Gulf of Mexico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 13(2): 11-30.
- Chiappa-Carrara, X. & M. Gallardo-Cabello. 1993. Estudio del régimen y hábitos alimentarios de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard (Pisces: Engraulidae), en Baja California, México. *Ciencias Marinas*. 19(3): 285-305.
- Chong, V. C. & A. Sasekumar. 1981. Food and feeding habits of the white prawn *Penaeus merguensis*. *Marine Ecology Progress Series*. 5(2): 185-191.
- Dall, W., B. J. Hill, P. C. Rothlisberg & D. J. Sharples. 1990. Moulting and Growth. 27: 213-250. *In: Blaxter, J.M.S. & A. J. Southward (Eds.). The biology of Penaeidae. Advances in Marine Biology. Academic Press. London.*
- Darnell, R. M. 1958. Food habits of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, 5: 353-416.
- Dávalos, E. & E. González. 2003. Stomach content of one pelagic ray *Dasyatis violacea* (Bonaparte 1832) (Rajiformes: Dasyatidae) from the Gulf of California, Mexico. *Oceánides*. 18: 43-44.
- Day, J. W. & A. Yáñez-Arancibia. 1982. Coastal lagoons and estuaries: Ecosystem approach. *Ciencia Interamericana OEA Washington, DC*. 22(1-2): 11-26.
- Delgado-Blas, V. H. 2001. Distribución espacial y temporal de poliquetos (Polychaeta) bénticos de la plataforma continental de Tamaulipas, Golfo de México. *Revista de Biología Tropical*. 49(1): 141-147.
- DeNiro, M. J. & S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. et Cosmochim. Acta* 42: 495-506.
- Díaz de Astarloa, J. M. 2002. A review of the flatfish fisheries of the south Atlantic Ocean. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 37: 113-125.
- Diogo, R. A. L., & F. M. L. Negreiros. 2001. Feeding activity of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 and *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in Ubatuba, SP, Brazil. *Hidrobiologia* 449: 249-252.
- Dressler, R. 1981. Investigación sobre mareas y efectos del viento en la Laguna de Términos, México, mediante un modelo hidrodinámico numérico. *Informe Técnico CICESE OC-82:01*. 19 pp.
- Duffy, J. E., J. P. Richardson & E. A. Canuel. 2003. Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecology Letters* 6: 637-645.

- Duffy, J. E., J. P. Richardson & K. E. France. 2005. Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecology Letters* 8: 301-309.
- Fabré, N. N. & J. M. Díaz de Astarloa. 1996. Pleuronectiformes de importancia comercial del Atlántico sudoccidental, entre los 34° 30' y 55° S. Distribución y consideraciones sobre su pesca. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*. 10: 45-55.
- Fagade, S. O. & C. I. O. Olaniyan. 1972. The biology of the West Africa Shad, *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) in the Lagos Lagoon, Nigeria. *Journal of fish Biology*. 4: 519-533.
- Flores-Coto, C. & J. N. Alvarez-Cadena. 1980. Estudios preliminares sobre abundancia y distribución del Ictioplancton en la Laguna de Términos Campeche. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 7(2): 67-78.
- Flores-Verdugo, F. J., C. M. Agraz-Hernández & D. Benitez-Pardo. 2007. Ecosistemas acuáticos costeros: importancia, retos y prioridades para su conservación. 145-147. *In: Sánchez, O., M. Herzig, E. Peters, R. Márquez-Huitzil & L. Zambrano (Eds). Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México. Instituto Nacional de Ecología*. 297 pp.
- Florida, R. & P. Peralta. 1991. Distribución de la Superfamilia Paguroidea en la Plataforma Continental del Oeste del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 54 pp.
- Fry, B. & E. B. Sherr. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science*. 27: 13-47.
- Fry, B., S. A. Macko & J. C. Ziemman. 1987. Review of stable isotopic investigations of food webs in seagrass meadows. 189-209. *In: Durako, M. J., R. C. Phillips & R. R. Lewis (eds.). Proceedings of the Symposium on Subtropical-tropical Seagrasses of the Southeastern United States. Florida Marine Research Publ. No. 42. Florida Dept Natural Resources, Bureau of Marine Research, St. Petesburg, Florida*.
- Fulton, R. S. 1984. Distribution and community structure of estuarine copepods. *Estuaries*. 7: 38-50.
- García-Berthou, E. & R. Moreno-Amich. 2000. Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenic diet shift and seasonal variation. *Journal of fish Biology*. 57: 29-40.
- García-Cubas, A. 1981. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 5:1-182.
- García-Cubas, A., Z. G. Castillo-Rodríguez, A. Álvarez-Herrera & R. Muñoz-Chagín. 1987. Moluscos comestibles en las costas de México. Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología (3. Monterrey, NL, 1987). *Memoria México*: 429-456 pp.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset Larios, S.A. México, D.F. 187 pp.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 264 pp.
- García-Montes, J. F., L. A. Soto & A. Gracia. 1988. Cangrejos portúnidos del suroeste del Golfo de México: aspectos pesqueros y ecológicos. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 15(1): 135-150.
- Garda, A. L. 1990. Composición y distribución de la fauna planctónica de crustáceos decapodos de la zona costera de Veracruz, Tabasco y Campeche. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 67 pp.
- Gardiner, S. L. 1976. Errant polychaete annelids from North Carolina. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*. 91: 77-270.
- Gerking, D. S. 1994. Feeding ecology of fish. Academic California, EEUU. 416 pp.

- Gillespie, M. C. 1971. Analysis and reatment of zooplankton of estuarine waters of Louisiana. 107-175 *In*: Louisiana wild life and fisheries commission, cooperative Gulf of Mexico estuarine inventory and study.
- Gohse-Reimann, S. 2007. Untersuchungen zur Ernährungsökologie benthischer Invertebraten im Makrophytensystem: ein marin-limnischer Ansatz. Christian-Albrechts-University, Kiel, 213 pp.
- González, L. I. 1972. Aspectos biológicos y distribución de algunas especies de peces de la familia Ariidae de las lagunas litorales del noroeste de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 88 pp.
- González, C., A. V. Botello, & G. Díaz. 1992. Presence of aliphatic hydrocarbons in sediments and organisms from Campeche Bank, Mexico. *Marine Pollution Bulletin*. 24: 267-270.
- González-Sansón, G., C. Aguilar, I. Hernández, Y. Cabrera & A. Curry. 2009. The influence of habitat and fishing on reef fish assemblages in Cuba. *Gulf and Caribbean Research*. 21: 13-21.
- Gore, R. H., E. E. Gallaher, L. E. Scotto & K. A. Wilson. 1981. Studies on Decapod Crustacea from the Indian River región of Florida. XI. Community composition, structure, biomass, and species-area relationships of seagrass and drift algae-associated macrocrustaceans. *Estuarine, Coastal and shelf Science*. 12: 485-508.
- Gould-Bouchot, G. & F. Fiers. 1991. El impacto de la actividad petrolera sobre la meiofauna de la Sonda de Campeche. *JAINA* 2: 7.
- Graca, M. A. S., L. Maltby & P. Calow. 1993. Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* I: Feeding strategies. *Oecología*. 93:139-144.
- Gracia, A. 1991. Spawning stock-recruitment relationships of white shrimp in the southwestern Gulf of Mexico. *Transactions American Fisheries Society*. 120: 519-527.
- Granado-Lorencio, C. & F. García-Novo. 1986. Feeding habits of the fish community in a Eutrophic reservoir in Spain. *Polish Journal of Ecology*. 34(1): 95-110.
- Granado-Lorencio, C. 2002. *Ecología de peces*. Universidad de Sevilla, Sevilla, España. 324 pp.
- Granados-Barba, A., & V. Solís-Weiss. 1994. New records of Polychaetous Annelids (Order: Eunicida) from the southeastern Gulf of México. *Bulletin of Marine Science*, 54(2): 420-427.
- Granados-Barba, A., & V. Solís-Weiss. 1997. Polychaetous annelids of the oil platform areas from the southeastern Gulf of México: Orbiniidae and Cossuridae. *Bulletin of Marine Science*. 61(3): 549-557.
- Granados-Barba, A. & V. Solís-Weiss. 2010. Poliquetos. 300-306. *In*: Villalobos Zapata, G. J. & J. Mendoza Vega (Coord.) 2010. La biodiversidad en Campeche: Estudio de estado. CONABIO, Gobierno del estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, el colegio de la frontera Sur. México. 730 pp.
- Granados, A. 1994. Estudio sistemático de los Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la región de plataformas petroleras del sur del Golfo de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 284 pp.
- Greenway, M. 1995. Trophic relationships of macrofauna within a jamaican seagrass meadow and the role of echinoid *Lithechinus variegatus* (Lamarck). *Bulletin of Marine Science*. 56: 719-736.
- Guevara, C. E. 2004. *Ecología trófica de peces asociados a una zona de vegetación sumergida en la Laguna de Términos*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 56pp.
- Guevara, C. E., H. Álvarez, M. Mascaró, C. Rosas, & A. Sánchez. 2007. Hábitos alimenticios y ecología trófica del pez *Lutjanus griseus* (Pisces: Lutjanidae) asociado a la vegetación sumergida en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*. 55 (3-4): 989-1004.
- Günther, G. 1961. Some relations of estuarine organism to salinity. *Limnology and Oceanography*. 6: 183-190.
- Gutiérrez-Mendieta, F. J. & F. Varona-Cordero. 2006. Composición estacional del fitoplancton de dos lagunas costeras del Pacífico tropical. *Hidrobiológica*, 16(2): 159-174.

