



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación estacional y espacial de la comunidad de invertebrados asociados a las raíces de mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en la Laguna de Sontecomapan, Veracruz, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

ADONIS JAQUELINA MINGÜER RODRÍGUEZ



DIRECTOR DE TESIS:
DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA

Ciudad Universitaria, CD.MX., 2016



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.

Hoja de datos

1. Datos del alumno

Minguer
Rodríguez
Adonis Jaquelina
56566571
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
307210007

2. Datos del Tutor

Dr. Fernando
Álvarez
Noguera

3. Datos del sinodal 1

Dr. José Luis
Villalobos
Hiriart

4. Datos sinodal 2

M. en C. Iván Israel
Castellanos
Vargas

5. Datos sinodal 3

Dr. María de la Luz
Espinosa
Fuentes

6. Datos sinodal 4

M. en C José Luis
Botolini
Rosales

7. Datos del trabajo escrito

Variación estacional y espacial de la comunidad de invertebrados asociados a las raíces de mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en la Laguna de Sontecomapan, Veracruz, México. 73p. 2016.

Dedico este trabajo a:

Mis padres:

Julia Alejandra Rodríguez y Miguel Ángel Mingüer Chong

Mi hermana:

Nathiel Alejandra Mingüer Rodríguez

Mis tíos y primo:

Ana, Iván, Victor y Urim

A mi amiguito Hippies

Y

A Javier LP.

Agradecimientos:

A la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la oportunidad y los espacios necesarios para desarrollar mi formación académica.

A la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” y al Instituto de Biología de la UNAM por brindarme sus instalaciones para la elaboración de este trabajo.

Al Dr. Fernando Álvarez Noguera por brindarme su apoyo, paciencia y confianza en la elaboración de este trabajo. Gracias por compartir sus conocimientos y comentarios que sirvieron para enriquecer esta investigación

Al taller de invertebrados de la zona costera y arrecifal del Golfo de México por darme las herramientas teóricas para la realización de este trabajo a través de mis profesores y a mis compañeros por la ayuda durante los muestreos.

A mis sinodales, al Dr. José Luis Villalobos (Pepe) por tus observaciones y comentarios sobre mi trabajo y sobre todo por tus consejos como profesor de taller. Al M. en C. José Luis Bortolini y la Dr. María de la Luz Espinosa por sus comentarios y observaciones finales.

Al M. en C. Iván Castellanos Vargas por todo su apoyo desde el inicio de este proyecto para resolver todas y cada una de mis dudas, gracias por ser otro asesor e interesarse en que este trabajo saliera adelante. Muchas gracias por ser uno de los mejores profesores de la facultad que sin duda influenciaron mi decisión a dedicarme a la ecología, por todas sus enseñanzas, por todo el maltrato en el curso de ecología y sus palabras de apoyo durante todo el proceso (siempre me hacían el día), por medio confiar en mí y hacer que yo creyera en mí.

A mi familia, mis padres, tíos y hermana por todo su apoyo y cariño a lo largo de este proceso.

A mis compañeros del laboratorio Viri, Gustavo, Chavita, Ale Monterrosas, Sergio, Olinka, Manuel, Faby, Juan Carlos por sus consejos, su apoyo y por compartir buenos momentos de trabajo en el laboratorio. A Leo por todos tus consejos y apoyo en la elaboración de mis resultados y para sobrevivir en el laboratorio. A Sharif por ayudarme a identificar isópodos y los consejos de vida. A la por hacer de las tardes de trabajo más divertidas y por tu ayuda para identificar mis cangrejos. A Janet por todas esas platicas llenas de chisme y risas, gracias por brindarme tu confianza y permitirme conocerte un poco más, por toda tu ayuda para identificar los anfípodos y cosas que solo tú sabes de la colección.

A Eric por ser como mi asesor, gracias por toda tu ayuda, correcciones, consejos, y comentarios. En serio muchas gracias, por tu paciencia y siempre decirme “si puedes”, por confiar en mí, darme tu amistad, tus consejos de vida y sobre todo gracias por escucharme siempre.

A Alain por todo el amor, apoyo y paciencia que durante toda la licenciatura no dudaste en demostrarme. Por llevarme de la mano y no dejarme caer en ningún momento, aun en las peores situaciones. Gracias por permitirme crecer a tu lado, por todas tus enseñanzas y darme uno de los cariños más sinceros que he recibido, por nunca olvidarme y siempre estar al pendiente de mí. Te quiero mucho tú.

A mis amigos de la Facultad Edna, Vane, Maleny e Itzel por escuchar mis problemas existenciales, abrazarme y darme ánimos. A los alfas lomos plateados de lengua viperina (Karla Rea y Kike) por acompañarme en mis tardes de biblioteca y hacerme reír, gracias por su apoyo, sus platicas, las tardes de cine y comida, consejos y sobre todo por no dejar que esta amistad se perdiera a pesar de la distancia momentánea y una que otra diferencia. A Jetsi y Dianita por sufrir juntas en ecología demostrándome lo fuertes que son, las risas y los desvelos.

A Zay y Rachel por compartir tantos momentos en la facultad, el museo, taller, escucharme y estar ahí para lo que se ofreciera. Sin ustedes no hubiera sido lo mismo.

A mis profesores de la carrera el M. en C. Noé Pacheco y al Biol. Jorge Rojas por sus enseñanzas, consejos y su amistad.

A mis amigos del UNIVERSUM David, Omar, Aketzalli, Oscar, Eva, Bismark, Dante, Araceli, Gaby, Carlos, Daniela y Karina por hacer de mi estancia ahí más divertida llena de momentos únicos e inolvidables. A Armando por todo tu cariño, apoyo y todos esos momentos que pasamos juntos que sin duda marcaron y llenaron de felicidad mi estancia en el museo.

A mi profesora Luz y mis amigos del AFG Dany, Jess, Jesús, Yuli, Wendy, Oscar, Carlos, Susy, Raúl, Angélica, Perla a las señoras Martha y Teresita por hacer de cada entrenamiento y carrera momentos especiales de risas y cansancio convertido en satisfacción, por motivarme a ser mejor día a día, vencer el miedo y no decir “no puedo”.

A “La bombilla” por confiar en mí al darme la oportunidad de seguir aprendiendo sobre la divulgación de la ciencia y formar parte de este hermoso proyecto, sobre todo a Aketzalli por ser un ejemplo a seguir de cómo ser mujer y de fortaleza.

Y a Javier, ya que sin ti esto no sería posible. Gracias por devolverme las risas que hace mucho no tenía y ayudarme a disfrutar y aprovechar todas y cada una de las pequeñas cosas de la vida amarilla. Tengo un mar de cosas que agradecerte, pero aquí, específicamente quiero hacerlo por guiarme en el camino de la tesis y no desistir a pesar de mis berrinches, dedicarme tu tiempo y espacio, por celebrar mis triunfos y mis derrotas. Cariño, eternamente te estaré agradecida por ayudarme a dar este gran paso. Asítodojunto.

Índice

Resumen.....	1
Introducción	2
Lagunas costeras.....	2
El ecosistema de manglar.....	4
Importancia ecológica del manglar	7
Comunidad biótica asociada a las raíces de mangle.....	8
Factores que determinan la estructura de la comunidad biótica asociada a las raíces de mangle	10
Justificación	12
Antecedentes.....	13
Ecología de invertebrados asociados a raíces de mangle	13
Estudios en México sobre ecología de invertebrados asociados a raíces de mangle.....	14
Estudios realizados en la laguna de Sontecomapan	15
Objetivos	17
General.....	17
Particulares.....	17
Área de estudio.....	18
Materiales y métodos	20
Resultados	24
Parámetros físico-químicos	24
Estructura de la comunidad de invertebrados	28
Efectos de las condiciones ambientales sobre la estructura comunitaria	38
Discusión	43
Caracterización de la Laguna	43
Estructura de la comunidad de invertebrados	49
Comparaciones con otras lagunas costeras	54
Factores físicos-químicos y la comunidad de invertebrados en Sontecomapan.....	59
Conclusiones.....	62
Apéndice 1.....	63
Literatura citada	64

Mingüer, R. A. J. 2016. Variación estacional y espacial de la comunidad de invertebrados asociados a las raíces de mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en la Laguna de Sontecomapan, Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 73 p.

Resumen

La comunidad de organismos asociada a las raíces de mangle, está integrada principalmente por invertebrados que utilizan esta zona de forma temporal o permanente como un sustrato firme, disponible entre sedimentos fangosos o arenosos, en el cual pueden desarrollarse, generando una gran cantidad de microhábitats, lo que provoca que ésta sea una zona de alta diversidad biológica. Al encontrarse en un hábitat con fuertes fluctuaciones de salinidad, materia orgánica, nutrientes, concentración de oxígeno disuelto, temperatura, así como en el nivel medio del agua, esta comunidad presenta variaciones en la dinámica y estructura de sus poblaciones espacial y temporalmente. La laguna de Sontecomapan presenta diferentes temporadas climáticas que afectan los parámetros físico-químicos de su agua, por ello, en este trabajo se caracterizó la fauna asociada a las raíces de mangle y se evaluó la asociación de dichos gradientes ambientales con los patrones de distribución y abundancia de las especies durante un año. A partir de 4 muestreos trimestrales (mayo, agosto y noviembre del 2013 y febrero del 2014) en tres sitios, distribuidos a lo largo de la laguna, se colectaron todos los organismos asociados a tres raíces de mangle en cada sitio y se registraron los parámetros físico-químicos del agua, (salinidad (‰), pH, temperatura (°C) y concentración de oxígeno disuelto (O₂ ml/L)). Se encontró que la comunidad de invertebrados está compuesta por 17 especies de los phyla: Annelida, Mollusca y Arthropoda; estas especies son típicas de ambientes estuarinos, eurihalinas y su distribución dentro de la laguna es amplia. Se observó que la abundancia de los organismos fue mayor durante temporadas de lluvias y nortes y en los sitios alejados de la boca de la laguna, es decir, cuando se presentó menor salinidad, temperatura y mayor cantidad de contenido de oxígeno disuelto. Mientras que la diversidad y riqueza de especies fueron altas en el sitio cerca de la boca y durante la temporada de secas, donde se presenta mayor salinidad y menor cantidad de oxígeno disuelto.