- Hahn, N. S., A. Manfredinho Jr. & A. A. Agostinho. 1992. Aspectos da alimentação do armado, *Pterodoras granulosus* (Ostariophysi, Doradidae) em distintos ambientes do Alto rio Paraná. *Revista UNIMAR*. 14(supl.): 163-176.
- Heck, K. L., & R. J. Orth. 1980. Seagrass habitats: the role of habitat complexity, competition and predation in structuring associated with fish and motile macroinvertebrate assemblages. 449-464. *In: Estuarine Perspectives* Kennedy, V.S. (Ed.). Academic Press, New York. 533 pp.
- Heck, K. L. Jr., & T. A. Thomann. 1984. The nurse role of eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the lower Chesapeake Bay-decapod crustacea. *Estuaries*. 3: 289-295.
- Heck, K. L. & M. P. Weinstein. 1989. Feeding habits of juvenile reef fishes associated with Panamanian seagrass meadows. *Bulletin of Marine Science*. 45(3): 629-636.
- Heck, K. L. Jr. & L. B. Crowder. 1991. Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems: 281-299. *In: Habitat structure the physical arrangement of objects in space*. Bell., S.S., E. D. McCoy & H. R. Mushinsky (Eds.). Chapman & Hall, London.
- Hendrickx, M. E. & J. Salgado-Barragán. 1991. Los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico mexicano. *Publicaciones Especiales 10*, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 200 pp.
- Hernández-Aguilera, J. L. & P. Sosa-Hernández. 1982. Crustáceos decápodos y estomatópodos en las costas de Tabasco y Campeche. *Secretaría de Marina. Dirección General de Oceanografía, Investigaciones Oceanográficas*. 1(8): 1-117.
- Hernández-Aguilera, J. L., L. A. Soto & C. Illescas. 2010. Macrocrustáceos acuáticos: 270-274. *In: Villalobos Zapata, G. J. & J. Mendoza Vega (Coord.) 2010. La biodiversidad en Campeche: Estudio de estado*. CONABIO, Gobierno del estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, el colegio de la frontera Sur. México. 730 pp.
- Hernández-Arana, H. 2003. Influence of natural and anthropogenic disturbance on the soft bottom macrobenthic community of the Campeche Bank, Mexico. Thesis. University of Plymouth. Plymouth, Reino Unido. 211 pp.
- Hettler, W. F. 1989. Food habits of juvenile spotted seatrout and gray snapper in western Florida Bay. *Bulletin of Marine Science*. 44: 155-162.
- Hill, B. J. 1976. Natural food, foregut clearance rate and activity of the crab *Scylla serrata*. *Marine Biology*. 34: 109-116.
- Hindley, J. P. 1975. The detection, location and recognition of food by juvenile banana prawns, *Penaeus merguensis* de Man. *Marine Behaviour and Physiology*. 3: 193-210.
- Holmquist, J. F., G. V. N. Powell & S. M. Sogard. 1989. Decapod and stomatopod communities of seagrass-covered mud Banks in Florida Bay: Inter and intra-bank heterogeneity, its special reference to isolated subenvironments. *Bulletin of Marine Science*. 44: 251-262.
- Hooks, T. A., K. L. Heck, Jr. & R. J. Livingston. 1976. An inshore marine invertebrate community: structure and habitat association in the northeastern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 29: 99-109.
- Howard, R. K. 1984. The trophic ecology of caridean shrimps in an eelgrass community. *Aquatic Botany*. 18: 155-174.
- Howard, R. K. & K. W. Lowe. 1984. Predation by birds as a factor influencing the demography of an intertidal shrimp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 74: 35-52.
- Hughes, A. R., K. Jun Bando, L. F. Rodriguez, & S. L. Williams. 2004. Relative effects of grazers and nutrients on seagrasses: a meta-analysis approach. *Marine Ecology Progress Series*. 282: 87-99
- Hunter, J. & R. J. Feller. 1987. Immunological dietary analysis of two penaeid shrimp species from a South Carolina tidal creek. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 107: 61-70.

- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis: A review of methods and their application. *Journal of fish Biology*. 17: 415-429.
- Ibáñez, C. H., C. González & L. Cubillos. 2004. Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, en aguas oceánicas de Chile central en invierno de 2003. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*. 32: 113-120.
- Ibarra, O. S. 1993. Plantas marinas y pesquerías costeras. *Ciencia y Desarrollo*. 18(108): 36-40.
- Jaschinski, S. & U. Sommer. 2008. Functional diversity of mesograzers in an eelgrass-epiphyte system. *Marine Biology*. 154: 475-482
- Jaschinski, S. & U. Sommer. 2010a. How do nutrient conditions and species identity influence the impact of mesograzers in eelgrass-epiphyte systems?. *Marine Biology*. 158: 193-203.
- Jaschinski, S., D. C. Brepohl & U. Sommer. 2010b. The trophic importance of epiphytic algae in freshwater macrophyte system (*Potamogeton perfoliatus* L.): stable isotope and fatty acid analyses. *Marine Biology*. 158: 193-203.
- Jiming, Y. 1982. A tentative analysis of the trophic levels of North Sea fish. *Marine Ecology Progress Series*. 7: 247-252
- Jobling, M. 1995. *Environmental Biology of fishes*. Chapman & Hall. 455 pp.
- Johnson, M. W. & K. L. Heck Jr. 2006. Seagrass patch characteristics alter direct and indirect interactions in a tritrophic estuarine food web. *Estuaries and Coasts*. 29: 499-510.
- Jones, J. L., J. O. Young, J. W. Eaton, & B. Moss. 2002. The influence of nutrient loading dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology*. 90: 12-24.
- Jorgensen, P., S. E. Ibarra-Obando & J. D. Carriquiry. 2007. Top - down bottom – up stabilizing mechanisms in eelgrass meadows differentially affected by coastal upwelling. *Marine Ecology Progress Series*. 333: 81-93.
- Joyce, W. N., S. E. Campana, L. J. Natanson, N. E. Kohler, H. L. Pratt & C. F. Jensen. 2002. Analysis of stomach contents of the porbeagle shark (*Lamna nasus* Bonnaterre) in the northwest Atlantic. *Journal of Marine Science*. 59: 1263-1269.
- Kelly, D. W., J. T. A. Dick & W. E. Montgomery. 2002. The functional role of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): shredders, predators, or both? *Hydrobiologia*. 485: 199-203.
- Kennish, M. J. 1986a. *Ecology of estuaries*. Vol. I. Physical and Chemical Aspects. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida. 254 pp.
- Kennish, M. J. 1986b. *Ecology of estuaries*. Vol II. Biological Aspects. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida. 380 pp.
- Kikuchi, T. 1974. Japanese contributions on consumer ecology in eelgrass (*Zostera marina* L.) beds, with special reference to trophic relationships and resources in shore fisheries. *Aquaculture*. 4: 145-160.
- Kikuchi, T. & J. M. Perez. 1977. Consumer ecology of seagrass beds. *In: McRoy CP, Helfferich C (eds.) Seagrass ecosystems: A scientific perspective*. Marcel Dekker, New York, p 147-186.
- Kikuchi, T. 1980. Faunal relationship in temperate seagrass beds. 153-172. *In: Phillips, R.C. & C.P. McRoy. Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective: Garland Publishing. Inc. New York. U.S.A. 353 pp.*
- Kinne, O. 1971. Salinity: Invertebrates. 821-996. *In: O. Kinne, Ed. Marine Ecology. Vol. I, Part 2. Wiley-Interscience, London.*
- Kitting, C. L., B. Fry & M. D. Morgan. 1984. Detection of inconspicuous food webs in seagrass meadows. *Oecología*. 62: 329-412.