Introducción

La zona costera es el espacio geográfico de interacción entre el medio acuático y el terrestre, constituido por una porción continental y una porción marina definida a partir de la plataforma continental (Lara-Lara, 2008). En esta zona se encuentra una serie de ecosistemas complejos, que se caracterizan por presentar gradientes o ecotonos (zonas de transición entre ambientes), ligados a través del flujo de materia y energía, siendo el agua la principal responsable de este constante intercambio entre el continente, el océano y la atmósfera. (Ortiz *et al.*, 2010).

La diversidad de condiciones, formas y la dinámica del medio costero, da lugar a ambientes claramente distinguibles entre sí, sea por el tipo de sus sedimentos, geoformas o bien, otro tipo de variables oceanográficas (Álvarez-Arellano y Gaitán, 1994); así, ambientes como playas, lagunas costeras, estuarios, marismas, bahías, caletas, ensenadas, cenotes y aguadas, son ambientes ampliamente representados dentro de esta zona y en conjunto conforman lo que se denomina “línea de costa” (Lara-Lara *et al.*, 2008). Todos estos elementos constituyen una extensa área de interacción de procesos geológicos, atmosféricos y oceanográficos que contienen una gran riqueza biótica (Castañeda y Contreras, 2003).

En México la línea de costa comprende 11,592 km, de los cuales 3,117 km corresponden a la zona del Golfo de México y mar Caribe, y 8,475 km corresponden al margen costero del Pacífico (De la Lanza *et al.*, 2013). Particularmente 13,119.83 km² de esta extensión está ocupada por lagunas costeras, lo que corresponde a alrededor de 164 cuerpos de agua distribuidos para ambas costas del país, 76 de ellas localizadas en el Golfo de México (6,332 km²) y 88 en el Pacífico (6,787 km²) (SEMANART, 2009).

Lagunas costeras

Una laguna costera se define como un cuerpo de agua somero ubicado dentro de una depresión de la zona de costa, comunicado temporal o permanentemente con el mar a través de uno o más canales (García, 1999) y protegido por algún tipo de barrera arenosa o rocosa (Herrera y Morales, 2011). Frecuentemente se ubican cerca de la desembocadura de algún río, por lo que son el punto de encuentro de dos masas de agua con diferentes

características físico-químicas, una masa de agua dulce que proviene de los escurrimientos locales y agua marina acarreada por la marea (Contreras, 1988).

Presentan una distribución mundial al ocupar el 13% de la zona costera en todo el mundo (Kjerfve, 1994); se les ha denominado como un ambiente del tipo humedal estuarino, que se define por la presencia de agua salobre originada de la dilución gradual de agua de mar por medio de aportes de agua dulce (Barrionuevo, 2007). Por sus características físicas, las lagunas costeras pueden presentar fuertes gradientes direccionales de salinidad, materia orgánica, nutrientes y concentración de oxígeno disuelto, así como fluctuaciones continuas en el nivel medio del agua y temperatura (García, 1999). Algunas de estas variaciones están sujetas a una periodicidad estacional y otras pueden calificarse como elementos de un régimen de perturbaciones a menores plazos, incluso diarios (Sánchez, 2007). Aunque estos fenómenos estén relacionados con sus características físicas, en gran medida dependen de fenómenos meteorológicos, como las precipitaciones, la evaporación, temperatura ambiente y la adición de agua marina (Garrido *et al.*, 2011).

Al ser someras y presentar una amplia extensión, generalmente registran corrientes lentas con sedimentos predominantemente fangosos (Contreras, 1988); la temperatura del agua es similar a la temperatura atmosférica y las variaciones en la salinidad se manifiestan espacial y temporalmente en gradientes horizontales, donde se observan propiedades oligohalinas cerca de las desembocaduras de los ríos o en temporadas de alta precipitación, mesohalinas en la zona de mezcla y finalmente, eurihalinas en la zona de comunicación con el mar o temporadas de baja precipitación y temperaturas muy altas (Contreras, 1988).

Estos fenómenos actúan como filtros en la selección de especies colonizadoras, ya que son ambientes muy heterogéneos en su fisiografía e hidrología (Garrido *et al.*, 2011). Su conformación estructural resulta de la interrelación de varios ecosistemas, de los cuales reciben y almacenan diferentes cantidades de materia orgánica y nutrientes (Herrera y Morales, 2011).

Una de las principales características de estos sistemas es su elevada productividad primaria, originada a partir del aporte regular de agua dulce por parte de los ríos, que es la fuente fundamental de nutrientes, particularmente en forma de nitrógeno y fósforo. Esto, junto con el aporte de luz, el CO₂ y la poca profundidad de la laguna, permite el establecimiento de comunidades microfitobentónicas que, junto con el fitoplancton y la presencia de vegetación acuática, son la principal fuente de productividad primaria (Contreras, 2001).

Aunque las lagunas costeras están conectadas con los ambientes a su alrededor, se desarrolla un mecanismo para la regulación de su estructura y funcionamiento, lo cual se observa en la productividad biológica específica y su capacidad de carga (Cedeño, *et al.*, 2010); sin embargo, la intensidad y frecuencia de la mezcla de los diferentes tipos de agua determina en su mayor parte los cambios estacionales de sus características químicas y por lo tanto de las poblaciones biológicas que las habitan (Garrido *et al.*, 2011).

Gran parte de las lagunas costeras están rodeadas por bosques de mangle, en conjunto, forman un ecosistema de amplia distribución propio de las zonas tropicales y subtropicales (Romero-Murillo y Polanía, 2008), siendo sitios realmente privilegiados por la riqueza natural que encierran y por los servicios ecosistémicos que brindan (CONABIO, 2008).

El ecosistema de manglar

El mangle es un tipo de vegetación que se desarrolla en planicies costeras de los trópicos y subtrópicos, en zonas donde la temperatura ambiental es mayor a los 20°C, generalmente se encuentran alrededor de lagunas costeras cubriendo con su dosel entre 60% y 75% de estas zonas (Agráz-Hernández *et al.*, 2006).

Se caracteriza por ser una comunidad de plantas halófitas facultativas de hábitos arbóreos o arbustivos resistentes a la salinidad del agua ya sea en ambientes que van desde dulceacuícolas (0‰) hasta hipersalinos (>40 <90‰), pero que alcanzan su máximo desarrollo en condiciones salobres (≈15‰) (Quinceno y Palacio, 2008). Presentan una cobertura más extensa en áreas costeras que están asociadas a grandes descargas de ríos

pues les proporcionan una gran cantidad de nutrientes y ambientes de baja salinidad (Moreno *et al.*, 2002).

Indistintamente de la especie, los mangles se caracterizan por estar adaptados a sustratos que van desde suelos limosos hasta arenosos, inestables e incluso inundables, con bajas concentraciones de oxígeno y altos niveles de anhídrido carbónico, elementos característicos de los sedimentos ricos en materia orgánica (Odum *et al.*, 1972; Quinceno y Palacio, 2008). Han desarrollado estrategias reproductivas como la viviparidad o criptoviviparidad, es decir, producen frutos que germinan en la planta madre y que forman propágulos e hipocotilos, así como diferentes adaptaciones fisiológicas. Por ejemplo, la respiración y asimilación de sales se realiza por medio de un sistema de raíces verticales conocidas como pneumatóforos que capturan oxígeno atmosférico y glándulas en las hojas o modificaciones en su morfología que les permiten secretar el exceso de sal (Agráz-Hernández *et al.*, 2006; Bortolini y Hernández, 2008). Estas características les han permitido colonizar exitosamente ambientes ecofisiológicamente exigentes (Quinceno y Palacio, 2008).

En México, de los 11,592 km de litoral con que cuenta 1,567,300 ha están cubiertas de manglar (Castañeda y Contreras, 2003), abarca el 0.4% del total de litoral del territorio, lo que representa el 5% del total mundial y colocan a nuestro país en el cuarto lugar de 125 países que poseen una amplia extensión de manglar (Rodríguez-Zuñiga *et al.*, 2013). Siendo la costa del Pacífico en donde se encuentran asentados los más grandes bosques de manglar en los estados de Nayarit, Sinaloa y Sonora (Bortolini y Hernández, 2008) (Figura 1).