- Kobelkowsky, D. A. & M. Castillo-Rivera. 1995. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiológica*. 5(1-2): 95-103.
- Lagler, K. F. 1952. *Freshwater fishery Biology*. Wm. C. Brown company Dubuque, Iowa 241 pp.
- Landry, M. R. & R. P. Hassett. 1982. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Marine Biology*. 67: 283-288.
- Lara-Domínguez, A. L., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1981. Biología y ecología del bagre *Arius melanopus* Günther en la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Ariidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 8: 267-304.
- Latournerié, C. J. R. 2007. Estudios ecofisiológicos sobre el camarón café *Penaeus aztecus* (Ives) de la laguna de Tamiahua, Veracruz. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 124 pp.
- Leber, K. M. 1985. The influence of predatory decapods, refuge, and microhabitat selection on seagrass communities. *Ecology*. 66: 1951-1964.
- Lemus, S. E. 2009. Distribución y abundancia de moluscos holoplanctónicos en el sur del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 95 pp.
- Li, K. T., J. K. Wetterer & N. G. Hairston. 1985. Fish size, visual resolution, and prey selectivity. *Journal of Ecology*. 66: 1729-1735.
- Licona, G. & C. Moreno. 1996. Hábitos alimenticios de peces asociados a fanerógamas acuáticas, Laguna de Términos, Campeche. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 44 pp.
- Lin, J. L. 1990. Patrones de distribución de *panaeus* (*Farfantepenaeus*) *duorarum* Burkenroad 1939, en el noreste de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 71 pp.
- Link, J. S., W. T. Stockhausen & E. T. Methratta. 2006. Food-web theory in marine ecosystems. 98-113. *In*: Belgrano A., U.M. Scharler, J. Dunne & R.E. Ulanowicz. *Aquatic food webs. An ecosystem approach*. Oxford University, Oxford, UK.
- Livingston, R. J. 1982. Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Marine Ecology Progress Series*. 7: 1-12.
- Lizarraga-Partida M. L., F. B. Izquierdo-Vicuña & I. Wong Chang. 1991. Marine Bacteria on the Campeche Bank oil field. *Marine Pollution Bulletin*. 22: 401-405.
- López-Ordaz, A., M. Ortaz & J. G. Rodríguez-Quintanal. 2009. Trama trófica de una comunidad de peces en una pradera marina en el Caribe Venezolano. *Revista de Biología Tropical*. 57(4): 963-975.
- Lowe-McConell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 382 pp.
- Ludwing, J. A. & J. F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. John Wiley and Sons. Inc. 337 pp.
- Luna, P. R. A. 2010. Patrones de ocupación de conchas de gasterópodos por cangrejos ermitaños (Crustácea, decapoda: Diogenidae, paguridae) estuarinos del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 80 pp.
- Mallard-Colmenero, L., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1982. Taxonomía, diversidad, distribución y abundancia de los tetraodontidos de la Laguna de Términos, sur del Golfo de México. (Pisces: Tetraodontidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 9(1): 161-212.
- Mancilla, P. M. & M. V. Flores. 1980. Los primeros estudios sobre circulación y el flujo de agua a través de la Laguna de Términos, Campeche. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, UNA Universidad Nacional Autónoma de México*. 7(2):1-302.

- Mann, K. H. 1972. Macrophyte production and detritus food chains in coastal waters. *Memorie dell Istituto Italiano di Idrobiologia*. 29 (Suppl.): 353-383.
- Mantilla, T. M. 2004. Interacción oleaje-corriente en la Boca de Puerto Real de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Maestría. Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México. 123 pp.
- Marcus, J. H., D. W. Sutcliffe & L. G. Willoughby. 1978. Feeding and growth of *Asellus aquaticus* (Isopoda) on food items from the littoral of Windermere, including green leaves of *Elodea canadensis*. *Freshwater Biology*. 8: 505-519.
- Martínez Córdoba, L. R. 1993. Camaronicultura. Bases técnicas y científicas para el cultivo de camarones peneidos. AGT Editor. México. 223 pp.
- McLusky, D. S., 1989. The estuarine ecosystem. Blackie and Son Ltd. 2nd edition. Glasgow. 215 pp.
- Mee, L. D. 1978. Coastal lagoons. *In*: Riley, J. P. & R. Chester (eds.). *Chemical Oceanography*. Academic Press, London. 7(44).
- Miller, J. M., & M. L. Dunn. 1980. Feeding strategies and patterns of movement in juvenile estuarine fishes. *In*: Kennedy, V.S. (Ed), *Estuarine Perspectives*. Academic Press, Inc., N.Y.: 437-448.
- Minello, T. J. & R. J. Zimmerman. 1991. The role of estuarine habitats in regulating growth and survival of juvenile penaeid shrimp: 1-16 *In*: *Frontiers of shrimp research. Developments in Aquaculture and fisheries Science*, 22. DeLoach, P.F., W.J. Dougherty and M.A. Davidson (eds). Elsevier. Amsterdam.
- Miranda, L. A. 1993. Estudio de las comunidades de poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma continental externa del sur del Golfo de México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 148 pp.
- Monreal-Gómez, M. A. & D.A. Salas de León. 1990. Simulación de la circulación en la Bahía de Campeche. *Geofísica Internacional*. 29: 101-111.
- Moore, J. W. 1975. The role of algae in the diet of *Asellus aquaticus* L. and *Gammarus pulex* L. *The Journal of Animal Ecology*. 44: 719-730.
- Morán, G. D. 2005. Estimación de los tiempos de residencia en la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Maestría. Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México. 154 pp.
- Morgan, M. D. 1980. Grazing and predation of the grass shrimp *Palaemonetes pugio*. *Limnologia and Oceanography*. 25: 896-902.
- Muñoz, I., A. M. Romaní, A. Rodríguez-Capítulo, J. González-Esteban & E. García-Berthou. 2009. Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial. 347-366. *In*: Elosegí, A. & Sabater, S. *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. 1ª edición. 424 pp.
- Nelson, W. G. 1981. Experimental studies of decapod and fish predation on seagrass macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*. 5: 141-149.
- Negreiros-Fransozo, M. L., E. Barba, A. J. Sánchez, A. Fransozo & A. Raz-Guzmán. 1996. The species of Hippolyte Leach (Crustacea, Caridea, Hippolytidae) from Terminos Lagoon, southwestern Gulf of Mexico. *Revista Brasileira de Zoología*. 13(3): 539-551.
- Nixon, S. W. 1981. Remineralization and nutrient cycling in coastal marine ecosystems. 111-138. *In*: B. J. Nelson & L. E. Cronin (Eds.). *Estuaries and nutrients*. Humana Press, Nueva Jersey.
- O' Brien, W. L. 1979. The predator prey interaction of planktivorous fish and zooplankton. *American Scientist*. 67: 572-581.
- Odum, W. E. & E. J. Heald. 1972. Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science*. 22(2): 671-738.

- Odum, W. E. & E. J. Heald. 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. 265-286. *In*: Ronin, L. T. (ed.). Estuarine Research, New York: Academic Press.
- Odum, E. P. & A. A. de la Cruz. 1967. Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh-estuarine ecosystem. 338-388. *In*: Lauff, G.H. (ed.). Amm. Assoc. Advan. Sci. Publ. Spec. Estauries 83.
- Ordóñez-López U., & M. Ornelas-Roa. 2003. Variaciones de la comunidad de copépodos planctónicos en el gradiente estuarino-costero de Celestún, Yucatán, México. *Hidrobiológica*. 13(3): 231-238.
- Orth, R. J. 1992. A perspective on plant-animal interactions in seagrasses: physical and biological determinant influencing plant and animal abundance. 147-164. *In*: D. M. John, S. J. Hawkins & J.H. Price (Comps.). Plant Animal Interactions in the Marine Benthos. Systematics Association Special Volume 46. Claredon Press, Oxford.
- Paul, R. K. G. 1981. Natural diet, feeding and predatory activity of the crabs *Callinectes arcuatus* and *C. toxotes* (Decapoda. Brachyura. Portunidae). *Marine Ecology Progress Series*. 6: 91-99.
- Pauly, D. 1975. On the ecology of a small West-African lagoon. *Sonderdruck aus Bd. 24*: 46-62.
- Pech, D., P. L. Ardisson, & M. Reguero. 2010. Moluscos marino-costeros: 280-285. *In*: Villalobos Zapata, G. J. & J. Mendoza Vega (Coord.) 2010. La biodiversidad en Campeche: Estudio de estado. CONABIO, Gobierno del estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, el colegio de la frontera Sur. México. 730 pp.
- Pereira, C. C. G. F., W. S. Smith & E. L. G. Espíndola. 2004. Hábitos alimenticios de nueve especies de peces del embalse de Três Irmãos, São Paulo, Brasil. *Universidad y Ciencia*. Numero especial I: 33-38
- Pérez-Farfante, I. 1970. Diagnostic caracteres of juveniles of the shrimps *Penaeus aztecus aztecus*, *P. duorarum duorarum*, and *P. brasiliensis* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). United States Fish and Wildlife Service. Special Scientific Report: Fisheries. No. 599. Washington. 26 pp.
- Pérez-Rodríguez, R. 1980. Moluscos de la plataforma continental del Golfo de México y Caribe Mexicano. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 339 pp.
- Peterson, B. J. & B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 293-320.
- Pimm, S. L. 1980. Species deletion and the design of food webs. *Oikos*. 35: 139-149.
- Pimm, S. L. 1991. The balance of nature?. Ecological issues in the conservation of species and communities. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 434 pp.
- Platt, H. M. & R. M. Warwick. 1983. A synopsis of free-living marine nematodes. Part I. British Enoplids. Cambridge University Press, London. 307pp.
- Pollard, D. A. 1984. A review of ecological studies on seagrass-fish communities, with particular reference to recent studies in Australia. *Aquatic Botany*. 18: 135-153.
- Poot-Salazar, A. V., W. G. Canto & M. E. Vega. 2005. Hábitos alimenticios de *Floridichthys polyommus* Hubbs, 1936 (Pices: Cyprinodontidae) en dos sistemas lagunares costeros. *Hidrobiológica*. 15(2): 183-194.
- Pratchett, M. S., S. K. Wilson, M. L. Berumen & M. I. McCormick. 2004. Sub-lethal effects of coral bleaching on an obligate coral feeding butterflyfish. *Coral Reefs* 23: 352-356.
- Pratchett, M. S. & M. L. Berumen. 2008. Interspecific variation in the distributions and diets of coral reef butterflyfishes (Teleostei: Chaetodontidae). *Journal of fish Biology*. 73: 1730-1747.
- Prejs, A. & G. Colomine. 1981. Métodos para el estudio de los alimentos y las relaciones tróficas de los peces. Universidad Central de Venezuela. Caracas. 127pp.
- Ramírez, M. I. 2006. Aspectos biológicos de los camarones peneidos (Crustacea, Penaeidae) juveniles de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 76 pp.

- Ramos-Miranda, J., D. Mouillot, D. Flores Hernández, A. Sosa-López, T. Do Chi & L. Ayala-Pérez. 2005. Changes in four complementary facets of fish diversity in a tropical coastal lagoon after 18 years: a functional interpretation. *Marine Ecology Progress Series*. 304: 1-13.
- Ramos-Miranda, J., D. Flores-Hernández, L. A. Ayala Pérez, & H. Álvarez-Guillén. 2010. Peces marinos. 308-315. *In: Villalobos Zapata, G. J. & J. Mendoza Vega (Coord.) 2010. La biodiversidad en Campeche: Estudio de estado. CONABIO, Gobierno del estado de Campeche, el colegio de la frontera Sur. México. 730 pp.*
- Randall, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the west indies. *Studies in Tropical Oceanography*. 5: 665-847.
- Rathbun, M. J. 1930. The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. *United States National Museum Bulletin*. 152: 1-609.
- Rathbun, M. J. 1937. The oxystomatous and allied crabs of America. *United States National Museum Bulletin*. 166: 1-278.
- Raz-Guzmán, A., A. J. Sánchez, L. A. Soto & F. Álvarez. 1986. Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros de la Laguna de Términos, Campeche (Crustacea: Brachyura, Anomura). *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica*. 57(2): 343-383.
- Raz-Guzmán, A. & G. de la Lanza. 1991. Evaluation of photosynthetic pathways of vegetation and of sources of sedimentary organic matter through $\delta^{13}\text{C}$ in Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botanica*. 62 (1): 39-63.
- Raz-Guzmán, A. & A. J. Sánchez. 1992. Registros adicionales de cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura) de Laguna de Términos, Campeche. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica*. 63(1): 29-45.
- Raz-Guzmán, A. & G. de la Lanza. 1993. $\delta^{13}\text{C}$ of zooplankton, decapod crustaceans and amphipods from Terminos Lagoon, Campeche, Mexico, with reference to food sources and trophic position. *Ciencias Marinas*. 19(2): 245-264.
- Raz-Guzmán, A. 1995. Caracterización trófica de los componentes dominantes de las comunidades bentónicas en la Laguna de Términos, Campeche y en la plataforma continental adyacente. Tesis de Doctorado. Unidad Académica de los Ciclos Profesional y de Posgrado del Colegio de Ciencias y Humanidades de la Universidad Nacional Autónoma de México. 85 pp.
- Raz-Guzmán, A. & A. J. Sánchez. 1996. Trophic structure related to seagrass habitat complexity: 241 – 248. *In: Kuo, J., R.C. Phillips, D.I. Walker & H. Kirkman (Eds). Seagrass Biology. Proceedings of an International Workshop. Rottnest Island, Western Australia. 25-29 Enero, 1996. The University of Western Australia. 385 pp.*
- Raz-Guzmán, A. & A. J. Sánchez. 1998. Catálogo con sinonimias y notas sobre el hábitat de los cangrejos ermitaños estuarinos del suroeste del Golfo de México. *Universidad y Ciencia*. 14(26): 17-31.
- Raz-Guzmán, A., A. J. Sánchez, P. Peralta & R. Florido. 2004. Zoogeography of hermit crabs (Decapoda: Diogenidae, Paguridae) from four coastal lagoons in the Gulf of Mexico. *Journal of Crustacean Biology*. 24: 625-636.
- Raz-Guzmán, A. 2010. Estudio de caso: Crustáceos de la Laguna de Términos: 275-279. *In: Villalobos Zapata, G. J. & J. Mendoza Vega (Coord.) 2010. La biodiversidad en Campeche: Estudio de estado. CONABIO, Gobierno del estado de Campeche, UAC, el colegio de la frontera Sur. México. 730 pp.*
- Reséndez, M. A. 1981a. Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. I. *Biotica* 6(3): 239-291.
- Reséndez, M. A. 1981b. Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. II. *Biotica* 6(4): 345-430.
- Reséndez-Medina, A. & A. Kobelkowsky. 1991. Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del Golfo de México, México. *Universidad y ciencia*. 8(15): 91-110.