A nivel mundial, se conocen alrededor de 69 especies núcleo de mangles (Agráz-Hernández *et al.*, 2006); de las cuales en México sólo se encuentran cuatro especies: mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.), mangle blanco (*Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn), mangle negro (*Avicennia germinans* (L.)) y mangle botoncillo (*Conocarpus erectus* (L.)) (Rodríguez-Zuñiga *et al.*, 2013). Estas especies forman extensos bosques de una sola especie o bosques mixtos en los cuales se presenta una notable sucesión (Calderón *et al.*, 2009). Generalmente la especie predominante es el mangle rojo, que crece en los bordes

del manglar, detrás de ella se encuentra el mangle blanco y finalmente el mangle negro; esta zonación puede estar relacionada con el nivel de la marea que inunda las zonas en las que se establecen (CONABIO, 2008) o por la respuesta de las especies a la salinidad e inundación, las interacciones de competencia por espacio y la dispersión de los propágulos (Calderón *et al.*, 2009).

En particular *R. mangle* presenta un amplio patrón de distribución por lo que se le puede encontrar a lo largo de las costas del Golfo, el Pacífico y el Caribe, en latitudes tan extremas como la Isla San Esteban en Baja California o Huixtla en el sur de Chiapas. En la vertiente del Golfo se presenta desde Tamaulipas hasta Yucatán y Quintana Roo y en la vertiente del Pacífico desde Baja California Sur, Sonora hasta Chiapas (Rodríguez-Zuñiga *et al.*, 2015).

A pesar de presentar una marcada especificidad de hábitat, se le puede encontrar en distintos paisajes geomorfológicos, que presentan diferencias en salinidad, temperatura, hidrología y el clima; factores que le brindan un rango de variación en sus estructuras. Es la especie de mangle que típicamente se ubica en la parte de mayor influencia salina (al frente del manglar) en donde el nivel de inundación es mayor, presenta una fácil adaptación a sitios salinos y anegados por lo que se trata de una especie con capacidades para explotar hábitats con condiciones particulares, por ejemplo, sitios con baja disponibilidad de nutrientes. Una característica sobresaliente de la especie es su complejo sistema de raíces aéreas en forma de zancos que parten del tronco o de las ramas laterales (raíces pivotantes) para anclarse y sostenerse en el suelo fangoso (CONABIO, 2008).

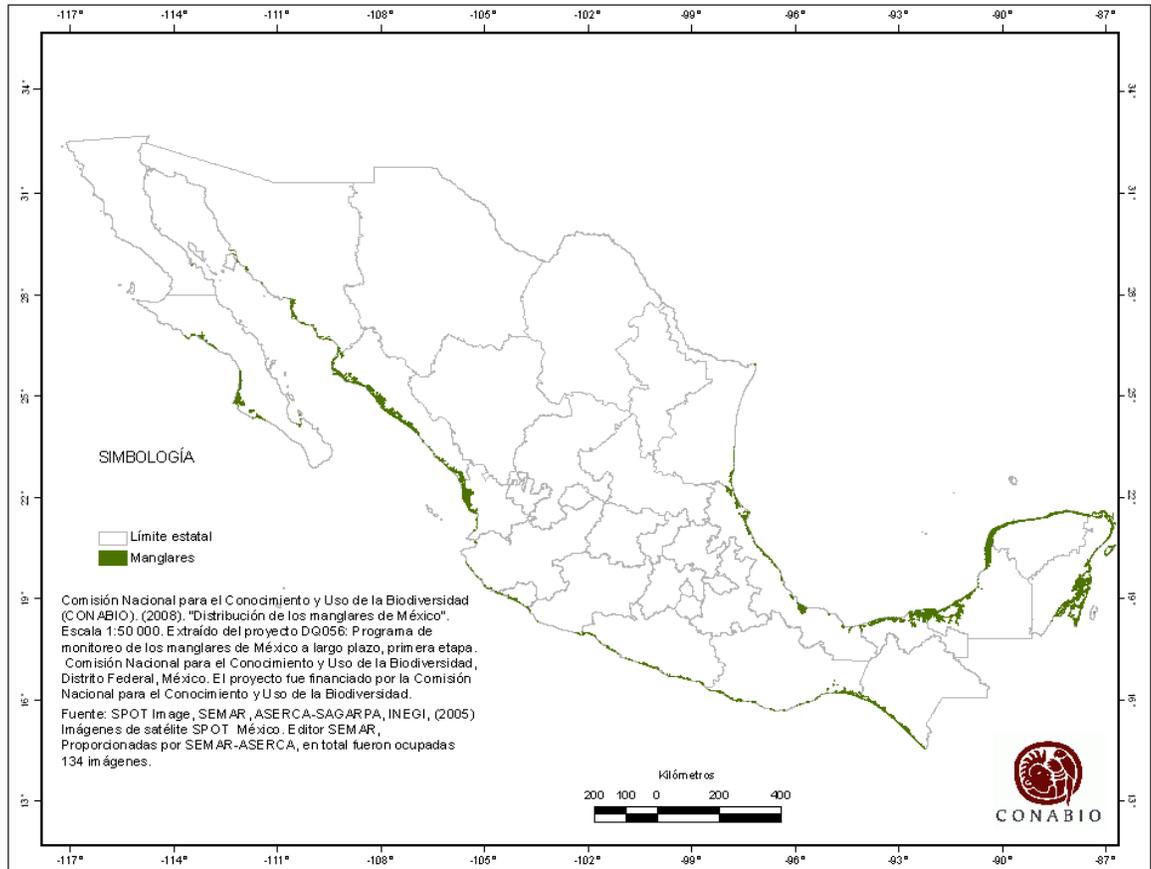


Figura 1. Mapa de la distribución de los manglares en México tomado de Rodríguez-Zúñiga *et al.* (2013).

Importancia ecológica del manglar

Los bosques de mangle se encuentran relacionados funcionalmente con los ecosistemas lagunares estuarinos, creando un ecosistema que proporciona múltiples servicios de valor para la sociedad, la flora, la fauna y para el mantenimiento de sistemas y procesos naturales (Agráz-Hernández *et al.*, 2006). El manglar como ecosistema, es una unidad integrada y autosuficiente, con componentes vegetales y animales altamente adaptados a las condiciones especiales del ambiente. Manifiesta este dinamismo a través de cambios en la estructura de las comunidades que alberga (Barrionuevo, 2007), característica que juega un importante papel en la ecología de las costas tropicales (Márquez y Jiménez, 2002).

Al ser un ecosistema abierto, requiere del aporte de agua dulce de ríos, arroyos, y mantos freáticos, así como de agua marina (Agráz-Hernández *et al.*, 2006) por lo que presenta una notable conectividad entre ríos, los pastos marinos y los arrecifes de coral a través del flujo de especies, energía y materia orgánica (Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2013).

Por lo anterior, es considerado como uno de los ecosistemas costeros más importantes, desde el punto de vista ecológico al presentar una elevada productividad y proporcionar un hábitat prioritario para el manejo sostenible de una gran diversidad de especies de vertebrados e invertebrados de importancia ecológica y comercial (Farrapeira *et al.*, 2009). Proporciona a las especies, endémicas o migratorias, zonas de refugio, desove, crianza y alimentación (Agráz-Hernández, *et al.*, 2006), tanto el dosel como las raíces proporcionan verdaderos hábitats y microhábitats que permiten el desarrollo de una alta diversidad biótica (Padilla y Palacio, 2008).

Estos ecosistemas sirven como sistemas naturales de control, barrera contra inundaciones e intrusión salina, control de la erosión al proteger la costa de vientos y mareas contribuyendo al mantenimiento de la línea de costa, así como la retención de arena sobre las playas, además de funcionar como filtro biológico (Agráz-Hernández *et al.*, 2006) en donde se retienen o procesan contaminantes, exceso de nutrientes y se degrada o almacena materia orgánica. Funcionan, además, como filtros de agua, lo que permite el abastecimiento de mantos freáticos, actúan como sumideros de bióxido de carbono ya que capturan gases de efecto invernadero (CONABIO, 2008), representan un recurso forestal al proporcionar materias primas para la industria (Agráz-Hernández *et al.*, 2006) y un ambiente apto para el ecoturismo.

Comunidad biótica asociada a las raíces de mangle

La comunidad de manglar es algo más que un conjunto de árboles fisiológicamente adaptados a vivir en aguas salobres, una gran cantidad de organismos viven en, sobre o alrededor de los árboles de mangle, formando una comunidad heterogénea de organismos (Hogarth, 2007). Particularmente, las raíces del mangle proporcionan un hábitat idóneo para una gran biodiversidad tanto terrestre como acuática, funcionan

como sustrato y hábitat para los organismos de forma permanente o transitoria (Romero-Murillo y Polanía, 2008).

La diversidad acuática se puede dividir como fauna asociada a las raíces y la que circunda entre las raíces (Vicencio, 2012). Bacterias, hongos, algas, plantas, invertebrados como insectos, moluscos, anélidos, crustáceos, esponjas, ascidias, cnidarios y equinodermos y vertebrados como peces, anfibios y reptiles, son organismos comunes en este ambiente (Padilla y Palacio, 2007). Presentan mecanismos de adaptación a las variaciones de salinidad y temperatura del agua, resistencia a la desecación e inmersión con diferentes tipos de hábitos, incrustantes, perforadores y vágiles (Reyes y Campos 1992). Mientras que su papel en la cadena trófica puede abarcar desde filtradores, herbívoros o depredadores y, a su vez, servir como fuente de alimento para organismos de mayor tamaño (Romero-Murillo y Polanía, 2008).