- Rivera, A. E. 1990. Ecología trófica de dos poblaciones de peces tropicales costeros (*Polydactylus octonemus* y *Lutjanus synagris*) del sur del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 59 pp.
- Rodelli, M. R., J. N. Gearing, P. J. Gearing, N. Marshall & A. Sasekumar. 1984. Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. *Oecología*. 61: 326-333.
- Rodríguez, A. B. E. 1991. Taxonomía y distribución de tres familias de cangrejos oxystomatos (Dorippidae, Calappidae, Leucosiidae) de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 110 pp.
- Rodríguez, L. V. 1993. Los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma continental interna del sur del Golfo de México. Abundancia, distribución y diversidad. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 128 pp.
- Romero, R. J. 2004. Interacciones biológicas de *Bopyrina abbreviata* (isopoda: Bopyridae) y su hospedero *Hippolyte zostericola* (Decapoda: Hippolytidae) en la Laguna de Términos, Campeche. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 51 pp.
- Rooker, J. R. & G. D. Dennis. 1991. Diet and seasonal changes in a mangrove fish assemblage off southwestern Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*. 49: 648-698.
- Rooker, J. R. 1995. Feeding ecology of the schoolmaster snapper *Lutjanus apodus* (Walbaum), from southwestern Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*. 56(3): 881-894.
- Rosales-Casián, J. A. 2004. Composición, importancia y movimiento de los peces de Bahía de San Quintín, Baja California, México. *Ciencias Marinas*. 30: 109-117.
- Sá, R., C. Bexiga, L. Vieira, P. Veiga & K. Erzini. 2003. Diets of the sole *Solea vulgaris* Quensel, 1806 and *Solea senegalensis* Kaup, 1858 in the lower estuary of the Guadiana River (Algarve, southern Portugal): Preliminary results. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*. 19(1-4): 505-508.
- Sánchez, A. 1994. Feeding habits of *Lutjanus apodus* (Osteichthyes: Lutjanidae) in Laguna de Terminos, Southwest Gulf of Mexico. *Revista de Investigaciones Marinas*. 15: 125-134.
- Sánchez, A. J. & L. A. Soto. 1987. Camarones de la Superfamilia Penaeoidea (Rafinesque, 1815) distribuidos en la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 14(2): 157-179.
- Sánchez, A. J., A. Raz-Guzmán & E. Barba. 1996. Habitat value of seagrasses for decapods in tropical coastal lagoons of the southwestern Gulf of Mexico: An overview. 233-240. *In*: Kuo, J., R. C. Phillips, D. I. Walker & H. Kirkman (Eds). *Seagrass Biology. Proceedings of an International Workshop. Rottnest Island, Western Australia*. 25-29 Enero, 1996. The University of Western Australia. 385 pp.
- Sánchez, A. J. 1997. Habitat preference of *Penaeus (F.) duorarum* (Crustacea: Decapoda) in a tropical coastal lagoon, southwest Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 217: 107-117.
- Sánchez, A. J. & A. Raz-Guzmán. 1997. Distribution patterns of tropical estuarine brachyuran crabs in the Gulf of Mexico. *Journal of Crustacean Biology*. 17(4): 609-620.
- Sánchez-Gil, P., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1981. Diversidad, distribución y abundancia de las especies y poblaciones de peces demersales de la Sonda de Campeche (Verano 1978). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 8(1): 209-240.
- Saucedo-Lozano, M., G. González-Sansón & X. Chiappa-Carrara. 1999. Alimentación natural de los juveniles de *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy, 1922) (Lutjanidae: Perciformes) en la costa de Jalisco y Colima, México. *Ciencias Marinas*. 25 (3): 381-400.
- Schultz, G. A. 1969. The marine isopod crustaceans. Wm. C. Brown. Co. Publ. Iowa. 359 pp.

- Schmidtsdorf, P. 2009. Contribución al conocimiento de los cangrejos ermitaños (Crustacea: Decapoda: Anomura) de las familias Diogenidae y Paguridae de la Laguna Términos, Campeche, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 47 pp.
- Schoener, W. T. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185: 27-39.
- Schoener, W. T. 1982. The controversy over interespecific competition. *American Scientist*. 70: 586-595.
- Sevilla, H. M. L. 1983. Introducción a la acuicultura. Editorial Continental, México. 111 pp.
- Smith, B. N. & S. Epstein. 1971. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology*. 47: 380-384.
- Soares-Porto, L. M. 1994. Dieta e ciclo diurno de atividade alimentar de *Pimelodella lateristriga* (Müller e Troschel, 1849) (Siluroidei, Pimelodidae) no rio Ubatiba, Maricá, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia*. 54(3): 451-458.
- Soberón-Chávez, G. 1987. Modelo ecológico de la producción de los recursos demersales del litoral sur del Golfo de México. Tesis de Doctorado en Ciencias del Mar (Oceanografía Biológica y Pesquera). Colegio de Ciencias y Humanidades. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 140 pp.
- Soberón-Chávez, G., A. Yáñez-Arancibia & J. W. Day Jr. 1988. Fundamentos para un modelo ecológico preliminar de la Laguna de Términos. 381-414. *In*: Yáñez-Arancibia, A. & J. W. Day Jr. (Eds.) *Ecología de los ecosistemas costeros en el Sur del Golfo de México: La región de la Laguna de Términos*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México-Organización de los Estados Americanos 518 pp.
- Sokal R. & J. Rohlf. 1981. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. San Francisco: W. H. Freeman and company. New York. 859 pp.
- Solís-Weiss, V. & P. Hernández Alcántara. 1994. Polychaete research in Mexico. *Polychaete Research*. 16: 10-13.
- Solís Weiss, V., A. Granados Barba, V. Rodríguez Villanueva, L. Miranda Vázquez, V. Ochoa Rivera & P. Hernández Alcántara. 1995. The Lumbrineridae of the continental shelf in the Mexican portion of the Gulf of Mexico. *Mitteilungen des Hamburgischen Zoologischen Museum Institut*. 92: 61-75.
- Soto, L. A., A. Gracia & A. Botello. 1981. Study of the penaeid shrimp population in relation to petroleum hydrocarbons in Campeche Bank. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. 33: 81-100.
- Soto, L. A., A. Gracia & A. V. Botello. 1982. Study of penaeid shrimp population in relation to petroleum hydrocarbons in Campeche Bank. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute. Proc. 33rd Ann. Sess. Nov. 1980*: 81-100.
- Squires, H. J. & E. G. Dawe. 2003. Stomach contents of Snow Crab (*Chionoecetes opilio*, Decapoda, Brachyura) from the Northeast Newfoundland Shelf. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 32: 27-38.
- Stark, W. A. 1971. Biology of gray snapper, *Lutjanus griseus* (Linnaeus) in the Florida Keys. *Studies in Tropical Oceanography*. 10: 11-150.
- Steele, J. H. (ed.). 1970. *Marine food chains*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 552 pp.
- Stoner, W. A. & R. J. Livingston. 1984. Ontogenic patterns in diet and feeding morphology in sympatric sparid fishes from seagrass meadows. *Copeia* (1984): 174-187.
- Stoner, W. A. & R. J. Zimmerman. 1988. Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove-fringed estuary. *Fishery Bulletin*. 86(3): 543-551.
- Su Sponaugle, P. L. 1990. Portunid crab predation on juvenile hard clams: effects of substrate type and prey density. *Marine Ecology Progress Series*. 67: 43-63.
- Tapia, G. M., A. Yáñez-Arancibia, P. Sánchez-Gil & Ma. De la C. García-Abad. 1988. Biología y ecología de *Cynoscion nothus* (Holbrook), en las comunidades demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México (Pisces: Sciaenidae). *Revista de Biología Tropical*. 36(1): 29-54.

- Tapia I., E. Reyes, A. Lucero, A. Ramos & M. Cea. 2008. Actualización en la extracción explotación y consumo de *Jaiba Marmola* (Cancer Edwardsii) en Chile. *Ciencia & Trabajo*. 10: 50-56.
- Tarjan, A. C. 1980. Marine nematodes. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville. 135 pp.
- Teal, J. M. 1962. Energy flow in the salt march ecosystem of Georgia. *Ecology*. 43(4): 614-624.
- Thayer, G. W., D. A. Wolfe & R. B. Williams. 1975. The impact of man on seagrass system. *American Scientist*. 63: 228-296.
- Thayer, G. W., K. A. Bjorndal, J. C. Ogden, S. L. Williams & J. C. Ziema. 1984. Role of larger herbivores in seagrass communities. *Estuaries*. 7(4A): 351-376.
- Thomas, M. M. 1980. Food and feeding habits of *Penaeus semisulcatus* de Haan at Madapam. *Indian Journal of Fisheries*. 27: 130-139.
- Thomson, D. A., L. T. Findley & A. N. Kerstitch. 2000. Reef fishes of the Sea of Cortez. The rocky-shore fishes of the Gulf of California. University of Texas. USA. Press. 353 pp.
- Toledo Ocampo, A. 2005. Marco conceptual: caracterización ambiental del Golfo de México. 25-52. *In*: A. V. Botello, J. Rendón-von Osten, G. Gold-Bouchot & C. Agraz-Hernández (Eds.). Golfo de México contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias, 2da Edición. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto Nacional de Ecología. 696 pp.
- Torruco, D. & A. González. 1994. Estructura trófica de la comunidad de peces en el litoral frente a Laguna Verde, Veracruz, México. *Avicennia*. 2: 33-46.
- Tresierra, A. E. & Z. G. Culquichicóm. 1995. Manual de biología pesquera. Trujillo. México. 227 pp.
- Vadas, R. L. 1990. Comparative foraging behaviour of tropical and boreal sea urchins. 531-572. *In*: Hughes R N. (ed.) Behavioural mechanisms of food selection. NATO ASI series, Vol. G20, Springer-Verlag, Berlin.
- Valiela, I. 1995. Marine ecological processes. Springer-Verlag, New York, 686 pp.
- Vargas-Maldonado, I., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1981. Ecología y estructura de las comunidades de peces en áreas de *Rhizophora mangle* y *Thalassia testudinum* de la Isla del Carmen, Laguna de Términos sur del Golfo de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 8: 241-266.
- Vargas-Maldonado, I. & A. Yáñez-Arancibia. 1987. Estructura de las comunidades de peces en sistemas de pastos marinos (*Thalassia testudinum*) de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 14(2): 181-196.
- Vázquez, A. R. 1988. Macroinvertebrados bentónicos de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México: abundancia, distribución y asociaciones. Tesis de Maestría. Unidad Académica de los Ciclos Profesional y de Posgrado del Colegio de Ciencias y Humanidades de la Universidad Nacional Autónoma de México. 180 pp.
- Vázquez-Botello, A. 1978. Variación de los parámetros hidrológicos en las épocas de sequías y lluvias (mayo y noviembre de 1974) en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 5: 159-178.
- Vega-Cendejas, M. E., M. Hernández de Santillana & A. G. Cruz. 1997. Los peces de la reserva de Celestún, Pronatura Península de Yucatán, A. C. The Nature Conservancy CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida, Yucatán. 147 pp.
- Vega-Cendejas, M. E. 1998. Trama trófica de la comunidad neotónica asociada al ecosistema de manglar en el litoral norte de Yucatán. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 170 pp.
- Vinyard, G. L. & W. J. O' Brien. 1975. Dorsal light response as index of prey preference in bluegill (*Lepomis macrochir*). *Journal of the Fisheries Research*. 32: 1860-1863.