La fauna asociada a las raíces del mangle está representada principalmente por organismos invertebrados epibiontes, que encuentran en ellas un sustrato disponible entre sedimentos fangosos o arenosos, pues prácticamente son la única oferta de sustrato sólido. De esta forma se generan microhábitats que permiten el desarrollo de una alta diversidad biótica (Padilla y Palacio, 2008) atrayendo a organismos que ocupan las raíces de mangle de forma temporal, ya sea estacional o durante una parte de su ciclo de vida (Hogarth, 2007), por lo que es común encontrar numerosos estadios tempranos del ciclo de vida de estos organismos (Padilla y Palacio, 2007).

Esta comunidad, se caracteriza por estar claramente dominada por organismos filtradores, situados cerca de la superficie, tales como balanos, tunicados, briozoos, poliquetos y bivalvos. A estos organismos se les asocian sus depredadores, tales como los moluscos gasterópodos y algunas especies de decápodos o simplemente organismos vágiles que circundan las raíces como platelmintos, anélidos y otros crustáceos como anfípodos e isópodos (Vicencio, 2012). Algunos otros se caracterizan por ser organismos perforadores como moluscos de la familia Teredinidae y Pholadidae o crustáceos isópodos del género *Sphaeroma* (Hogarth, 2007).

Típicamente son especies estuarinas, que por sus mecanismos de adaptación a las variaciones de salinidad, temperatura y mareas algunas sólo pueden encontrarse en estos ambientes. Pero, también es común encontrar especies dulceacuícolas y marinas que ocasionalmente penetran en aguas salobres, manteniéndose en constante movimiento a través de los gradientes de salinidad y utilizando la laguna como área de crianza, desove o bien para alimentarse, por lo que su frecuencia de aparición en el sistema salobre es muy baja (Barrionuevo, 2007).

En conjunto, conforman una comunidad cuya estructura es compleja y aunque poco se conoce sobre su dinámica, su función es crucial para el ecosistema (Hogarth, 2007), ya que actúan como procesadores de *detritus* y como fuente de alimento para muchas otras especies (Padilla y Palacio, 2007). Toda esta comunidad de organismos tiene un rol crítico en el mantenimiento de la productividad del manglar, ya que puede provocar beneficios o daños al mismo, por ejemplo los epibiontes incrustados en las raíces pueden reducir la tasa de crecimiento de las raíces, al bloquear el intercambio de gases por las lenticelas, los organismos perforadores dañan las raíces al dejarla propensas a adquirir bacterias u hongos que las colapsan. Sin embargo, la presencia de poblaciones controladas de estos organismos promueven el crecimiento de raíces adventicias, lo que se traduce en un mejor anclaje para el árbol y a su vez proporciona una zona para ser habitada, manteniéndose de esta forma un equilibrio dentro en el sistema (Hogarth, 2007).

Factores que determinan la estructura de la comunidad biótica asociada a las raíces de mangle

La comunidad de invertebrados asociados a las raíces de mangle contienen muchas especies que presentan variaciones a través del tiempo y espacio, por temporadas climáticas, entre sitios, e incluso entre las raíces vecinas; características que plantean un cuestionamiento sobre los factores que determinan la estructura de las comunidades presentes y su variación (Hogarth, 2007). Se ha reportado que los factores fundamentales que estructuran la composición de las comunidades epibiontes en las raíces de mangle son la salinidad, la temperatura, la turbidez, la pluviosidad, el pH, el oxígeno disuelto, la

granulometría, la cantidad de materia orgánica y la vecindad con otros ecosistemas (Ruiz y López-Portillo, 2014).

La estacionalidad de las condiciones climáticas afectan significativamente la reproducción y distribución de los organismos asociados a las raíces del mangle, reflejándose en sus procesos de sucesión (Prüsmann y Palacio, 2008). Al ser estas condiciones muy variables dentro de los sistemas lagunares, los organismos deben presentar características adaptativas como tolerancia a la desecación, las variaciones de salinidad, temperatura y oxígeno disuelto, al grado de consolidación del sustrato, la presencia de detritos orgánicos, movimiento del agua e incluso la contaminación.

En aguas tropicales donde la temperatura, la intensidad lumínica y el fotoperiodo experimentan ligeros cambios a través del año, la salinidad constituye indudablemente un factor predominante sobre la dinámica de las poblaciones de los organismos asociados al manglar (Prüsmann y Palacio, 2008). Factores como la temperatura, por ejemplo, regulan las funciones metabólicas de los organismos y por lo tanto tienen un efecto directo en su crecimiento, maduración y reproducción. Mientras que el oxígeno disuelto influye definitivamente en la supervivencia y crecimiento (Yaldez-Holguín y Martínez-Cordova, 1993).

Cada especie responde a la heterogeneidad ambiental espacial y temporal de una manera única, lo que hace que sea difícil explicar o predecir los patrones de comportamiento de las especies (Fanrsworth y Ellison, 1996). Por lo que discernir las múltiples fuerzas que estructuran a las comunidades en ocasiones no es claro, mucho menos a que escala espacial los organismos responden a los amplios cambios en los parámetros físicos del hábitat (Lee, 2007).

Justificación

Las lagunas costeras presentan una dinámica muy particular en la cual experimentan perturbaciones y fluctuaciones ambientales frecuentes debido a que se ubican en zonas de transición entre los ecosistemas terrestres y acuáticos. Se consideran como sistemas que presentan un estrés natural que interviene sobre la composición de su flora y fauna; en este sentido, una muestra obtenida en un momento dado comprenderá una serie de especies abundantes favorecidas por las condiciones ambientales, así como algunas especies escasas que representan el resto de poblaciones precedentes o aquellas que inician su establecimiento.

El comportamiento de la comunidad de organismos funcionará como un indicador de la presencia o ausencia de diversos factores físico-químicos y biológicos que ejercen un control sobre el ecosistema; de manera que resulta importante conocerlos y examinar su patrón de comportamiento. Por ello, en este estudio se determinará la composición de los invertebrados asociados a la raíces de mangle, caracterizando su comportamiento a través de diferentes temporadas climáticas, esperando encontrar un patrón que refleje las condiciones y procesos, característicos de cada temporada, dentro del ecosistema.

Antecedentes

Ecología de invertebrados asociados a raíces de mangle

Se han reportado numerosas investigaciones sobre las comunidades faunísticas asociadas a las raíces de mangle en diferentes partes del mundo, la mayor parte de estos trabajos provienen de estudios realizados en la región del Mar Caribe (Ruiz y López-Portillo, 2014). Los aspectos evaluados en estos estudios básicamente son el análisis de uno o varios taxa que componen dichas comunidades y su comportamiento ante la presencia de gradientes ambientales, estacionales o espaciales, en cada sistema estuarino. Los cambios en la composición y estructura de la comunidad, así como los procesos de colonización y sucesión, se usan como base para la descripción de las interacciones entre los elementos bióticos y abióticos, que sostienen a los sistemas lagunares estuarinos. Con base en lo anterior, los resultados obtenidos en algunas de estas investigaciones muestran que la disponibilidad de hábitats, las características geomorfológicas de la laguna, la influencia de agua dulce, mareas y temporadas climáticas, generan cambios en los factores físico-químicos del agua, siendo la salinidad el más importante de ellos. Estos cambios influyen en el desarrollo de las comunidades mediante el aumento o disminución de las poblaciones, del número de especies y su distribución, conociendo de esta forma cuales son las condiciones favorables para cada organismo que depende de las adaptaciones y requerimientos de cada especie.

Por ejemplo, en las costas de Venezuela, Márquez y Jiménez (2002) analizaron la comunidad de moluscos; Márquez *et al.* (2006) la comunidad de crustáceos; Cedeño *et al.*, (2010) evaluaron la composición de organismos, pertenecientes a Mollusca y Arthropoda (Crustacea) respectivamente; Guerra (2012) mediante la identificaron *in situ* (identificación fotográfica) presentaron una aproximación cuantitativa de la diversidad de especies incrustantes, incluyendo en su estudio algas, tunicados, bivalvos, esponjas, celenterados, briozoarios, cirripedios y poliquetos. Sin contrastar estos resultados con parámetros físico-químicos.

Otros estudios no solo evalúan a las comunidades asociadas a las raíces de mangle, sino que además las comparan con comunidades asociadas a otros sustratos ya sean

artificiales, como estacas hechas con raíces del mangle o de diferente origen (rocas, conchas, metales). Por ejemplo, Reyes y Campos (1992), en la Bahía de Chengue, Colombia analizaron a los Porifera, Cnidaria, Briozoa, Sipunculida, Chordata, Annelida, Mollusca y Crustacea. Prüsmann y Palacio (2008) evaluaron la colonización y sucesión de moluscos y crustáceos en la ciénaga La Boquilla del Golfo de Morrosquillo en el Caribe colombiano; Quinceno y Palacio (2008) analizaron los Porifera, Celenterata, Annelida, Mollusca, Crustacea y Echinodermata; Romero y Polanía (2008) analizaron la sucesión de los Annelida, Mollusca y Crustacea; Correa y Uieda (2008) incluyen en su estudio tres Phyla Cnidaria (Hydrozoa), Annelida (Polychaeta) y Arthropoda: (Crustacea, Arachnida e Insecta). Farrapeira *et al.* (2009) en el estuario del río Massangana, Bahía de Suape en Brasil observaron 11 grupos taxonómicos: Porifera, Cnidaria, Platyhelminthes, Nematoda, Nemertea, Annelida, Mollusca, Arthropoda, Bryozoa, Echinodermata y Tunicata.