- Virnstein, R. W. 1987. Seagrass-associated invertebrate communities of the southeastern USA: a review. Florida Marine Research Publ. 42: 89-116.
- Wasseberg, T. J. & B. J. Hill. 1987. Feeding by the sand crab *Portunus pelagicus* on material discarded from prawn trawlers in Moreton Bay, Australia. Marine Biology. 95: 387-393.
- Weinstein, M. P. & K. L. Heck, Jr. 1979. Ichthyofauna of seagrass meadows along the Caribbean of Panama and in the Gulf of Mexico: Composition, structure, and community ecology. Marine Biology. 50: 97-107.
- Werner, E. E. 1979. Niche partitioning by food size in fish communities. 311-311. In: R. H. Stroud & H. Clepper (eds.). Predator prey systems in fisheries management. Sport Fishing Inst. Washington.
- Whittaker, R. H. & G. E. Likens. 1975. The biosphere and man. 305-328. In: Lieth & R.H. Whittaker.
- Williams, A. B. 1974. The swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda: Portunidae). Fishery Bulletin. 72(3): 685-798.
- Williams, A. B. 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 550 pp.
- Windell, J. T. & S. H. Bowen. 1978. Methods for the study of fish diets based on analysis of stomach contents. 215-226. In: Bagenal, T. (Ed.). IBP Handbook No. 3. Methods for the Assessment of Fish Production in Fresh Waters. 3rd edition. Blackwell Scientific Pub. Ltd.
- Wood, E. J. F., W. E. Odum & J. C. Zieman. 1969. Lagunas costeras. Un simposio. Influence of sea grasses on productivity of coastal lagoons. 495-502. In: Ayala-Castañares, A. & F. B. Phleger (Eds.) UNAM-UNESCO.
- Wootton, R. J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman and Hall, New York. 404 pp.
- Wootton, R. J. 1992. Fish ecology. Blackie and Son Ltd. Glasgow. 212 pp.
- Yáñez-Arancibia, A. 1977. Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades ictiofaunísticas en nueve lagunas costeras del Estado de Guerrero (Pacífico Central de México). Tesis de Doctorado. Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 761 pp.
- Yáñez-Arancibia, A. 1978. Patrones ecológicos y variación cíclica de la estructura trófica de las comunidades neotónicas en lagunas costeras del Pacífico de México. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 5(1): 287-306.
- Yáñez-Arancibia, A. & E. Bravo-Núñez. 1979. Ecología de la Boca de Puerto Real, Laguna de Términos. I. Descripción del área y análisis estructural de las comunidades de peces. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 6(1): 125-182.
- Yáñez-Arancibia, A. 1980. Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México. Publicaciones Especiales Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 2: 1-306.
- Yáñez-Arancibia, A. & J. W. Day. 1982. Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the southern Gulf of Mexico. Oceanologica Acta, Proc. Intl. Symp. On coastal lagoons. SCOR/IABO/UNESCO. France, 8-14 Sept. 1981: 431-440.
- Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Dominguez., P. Chavence & D. Flores. 1983. Environmental behavior of Terminos Lagoon ecological system, Campeche, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 10 (1): 137-176.
- Yáñez-Arancibia, A. & P. Sánchez-Gil. 1983. Environmental behavior of Campeche Sound ecological system, of Terminos Lagoon Mexico: preliminary results. del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 10(1): 117-136.
- Yáñez-Arancibia, A. 1984. Evaluación de la pesca demersal costera. Ciencia y Desarrollo CONACYT. 58 (X): 61-71.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara Domínguez, P. Sánchez-Gil, I. Vargas Maldonado, Ma. de la C. García Abad, H. Álvarez-Guillén, M. Tapia García, D. Flores Hernández & F. Amezcua Linares. 1985a. Ecology and evaluation of fish communities in coastal ecosystem: Estuary-shelf interrelationships in the southern Gulf of México. Chap. 22: 475-498. *In*: A. Yáñez-Arancibia (Ed.) Fish Community Ecology in estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration. 654 pp.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara Domínguez, A. Aguirre-León, S., Díaz-Ruiz, Amezcua Linares, D. Flores Hernández and P. Chavance, 1985b. Ecología de poblaciones de peces dominantes en estuarios tropicales: Factores ambientales que regulan estrategias biológicas y la producción. Chap. 15: 311-366. *In*: A. Yáñez-Arancibia (Ed.) Fish Community Ecology in estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration. 654 pp.

Yáñez-Arancibia, A. & P. Sánchez-Gil. 1986. Los peces demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México. 1. Caracterización ambiental, ecología y evaluación de las especies, poblaciones y comunidades. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Publ. Esp.9. 230 pp.

Yáñez-Arancibia, A. 1986. Ecología de la zona costera. AGT Editor S.A. México. 189 pp.

Yáñez-Arancibia, M. Tapia-García, P. Sánchez-Gil & Ma. de la C. García-Abad. 1988a. Biología y ecología de *Cynoscion nothus* (Holbrook), en las comunidades demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México (Pisces: Scianidae). *Revista de Biología Tropical*. 36(1): 29-54.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Chavance & F. D. Hernández. 1988b. Comportamiento ambiental de la Laguna de Términos. Cap. 2: 27-40. *In*: Yáñez-Arancibia, A & J. W. Day, Jr. (Eds.) Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México. La región de la Laguna de Términos. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Coastal Ecology Institute. Louisiana State University. Editorial Universitaria, México. 518 pp.

Yáñez-Arancibia, A. & P. Sánchez-Gil. 1988c. Caracterización ambiental de la Sonda de Campeche frente a la Laguna de Términos. Cap. 3:41-50p. *In*: Yáñez Arancibia, A. & J. W. Day, Jr. (Eds.) Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México. La región de la Laguna de Términos. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Coastal Ecology Institute. Louisiana State University. Editorial Universitaria, México. 518 pp.

Yáñez-Arancibia, A., P. Sánchez-Gil & A. L. Lara-Dominguez. 1991. Interacciones ecológicas estuario-mar: estructura funcional de bocas estuarinas y su efecto en la productividad del ecosistema. 71(4): 49-83. *In*: II Simposio sobre Ecosistemas da Coasta Sul brasileira: Estrutura, Funcao e Manejo. Publ. ACIESP.

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

Yodzis, P. 1984. The structure of assembled communities. II. *Journal of Theoretical Biology*. 107: 115-126.

Young, D. K., M. A. Buzas & M. W. Young. 1976. Species densities of macrobentos associated with seagrass: a field experimental study of predation. *Journal Marine Research*. 34: 577-592.

Young, P. C. 1981. Temporal changes in the vagile epibenthic fauna of two seagrass meadows (*Zostera capricorni* & *Posidonia australis*). *Marine Ecology Progress Series*. 5: 91-102.

Young, P. C. & V. A. Wadley. 1979. Distribution of shallow-water epibenthic macrofauna in Moreton Bay, Queensland, Australia. *Marine Biology*. 53: 83-97.

Zar, J. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall. 4a. edición. New Jersey. 663 pp.