Estudios en México sobre ecología de invertebrados asociados a raíces de mangle

En México, el estudio de las comunidades asociadas a las raíces de mangle se ha efectuado principalmente en las costas del Golfo de México. Hernández-Alcántara y Solís-Weiss (1995), estudiaron la composición de la macrofauna bentónica en la laguna de Términos, Campeche. Encontraron 3,757 organismos de 86 especies incluidas en tres taxa: Polychaeta, Mollusca, y Crustacea; Ruiz y López-Portillo (2014), en la laguna La Mancha, Veracruz describieron la variación espacial y temporal en la estructura y composición de las comunidades de invertebrados, encontraron 59,632 organismos pertenecientes a 28 especies de los taxa Annelida, Mollusca y Crustacea.

Dominguez *et al.* (2003) en la laguna Mecoacán, Tabasco, analizaron la distribución de los decápodos al modificarse factores ambientales de la laguna como el volumen de intercambio de agua, los gradientes de salinidad y la dinámica de migración entre los organismos estuarinos y marinos. Se atribuyeron los resultados de baja abundancia y riqueza de la comunidad debido a la limitada distribución de la vegetación acuática sumergida y a la prevalencia de condiciones oligohalinas y mesohalinas, donde otros

hábitats como los pastos marinos, macroalgas, bancos de mejillones y ostiones han disminuido drásticamente y los sustratos lodosos son dominantes.

García (1999), en el estero Urias, Sinaloa en las costas del Pacífico, analizó la distribución y abundancia de los peracáridos asociados a las raíces de mangle, encontrando organismos pertenecientes a tres subórdenes: Isopoda, Amphipoda y Tanaidacea, específicamente para los isópodos se encontraron 4 especies: *Munna* sp. y *Paradella* sp. que resultaron ser comunes y muy abundantes, *Cassidinidea mexicana* y *Paracerceis sculpta* que fueron escasas o raras. La abundancia y distribución de estas especies fueron contrastados con parámetros ambientales de la laguna concluyendo que su distribución espacial está influenciada principalmente por el tipo de epibiota adherida a las raíces de mangle mientras que factores como salinidad y temperatura ejercen una presión sobre la distribución de las especies temporalmente debido al cambio de las temporadas climáticas.

Díaz (2012) caracterizó los parámetros ambientales y la macrofauna de invertebrados asociados al manglar de la bahía de Ohuira y Topolobampo en Sinaloa, con la finalidad de determinar si las características ambientales tenían un efecto sobre la estructura de la comunidad de invertebrados. Encontró 258 especies de 12 phyla de los cuales Crustacea, Mollusca y Annelida fueron los más abundantes y la estructura de la comunidad de invertebrados asociada mostró una relación con parámetros ambientales como temperatura y salinidad del agua principalmente.

Estudios realizados en la laguna de Sontecomapan

Los estudios realizados en la laguna de Sontecomapan no son escasos y se enfocan a varios aspectos de este ecosistema costero, englobando desde la hidrología, morfología, componentes florísticos, faunísticos y las interacciones ecológicas que presentan. En otras investigaciones se ha comenzado a evaluar el grado de contaminación y modificación de la laguna y sus alrededores con fines de conservación.

En relación a las comunidades faunísticas, la mayor parte de las investigaciones realizadas están enfocadas hacia el conocimiento de la ictiofauna y en menor cantidad se

encuentran estudios relacionados con las comunidades planctónicas, bentónicas, moluscos y crustáceos. Por ejemplo, García-Cubas y Reguero (1995), analizaron la riqueza de moluscos a partir del muestreo de sedimento, en el cual encontraron un total de 60 especies de las clases Gastropoda y Bivalvia, la mayoría de origen estuarino e identificaron que el comportamiento de la laguna es de tipo mesohalina. Benítez-Díaz *et al.* (2014) evaluaron la variación espacio-temporal de la comunidad zooplanctónica y su relación con variables ambientales en diferentes épocas climáticas, así como la cantidad de nutrientes, biomasa bacteriana, y clorofila, obtuvieron 28 taxa ya registrados en la laguna y observaron que durante la temporada seca se registra una mayor abundancia de organismos en comparación con las temporadas de lluvias y de nortes, además de que existe una notable variación en los parámetros ambientales de la laguna, sobretodo en salinidad y cantidad de nutrientes disponibles.

Objetivos

General

Determinar la composición faunística de la comunidad de invertebrados asociados a las raíces de mangle rojo, *Rhizophora mangle*, en tres sitios de la laguna de Sontecomapan, Veracruz y evaluar su variación espacial estacional, bajo la influencia de diversos factores ambientales.

Particulares

- Determinar la variación espacial y estacional de los parámetros físico-químicos del agua durante el periodo de muestreo.
- Identificar las especies de invertebrados asociadas a las raíces de mangle rojo, *Rhizophora mangle*, en tres sitios de la laguna de Sontecomapan (El Remolino, Punta Levisa y El Canal) a través de diferentes temporadas de muestreo.
- Comparar la riqueza, diversidad y abundancia de los invertebrados asociados a las raíces de mangle entre localidades y temporadas de muestreo.
- Determinar si existe relación entre la variación de los parámetros físico-químicos del agua y los cambios en la composición y distribución de la comunidad de invertebrados asociados a la raíces de mangle rojo.

Área de estudio

La laguna de Sontecomapan es una laguna tectónica de origen volcánico con sedimentación terrestre y marina ampliamente modificada por la escorrentía (Aké-Castillo *et al.*, 2011); se localiza al SE del estado de Veracruz en la Región de Los Tuxtlas, en la llanura Costera del Golfo de México, Veracruz a 20 km al NE de la ciudad de Catemaco (18°32' N, 95°01' W; figura 2) dentro de la cuenca del volcán San Martín Tuxtla y la sierra de Santa Marta (Ramsar, 2003). Presenta una forma irregular con una longitud aproximada de 12 km y 1.5 km de ancho, tiene una superficie de 943 ha y una profundidad promedio de 1.7 m. En la parte norte presenta un canal de 5 m de profundidad que conecta a la laguna con el mar de forma permanente (Aké-Castillo y Vázquez, 2006).

El régimen de mareas es semidiurna con un rango de marea inferior a 60 cm (Aké-Castillo y Vázquez 2006) y está provista de varios afluentes de agua dulce distribuidos en diferentes puntos de la laguna principalmente localizados en la zona sur y sureste, ingresando agua dulce de forma intermitente o perene (García-Cubas y Reguero, 1995). Es un sistema de agua salobre donde la salinidad varía espacial y temporalmente de 0 a 35‰ (Aké-Castillo *et al.*, 2011). El extremo sur presenta un comportamiento mesohalino (5 - 18‰), en el centro se considera polihalino (25 - 30‰) y la boca como un ambiente eurihalino (30 - 40‰) (García-Cubas y Reguero, 1995).

El clima de la región es de tipo Am(f)j (cálido húmedo) con régimen de lluvias en verano y parte del otoño con influencia de monzón y un alto porcentaje de lluvia invernal, la precipitación total anual se encuentra entre los 3,000 y 4,000 mm, aunque llueve todo el año es septiembre el mes más lluvioso con aproximadamente 600 mm (González-Fierro *et al.*, 1994) en tanto que el mes más seco es mayo. Suelen distinguirse tres temporadas climáticas: "secas" (marzo-junio), "lluvias" (junio-octubre), "nortes" (octubre-febrero) con un alto porcentaje de lluvia invernal y fuertes vientos (Guerra-Martínez y Lara-Villa, 1996), temporada que se caracteriza por presentar frentes fríos con fuertes vientos y el aporte del 15 % de la precipitación anual total produciendo reducción gradual de la temperatura (Rodríguez-Varela *et al.*, 2010).

Alrededor de 523 ha de manglar rodean el sistema lagunar, localizándose la mayor cobertura en el extremo NE de la laguna (Ramsar, 2003) y está integrado por tres de las seis especies de mangle registradas en México: mangle rojo *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), mangle negro *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) y mangle blanco *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) (Carmona *et al.*, 2004).

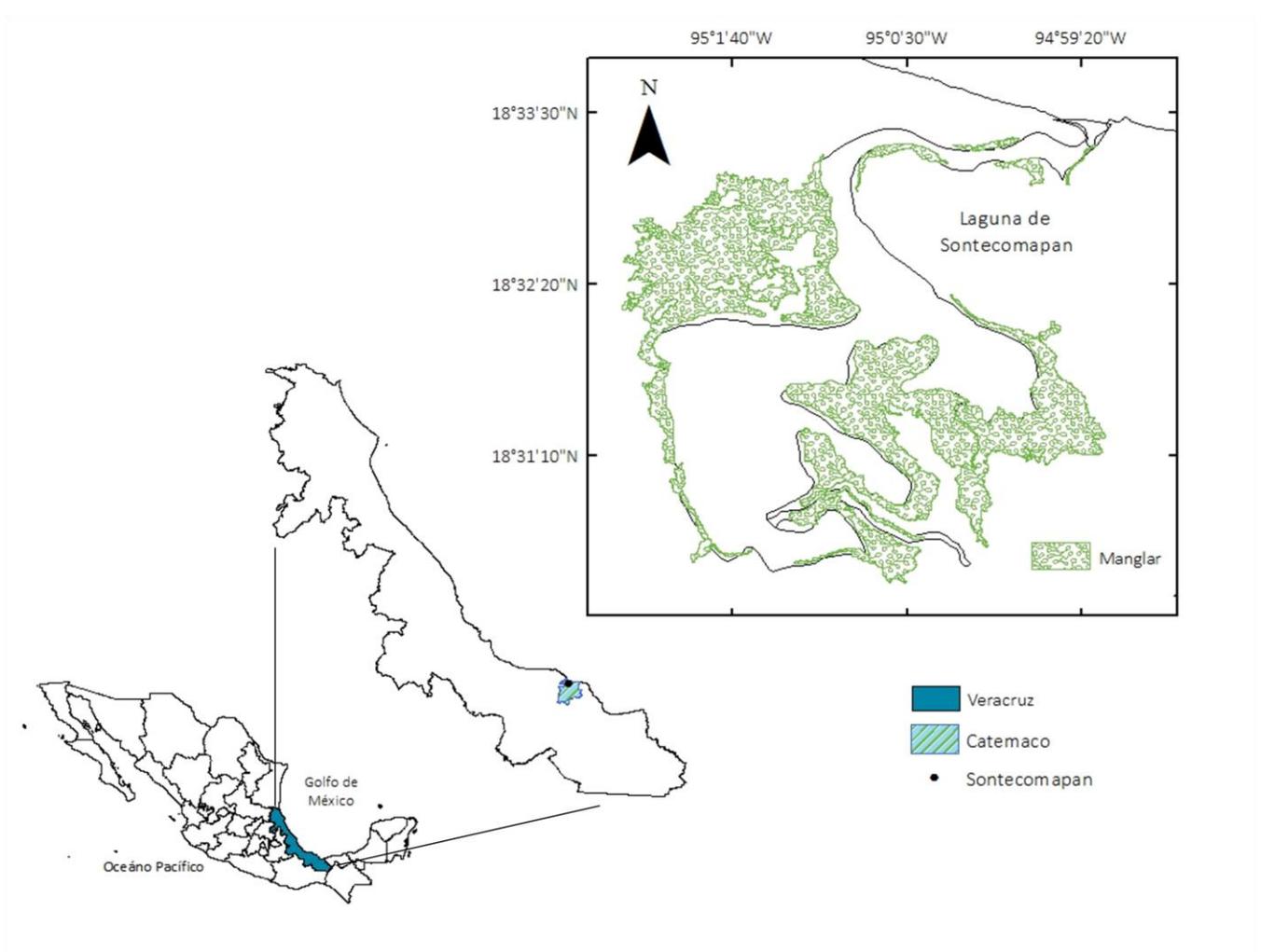


Figura 2. Ubicación geográfica de la laguna de Sontecomapan, Veracruz.

Materiales y métodos

Trabajo de Campo

Se realizaron cuatro muestreos trimestrales durante un año en mayo, agosto y noviembre del 2013 y febrero del 2014, en tres sitios distribuidos a lo largo de la laguna de Sontecomapan, que se seleccionaron de acuerdo al gradiente de salinidad que se presenta. Es decir, un sitio se eligió cerca de la boca de la laguna (conexión con el mar) el cual se le denomina “El Remolino” (ER), que se caracteriza por presentar una salinidad alta, el segundo sitio se eligió en la parte media de la laguna denominado “Punta Levisa” (PL) y por último, un sitio cerca del muelle donde los valores de salinidad son bajos debido a que hay un mayor aporte de agua dulce por parte de los ríos, al cual se denominó “El Canal” (EC) (Figura 3).

En cada sitio de muestreo se registraron los parámetros físico-químicos del agua, como salinidad (‰), pH, temperatura (°C) y concentración de oxígeno disuelto (O₂ ml/L) mediante un sensor multiparámetro de calidad el agua, YSI®.

Para coleccionar a los organismos asociados a las raíces de mangle se seleccionaron tres ramas al azar en cada sitio de muestreo, a las cuales se les retiraron todos los organismos adheridos. Los organismos colectados se colocaron en bolsas de plástico etiquetadas con los datos correspondientes a cada sitio y se llevaron al laboratorio de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, en donde se conservaron en alcohol al 70% para su posterior análisis.

Trabajo de laboratorio

El material biológico se transportó a la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología (IB) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y fue separado por morfotipos para su posterior identificación taxonómica a género y/o especie; para ello se utilizaron las claves de identificación de Fauchald (1977), Salazar-Vallejo *et al.* (1988), De León (1999), para poliquetos; Keen (1971), Abbott (1974), García-Cubas y Reguero (2004), García-Cubas y Reguero (2007) para moluscos; Williams (1984),

Richardson (1905), Pilsbry (1916), Abele y Kim (1986), LeCroy (2000) y Celis (2004) para crustáceos.

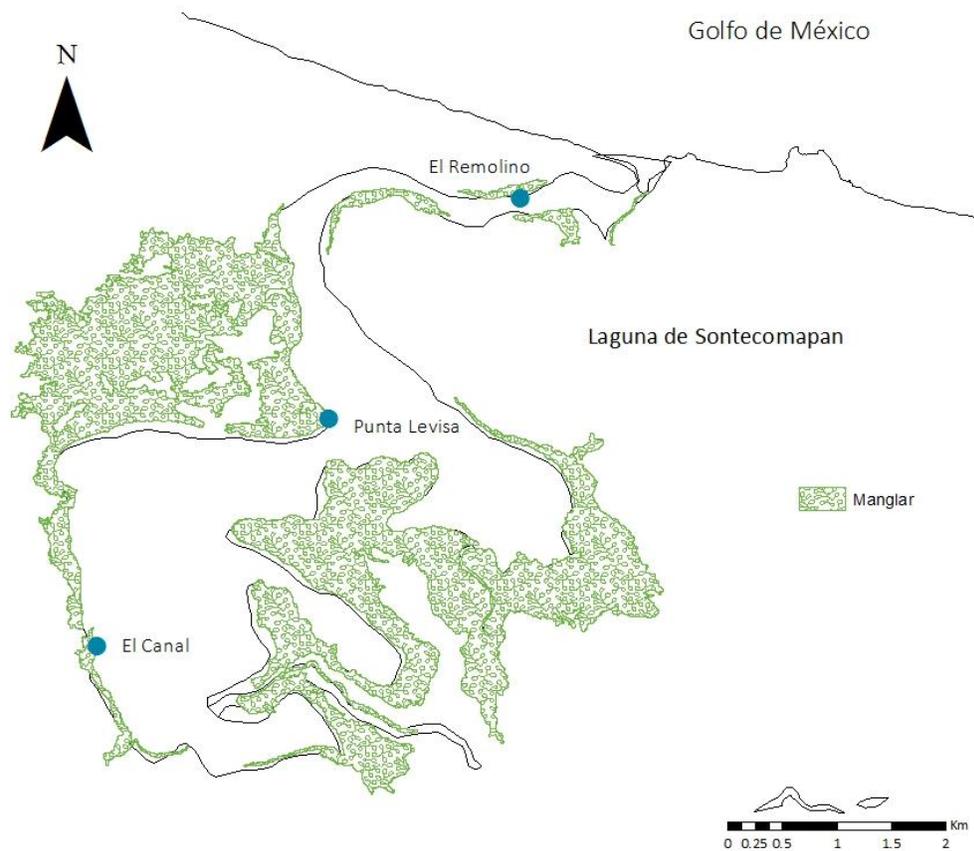


Figura 3. Mapa de la laguna de Sontecomapan, Veracruz, en donde se representa con puntos en color azul la ubicación de los sitios de muestreo dentro de la zona de manglar

Análisis estadísticos

Parámetros físico-químicos

Los datos físico-químicos que se analizaron fueron aquellos que corresponden a los muestreos de mayo, agosto 2013 y febrero del 2014, los datos de noviembre fueron descartados debido a complicaciones durante el muestreo.

Para determinar si existen diferencias significativas ($P < 0.05$) en la variación de los datos físico-químicos del agua, entre meses y sitios de muestreo, se realizaron análisis de

varianza de una vía (ANOVA) y en caso que los resultados sean significativos se aplicaron pruebas de Tukey.

Estructura de la comunidad de invertebrados

Una vez identificados los organismos, a partir del número total de identidades taxonómicas y la cantidad de individuos por especie, se obtuvo la riqueza (S) y abundancia (A) de especies en general, por mes y por sitio de muestreo. Para comparar y caracterizar las comunidades de invertebrados de cada uno de los sitios y temporadas de muestreo, se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H'), equidad de Pielou (J), dominancia de Simpson (D) y similitud de Bray-Curtis. Se realizaron análisis de varianza para determinar si existen diferencias significativas en la variación de la riqueza (S), diversidad (H') y abundancia (A) por efecto del mes y sitio de muestreo.

Para determinar si el comportamiento de los atributos de la comunidad de invertebrados, presenta alguna relación con las variables físico-químicas del agua, se realizó un análisis de regresión lineal múltiple para determinar el grado de asociación existente entre la riqueza (S), diversidad (H') y abundancia (A) y los parámetros físico-químicos.