Zárate, L. D. J. 1996. El manglar como hábitat crítico para las comunidades neotónicas en Estero Pargo, Laguna de Términos, México. Tesis de Maestría. Colegio de Ciencias y Humanidades. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 46 pp.

Zaret, T. M. 1972. Predators, invisible prey, and the nature of polymorphism in the Cladocera (Class Crustacea). *Limnology Oceanography*. 17: 171-184.

Zaret, T. M. & W. C. Kerfoot. 1975. Fish predation on *Bosmina longirostris*: Body-size selection versus visibility selection. *Ecology*. 56: 232-237.

Zavala-Camin, L. A. 1996. Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes. EDUEM, Maringa (Brasil). 129 pp.

ANEXOS

Anexo 1. Parámetros físico-químicos y coordenadas geográficas de las localidades muestreadas en las dos épocas.

Época	Localidad	Día	Hora	Z(m)	Lat.	Long.	T°	S‰	Renfro m ²	Chango min
Secas Jun- 1996	BC	12	11:00	6	18°37'42"	91°51'25"	31	32	50	10
	Atasta	09	11:00	1.5	18°33'22"	91°51'14"	30.5	24	50	10
	IP	11	11:00	0.5	18°46'38"	91°27'12"	29.5	32	50	10
	ZIL-1	13	12:45	3	18°40'48"	91°47'38"	29	35	50	10
	ZIL-2	13	18:45	3.5	18°43'10"	91°42'11"	29	35	50	10
	ZIL-3	12	15:30	4	18°46'05"	91°35'25"	29	35	50	10
	ZIL-4	13	17:30	5	18°44'06"	91°42'56"	29	35	50	10
	ZIL-5	13	11:10	5	18°41'56"	91°48'10"	29	35	50	10
Nortes Ene- 1997	BC	13	11:00	6	18°37'42"	91°51'25"	24	30	50	6
	Atasta	13	12:00	1.5	18°33'22"	91°51'14"	26	24	50	7
	IP	10	11:00	0.5	18°46'38"	91°27'12"	24	28	50	4

Anexo 2. Biomasa (mg) de las CCE (**Nem, Pol, Moll, Cop, Per, Dec, Pec, RV y RNI**) de las especies registradas en las cuatro localidades (BC, Atasta, IP y ZIL) en junio.

Especie/ localidad	BC											A							IP					ZIL								
	CCE	n	Nem	Pol	Moll	Cop	Per	Dec	Pec	RV	RNI	n	Nem	Moll	Cop	Dec	RV	RNI	n	Moll	Dec	Pec	RNI	n	Pol	Moll	Cop	Per	Dec	Pec	RNI	
<i>L. brevis</i>	6										169																					
<i>S. empusa</i>	12										167													7		1.8			1		90.2	
<i>L. setiferus</i>																								13	2						49	
<i>F. aztecus</i>	1										9	6		.9			28.1						8					1		32		
<i>F. duorarum</i>																			3			.9	2.1									
<i>X. kroyeri</i>	55		1					113			668												24			18.6		71	1	912.4		
<i>S. dorsalis</i>	1																															
<i>E. oplophoroides</i>	109		1				12	84		1.7	395.3																					
<i>H. epheliticus</i>	2																															
<i>C. rathbunae</i>	1											1												1							852	
<i>C. similis</i>	14			87							2607												46		2.7	5	6.9		27	3876.4		
<i>D. texanus</i>												2				13																
<i>M. mercenaria</i>	1										580																					
<i>A. mitchilli</i>	2																															
<i>A. felis</i>												4		12.8		94.2							4		15	.9				162.1		
<i>P. carolinus</i>																							5				325		331			
<i>T. lepturus</i>	1										42																					
<i>D. rhombeus</i>	1																															
<i>P. octonemus</i>	1							257			132																					
<i>C. nothus</i>	5							589	14		620												12					406.8	80	1491.2		
<i>C. nobilis</i>																							2		6	4	2		74	2673		
<i>A. lineatus</i>	27	29.7			20.8						663.5								1		16		20	9	93	.9		9		185.1		
<i>T. maculatus</i>	1																															
<i>C. spilopterus</i>												7			18.5	43	1	276.5														
<i>S. nephelus</i>												2		1			42						1								18	
<i>S. testudineus</i>												2	6	25		276	1055															
Total	240											24							10					143								

Anexo 3. Biomasa (mg) de las CCE (**Nem, Pol, Moll, Cop, Per, Dec, Pec, RV y RNI**) de las especies registradas en las tres localidades (BC, Atasta y IP) en enero.

Especie/localidad	BC											Atasta							IP						
	n	Nem	Pol	Moll	Cop	Per	Dec	Pec	RV	RNI	n	Nem	Moll	Cop	Dec	Pec	RV	RNI	n	Pol	Moll	Cop	Dec	Pec	RNI
<i>S. empusa</i>											1						109								
<i>L. setiferus</i>	13						.9			201.1	8							190							
<i>F. aztecus</i>	20						1			157	3							26							
<i>X. kroyeri</i>											13							88							
<i>S. dorsalis</i>	1						.9			1.1															
<i>E. oplophoroides</i>	3									2															
<i>C. rathbunae</i>											4							551							
<i>C. similis</i>	34								30	2504	7						1.8	110.2							
<i>C. sapidus</i>											8					63		726							
<i>C. edentulus</i>	2									216															
<i>H. jaguana</i>	1									440															
<i>A. felis</i>	7						1940	51		1732	16		235	.9	21	10	3243.1		2	8			353		1550
<i>S. foetens</i>																			2						71
<i>P. carolinus</i>																			1				68		40
<i>P. scitulus</i>											1							12							
<i>T. lepturus</i>	6				.9		7	4		137.1	1							67							
<i>D. rhombeus</i>																			1		1				3
<i>E. gula</i>																			7			.9	.4		512.7
<i>E. melanopterus</i>	20			6				99.9	.9	2350.2															
<i>E. plumieri</i>																			1		23				185
<i>C. nebulosus</i>																			1		1				77
<i>B. ronchus</i>											1							8							
<i>C. chrysurus</i>	1			5						19	4							235							
<i>S. setapinnis</i>	2									58															
<i>C. faber</i>											3						25	121							
<i>C. undecimalis</i>											1							96							
<i>A. rhomboidalis</i>																			3						2219
<i>A. lineatus</i>											2							21							
<i>T. maculatus</i>											2	.9						71							
<i>C. spilopterus</i>	5						.9			158.1	8				17.9		491.1								
<i>S. civitatum</i>	2			2						3	3		1					34							
<i>S. nephelus</i>	2										1				8			82							
Total	119										87								18						

Anexo 4. Especies macroepibénticas de la Laguna de Términos (LT), la Sonda de Campeche (SC) y el Golfo de México (GM), su nivel trófico (NT) y sus hábitos alimenticios según diversos autores (A).

Especies	Z	NT	Hábitos	Alimentos	A.
<i>Cephalopoda</i>	LT	C3	carniv depred canibal *pisciv	Peces cams calamar	1
<i>Squilla empusa</i>	SC	C3	depred carniv *pisciv	Poliq biv cams peces gaster cangr.hermitaños	1
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	LT	C2	omniv *herbiv *carniv *detrit	Detrito biv poli q foram crust veg(-):fpl zpl brioz esponj anfi p peces	1
<i>Farfantepenaeus aztecus</i>	LT	C2	oport carniv herbiv depred omniv detrit	MO veg poli q nemat anfi p detrito algas	1
<i>Farfantepenaeus duorarum</i>	LT	C1	herbiv omniv *planctof *detrit carniv	Detrito biv poli q foram crust veg(-):fpl zpl brioz esponj anfi p	1
		C2 juv	omniv carniv *detrit *planctof *herbiv oport depred pisciv	AR LA MO veg detrito poli q anfi p larv.gaster cianof.filam copep diats nemat oligo q ostrac foram hidroid molusc larv.peces tunic crust	
	SC	C2	oport carniv herbiv depred omniv pisciv detrit	MO veg rodof cianof diats dinoflag poli q nemat(+) cams misid copep isop anfi p(+) molusc	1
<i>Litopenaeus setiferus</i>	SC	C2	oport carniv herbiv depred omniv detrit	AR MO veg detrito molusc ostrac copep foram cianof.filams diats(-) brioz esponj coral	1
<i>Sicyonia dorsalis</i>	SC	C2	depred oport carniv herbiv pisciv *omniv	Gaster biv crust poli q foram nemat equins	1
<i>Exhippolysmata spp</i>					
<i>Menippe mercenaria</i>					
<i>Callinectes rathbunae</i>	LT	C3	*detrit *herbiv *carniv *omniv	AR LA Hal micromols Penaeus Call palem detrito	1
<i>Callinectes similis</i>	LT	C1 juv	*detrit *herbiv *carniv *omniv	AR LA Hal micromols Penaeus Call palem detrito	1
		C3	*detrit *herbiv *carniv *omniv		
	SC	C3	omniv		
<i>Callinectes sapidus</i>	LT	C2 juv	omniv detrit *herbiv *carniv *pisciv	AR veg biv(+) ostrac detrito poli q peces.chicos xant misid huevos foram anfi p(-) larv.insectos(-) gaster(-) cams(-)	1
		C3	omniv detrit depred *pisciv *herbiv *carniv oport canibal	AR(-) LA veg:Hal biv(+):mejillones,ostion,almeja xant(+):D.tex C.sap(+) peces(<i>A.mitchilli</i>) medusa gaster: <i>Littorina</i> anfi p poli q larv.insectos(-) detrito(-) Penaeus micromols palem	
<i>Dyspanopeus texanus</i>	LT	C2	carniv detrit depred	Detrito biv	1
Soleidae					
<i>Trinectes maculatus</i>	LT	C2	carniv detrit	AR detrito poli q(+) biv anfi p foram misid	1
<i>Trichurus lepturus</i>	LT	C3	planctof carniv pisciv *detrit *herbiv *omniv	1-zpl:copep.pelag, 2-zpl:copep.bentónico cladoceros cirripedos larv.decap eufasiaceos anfi p, 3-cams misid larv.anchoveta 4-anchovetas y sardinas. Gral:peces(+) detrito diats misid algas cams(-) calamar(-)	1
<i>Polydactilus octonemus</i>	LT	C2	carniv pisciv	AR crust.chicos peces.chicos otros.invertebrados	1
<i>Cynoscion nothus</i>	SC	C3	depred carniv pisciv	1-cams(+) peces, 2-peces(+) cams, F.azt sergestidos Trachyp	1
			depred	Peces, crust	2
<i>Cynoscion nebulosus</i>					

Especies	Z	NT	Hábitos	Alimentos	A
<i>Ariopsis felis</i>	LT	C2	carniv *herbiv *detrit *omniv pisciv	AR Th Hal MO detrito fpl algas isop anfip copep nemat poliq priapulidos ascidia alfeid carid peces foram <i>E.talpoida</i> esponj biv gaster ostrac tanaid veg cnidarios F.azt C.sap misid estomat <i>Eucinostomus Anchoa</i> sardinas crust	1
	SC	C2	carniv pisciv	Cams crust peces	
	GM		omniv bentof	Detrito crust peces plantas	3
<i>Spherooides nephelus</i>					
<i>Spherooides testudineus</i>	LT	C3	carniv *herbiv *pisciv detrit	AR(+) Th MO detrito fpl gaster biv foram cams pags porcel Call cirripedios braq ostrac anfip pulpo esponj ascidias peces poliq algas ostion	1
<i>Citharichthys spilopterus</i>		C2		<i>Trachypenaeus</i> (en SC) crust.chicos poliq	1
	LT	C1- C3	carniv	Crustáceos	6
	GM		depred carniv		7
<i>Eucinostomus gula</i>	LT	C1	omniv detrit *herbiv *carniv	AR MO detrito(++) Th algas fpl biv gaster poliq oligoq cumaceos tanaid nemat esponj foram isop anfip copep ostrac	1
<i>Eucinostomus melanopterus</i>					
<i>Prionotus carolinus</i>		C3	carniv	Crust decap natantia y reptantia isop cumáceos anfip pocos peces	4,5
<i>Prionotus scitulus</i>	LT	C2	carniv pisciv	Juv:C.rath F.azt F.duo palem hipol alfeid peces cams.pasifeid poliq anfip	1
<i>Conodon nobilis</i>					
<i>Cetengraulis edentulus</i>					
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	LT	C2	carniv herbiv *omniv planctof *pisciv	Crust molusc algas diats peces ++:plancton poliq anfip ostrac	1
<i>Selene setapinnis</i>					
<i>Symphurus civitatum</i>					
<i>Harengula jaguana</i>					
<i>Chaetodipterus faber</i>					
<i>Bairdiella ronchus</i>	LT	C2	carniv *detrit *herbiv *omniv	AR MO detrito veg fpl fragsm.conchas artejos.crust	1
<i>Centropomus undecimalis</i>					
<i>Archosargus rhomboidalis</i>		C2 juv	carniv herbiv *omniv	3-8 cm:AR MO Th cianof foram nemat espículas anfip copep ostrac braq poliq	
	LT	C2	carniv omniv *detrit *herbiv *pisciv	8-16 cm:detrito Th Hal fpl filam Acetab brioz poliq oligoq huevo.pesz peces.chicos anfip ostrac tanaid biv gaster 16-20 cm:cams.juv tanaid biv	1
<i>Diapterus rhombeus</i>					
<i>Synodus foetens</i>	LT	C3	*herbiv carniv *pisciv *canibal	Fragms Hal algas diats isop E.argent crust molusc peces <i>Sicyonia</i> (en SC) poliq	1
<i>Eugerres plumieri</i>	LT	C1	*herbiv carniv	AR MO veg fpl tanaid artejo.crust huevos fragsm.conchas biv poliq ostrac copep anfip isop cumaceos decap gaster	1

Autores: 1. Raz-Guzmán (com. pers.). 2. Tapia García, *et al.* (1988). 3. Kobelkowsky, *et al.* (1995). 4. Yáñez-Arancibia (1978). 5. Braga & Braga (1987). 6. Licona, *et al.* (1996). 7. Castillo-Rivera, *et al.* (2000).

Abreviaturas:

C1=consumidor primario: detrit, herbiv, omniv, planctof, filtr, carniv de fauna chica

C2=consumidor secundario: carniv, poca veg, detrito

C3=consumidor terciario: carniv (veg y detrito solo accidentalmente)

* = no registrados, deducidos. (+) abundante, (-) poco abundante

bentof=bentófago, **carniv**=carnívoro, **depred**=depredador, **detrit**=detritívoro, **filtr**=filtrador, **herbiv**=herbívoro, **omniv**=omnívoro, **oport**=oportunista, **pisciv**=piscívoro, **planctof**=planctófago

poliq=nereidos

biv=*Rangia cuneata*, *Brachidontes* spp, *Crassostrea* spp

gaster=*Neritina reclinata*

anfip=*Gammarus* spp, *Ampithoe longimana*

cams=peneidos

misid=*Mysidopsis* spp

cangr=*Rhithropanopeus harrisi*, *Callinectes sapidus*

larvas insectos=quironómidos

peces=*Anchoa mitchilli*, *Micropogonias undulatus*

AR=arena

LA=limo-arcilla

MO=materia orgánica

veg=vegetación

Th=*Thalassia testudinum*

Hal=*Halodule wrightii*

rodof=macroalgas rodofitas

fpl=fitoplancton

diats=diatomeas

dinoflag=dinoflagelados

cianof=cianofitas

filam=algas filamentosas

Acetab=*Acetabularia* spp

zpl=zooplancton

copep=copépodos

ostrac=ostrácodos

foram=foraminíferos

hidroid=hidroides

brioz=briozoarios

tunic=tunicados

nemat=nemátodos

platelm=platelmintos

oligoq=oligoquetos

poliq=poliquetos

micromols=micromoluscos

molusc=moluscos

biv=bivalvos

gaster=gasterópodos

equins=equinodermos

esponj=esponjas

estomat=estomatópodos

crust=crustáceos

misid=misidáceos

anfip=anfípodos

isop=isópodos

tanaid=tanaidáceos

decap=decápodos

cams=camarones

F.azt=*Farfantepenaeus aztecus*

F.duo=*Farfantepenaeus*

duorarum

Trachyp=*Trachypenaeus* spp

carid=carideos

alfeid=alfeidos

hipol=hippolytidos

palem=palemonidos

pasifeid=pasifeidos

pags=pagúridos

cangr hermitaños=cangrejos

hermitaños

porcel=porcelánidos

E.talpoida=*Emerita talpoida*

braq=braquiuros

Call=*Callinectes* spp

C.rath=*Callinectes rathbunae*

C.sap=*Callinectes sapidus*

xant=xántidos

D.tex=*Dyspanopeus texanus*

E.argent=*Eucinostomus*

argenteus

fragms=fragmentos

larv=larvas

juv=juvenil