Finalmente, se realizaron dos análisis de ordenación: un análisis de componentes principales (ACP), para determinar los principales factores físico-químicos que podrían estar proporcionando una mayor variación a los datos y un análisis canónico de correspondencia (ACC), en el cual se contrasta la abundancia de las especies encontradas con los datos físico-químicos para determinar la relación entre el patrón de distribución de las especies y las variables ambientales en los tres sitios de la laguna a lo largo de los muestreos.

Antes de realizar cualquier análisis, los datos obtenidos fueron tratados mediante el programa Primer V6, los datos físico-químicos del agua fueron normalizados; para ello se obtuvo la media de cada variable y se dividió entre su desviación estándar para homogeneizar de esta forma los datos que presentan diferentes escalas. Mientras que las abundancias de los organismos fueron transformadas aplicando la fórmula $\log(x+1)$,

donde x corresponde a la abundancia de cada especie, de esta forma se resta el efecto de las especies más abundantes en el análisis.

Para el análisis de datos y obtención de los gráficos se utilizó el programa de cálculo Excel 2007 de Microsoft Office y los paquetes estadísticos SPSS Statistics 17, Primer *version* 6.1.6, BioDiversity Pro 2.0 y *R version* 2.2-1.

Resultados

Parámetros físico-químicos

Salinidad

La salinidad promedio para la laguna fue de 9.62‰, durante mayo se presentó un promedio máximo de 14.5‰ y en agosto un promedio mínimo de 3.3‰.

En el sitio ER se registraron los valores más altos de salinidad en cada uno de los muestreos, alcanzando un valor máximo en febrero de 28.2 ‰ (Tabla 1), la salinidad promedio de este sitio fue de 18.0‰ (Tabla 3). Por otro lado, el sitio EC, registró los valores más bajos llegando hasta 0.84‰, que es el valor mínimo para el muestreo de febrero (Tabla 1), el promedio para este sitio fue de 3.9‰, mientras que en PL presenta un promedio de 6.80‰.

No se encontraron diferencias significativas entre sitios de muestreo ($F = 2.590$, $P = 0.155$) ni entre meses ($F = 1.103$, $P = 0.4$) (Tabla 4).

Temperatura

La temperatura promedio anual de la laguna fue de 28.3°C, el promedio máximo por temporada de muestreo se registró en mayo con 30.7°C, mientras que el promedio mínimo se registró en febrero con 24.2°C. En general, los registros obtenidos de todas las estaciones oscilaron entre los 23 y 31°C, presentándose las temperaturas más altas en los sitios correspondientes a mayo y agosto, mientras que las más bajas en los sitios de febrero. PL y EC presentaron un promedio de 28°C mientras que EC presentó 27.9°C. Aparentemente la oscilación de los valores no es muy marcada entre sitios de muestreo del mismo mes (Fig.4).

El mes de muestreo afectó significativamente a la temperatura ($F = 116.169$, $P = 0.001$), los sitios no afectaron significativamente a la temperatura ($F = 0.026$, $P = 0.974$) (Tabla 4). La prueba de Tukey mostró que estas diferencias significativas se encuentran entre agosto y mayo con febrero; lo que diferencia los meses con temperaturas altas que son mayo y agosto con promedios de 30.7°C y 29.9°C respectivamente del es con temperaturas más bajas que fue febrero con una temperatura promedio de 24.4°C (Tabla 2).

pH

El pH promedio anual fue de 8.46, se observó un comportamiento homogéneo con un promedio máximo de 8.6 para febrero, mientras que el promedio mínimo se registro en agosto con 8.4 (Tabla 2). Con respecto a los sitios de muestreo, el valor promedio máximo fue de 8.6 en el sitio PL y el promedio mínimo fue de 8.4 registrado en EC (Tabla 3). Este parámetro presentó mínimas variaciones entre cada registro ya que los valores obtenidos oscilaron entre los 8 y 8.8 a lo largo de la laguna entre muestreos y estaciones (Tabla 1, Fig. 4).

Los meses y los sitios de muestreo no afectaron significativamente al pH de la laguna ($F = 1.880$, $P = 0.232$), ($F = 0.003$, $P = 0.997$) respectivamente. El valor mínimo registrado se encontró en mayo con 8.09 para ER y el valor máximo que corresponde al mismo mes pero en EC con un valor de 8.81.

Oxígeno disuelto (O_2 ml/L)

El promedio anual de la concentración de oxígeno disuelto (O_2 ml/L) fue de 3.69 ml/L, agosto y febrero presentaron un promedio máximo de 4.0ml/L, mientras que el promedio mínimo fue para mayo con 3.0ml/L. Por sitios de muestreo, PL presentó un promedio máximo de 4.3ml/L mientras que ER un promedio mínimo de 2.5ml/L. Los valores más altos se registraron en agosto y febrero, mientras que por sitios de muestreo se registraron en PL y EC. (Tabla 1). El valor mínimo fue 2.07 ml/L para ER de mayo, mientras que el más alto fue para EC de febrero.

La oscilación de los valores entre cada mes y sitio de muestreo fue de 2.0 a 5.0 ml/L (Fig. 4). De manera consistente con el pH, los meses de muestreo no afectaron a la concentración de oxígeno disuelto en la laguna ($F = 0.36$, $P = 0.712$), pero el sitio si afecta ($F = 11.58$, $P = 0.144$) (Tabla 4).

Tabla 1. Valores de los parámetros físico-químicos en cada estación por mes de muestreo: ER = El Remolino, PL = Punta Levisa y EC= El Canal.

	Sitio	Temperatura (°C)	Salinidad (‰)	pH	O ₂ ml/L
Mayo	ER	30.4	21	8.09	2.07
	PL	31.2	13.41	8.74	3.92
	EC	30.5	9.14	8.81	3.23
Agosto	ER	30	5.01	8.57	2.71
	PL	29.6	3.37	8.53	4.85
	EC	30.2	1.77	8.38	4.45
Febrero	ER	23.36	28.2	8.74	2.73
	PL	24.31	3.85	8.6	4.19
	EC	25.01	0.84	8.59	5.12

Tabla 2. Valores promedio \pm error estándar de los parámetros físico-químicos por mes de muestreo.

Mes	Temperatura (°C)	Salinidad (‰)	pH	O ₂ ml/L
Mayo	30.7 \pm 0.25	14.5 \pm 3.4	8.5 \pm 0.22	3.0 \pm 0.53
Agosto	29.9 \pm 0.17	3.3 \pm 0.93	8.4 \pm 0.5	4.0 \pm 0.65
Febrero	24.2 \pm 0.47	10.9 \pm 8.6	8.6 \pm 0.04	4.0 \pm 0.69

Tabla 3. Valores promedio de los parámetros físico-químicos \pm error estándar por sitio de muestreo donde, ER =El Remolino, PL =Punta Levisa y EC=El Canal.

Estaciones	Temperatura (°C)	Salinidad (‰)	pH	O ₂ ml/L
ER	27.9 \pm 2.2	18.0 \pm 6.8	8.4 \pm 0.19	2.5 \pm 0.24
PL	28.2 \pm 2.0	6.8 \pm 3.2	8.6 \pm 0.22	4.3 \pm 0.02
EC	28.3 \pm 1.7	3.9 \pm 2.6	8.5 \pm 0.24	4.2 \pm 0.55

Tabla 4. Valores de la prueba de ANOVA de una vía para valores de las variables físico-químicas del agua. riqueza. Se marca con un * los resultados significativos.

		GL	Sum Cuad	Cuad Medios	F	Pr(>F)
Salinidad	Mes	2	2.151	1.075	1.103	0.391
	Sitio	2	3.707	1.853	2.59	0.155
Temperatura	Mes	2	7.799	3.899	116.2	0.001*
	Sitio	2	0.069	0.034	0.026	0.974
pH	Mes	2	3.082	1.540	1.88	0.232
	Sitio	2	0.007	0.003	0.003	0.997
O	Mes	2	0.856	0.428	0.36	0.712
	Sitio	2	6.354	3.177	11.58	0.144

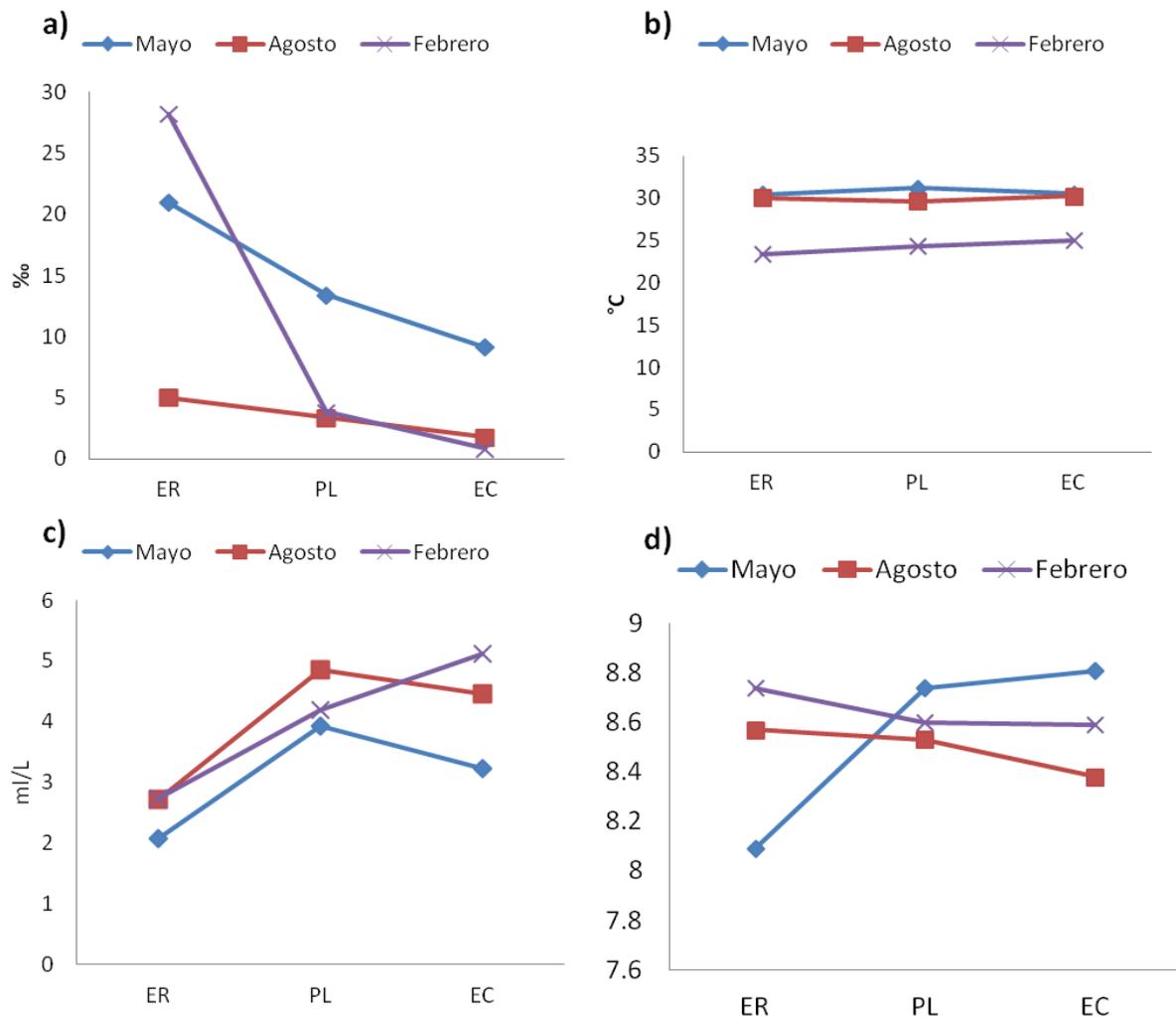


Figura 4. Variación de la a)Salinidad, b)Temperatura, c)Oxígeno disuelto, d) pH en cada sitio de muestreo de muestreo: El Remolino (ER), Punta Levisa (PL) y El Canal (EC) los meses de mayo, agosto y febrero.

Estructura de la comunidad de invertebrados

Riqueza y diversidad

Se contabilizaron e identificaron un total de 5,965 organismos, pertenecientes a 17 especies incluidas en 14 familias de tres Phyla: Annelida, Mollusca y Arthropoda (Tabla 5). De las 17 especies encontradas, una de ellas corresponde a Annelida, 9 pertenecen a Mollusca y 7 a Arthropoda.

Tabla 5. Listado faunístico de la especies de invertebrados encontradas en la raíces de mangle en la laguna de Sotecomapan.

Phyllum Annelida Lamarck, 1802
Clase Polychaeta Grube, 1850
Orden Phyllodocida Fauchald, 1977
Familia Nereididae Johnston, 1865
Genero <i>Nereis</i> Linnaeus, 1758
Especie <i>Nereis sp.</i>
Phyllum Mollusca
Clase Gastropoda Cuvier, 1795
Orden Cycloneritimorpha (Neritimorpha) Golikov y Starobogatov, 1975
Familia Neritidae Rafinesque, 1815
Género <i>Neritina</i> Lamarck, 1816
Especie <i>Neritina reclivata</i> (Say, 1822)
Orden Littorinimorpha Golikov y Starobogatov, 1975
Familia Littorinidae Gray, 1840
Género <i>Littorina</i> Férussac, 1822
Especie <i>Littorina angulifera</i> (Littoraria) (Lamarck, 1822)
Clase Bivalvia Cuvier, 1795
Orden Mytiloida Férussac, 1822
Familia Mytilidae Rafinesque, 1815
Género <i>Ischadium</i> Jukes-Browne, 1905
Especie <i>Ischadium recurvum</i> (Rafinesque, 1820)
Género <i>Brachidontes</i> Swainson, 1840
Especie <i>Brachidontes exustus</i> (Linnaeus, 1758)
Orden Verenoida Gray 1854
Familia Dreissenidae Gray, 1840
Género <i>Mytilopsis</i> Conrad, 1857
Especie <i>Mytilopsis leucophaeata</i> (Conrad, 1831)
Orden Pterioidea Newell, 1965
Familia Isognomonidae Pteriidae Gray, 1847
Género <i>Isognomon</i> Lightfoot, 1786

 Especie ***Isognomon alatus*** (Gmelin, 1791)
Orden Ostreoida Férussac, 1822
 Familia Ostreidae Rafinesque, 1815
 Género *Crassostrea* Sacco, 1897
 Especie ***Crassostrea rhizophorae*** (Guilding, 1828)
Orden Myoida Stoliczka, 1870
 Familia Teredinidae Rafinesque, 1815
 Género *Bankia* Gray, 1842
 Especie ***Bankia frimbiatula*** (Moll y Roch, 1931)
 Género *Neoteredo* Bartsch, 1920
 Especie ***Neoteredo reynei*** (Bartsch, 1920)
Phyllum Arthropoda
Subphyllum Crustacea Brünnich, 1772
Clase Maxillopoda Dahl, 1981
 Orden Sessilia Lamarck, 1818
 Familia Balanidae Leach, 1817
 Género *Balanus* Costa, 1778
 Especie ***Balanus subalbidus*** (Henry, 1974)
 Balanus crenatus (Bruguere, 1789)
Clase Malacostraca Latreille, 1802
Orden Isopoda Latreille, 1817
 Familia Sphaeromatidae Latreille, 1825
 Género *Sphaeroma* Bosc, 1802
 Especie ***Sphaeroma sp.***
 Familia Cirolanidae Dana, 1852
 Género *Cirolana* Leach, 1818
 Especie ***Cirolana sp.***
Orden Amphipoda Latreille, 1816
 Familia Melitidae Bousfiel, 1983
 Género *Melita* Leach, 1814
 Especie ***Melita sp.***
Orden Decapoda Latreille, 1802
 Familia Grapsidae MacLeay, 1838
 Género *Pachygrapsus* Randall, 1840
 Especie ***Pachygrapsus gracilis*** (De Saussure, 1858)
 Familia Panopeidae Ortmann, 1893
 Género *Eurypanopeus* A. Milne-Edwards, 1880
 Especie ***Eurypanopeus depressus*** (Smith, 1869)



Figura 5. *Nereis* sp.

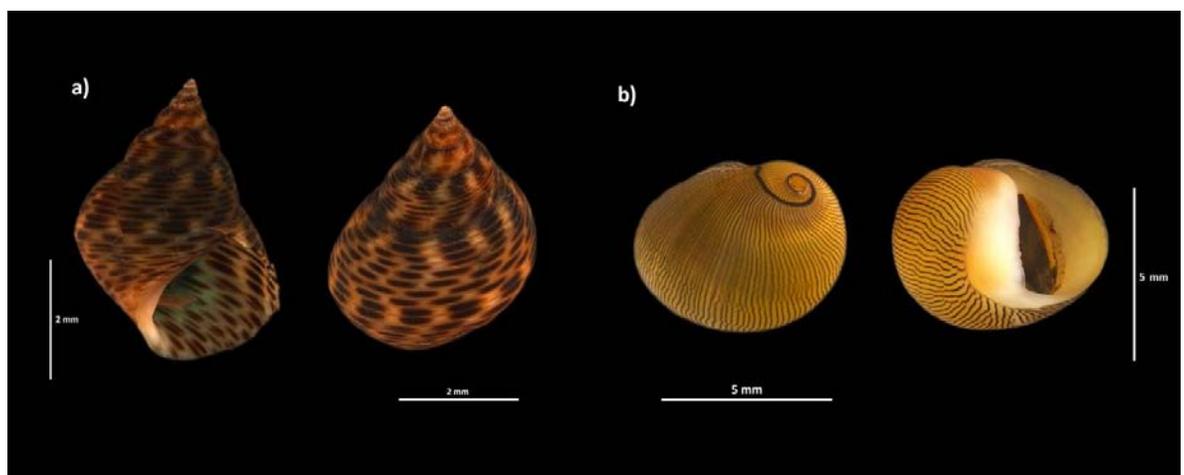


Fig. 6. Moluscos gasterópodos: a) *Littorina angulifera* y b) *Neritina reclivata*



Fig. 7. Moluscos bivalvos: a) *Ischadium recurvum*, b) *Brachidontes exustus*, c) *Mytilopsis leucophaeata*, d) *Crassostrea rhizophorae*, e) *Isognomon alatus*, f) *Bankia frimbiatula*, g) *Neoteredo reynei*.

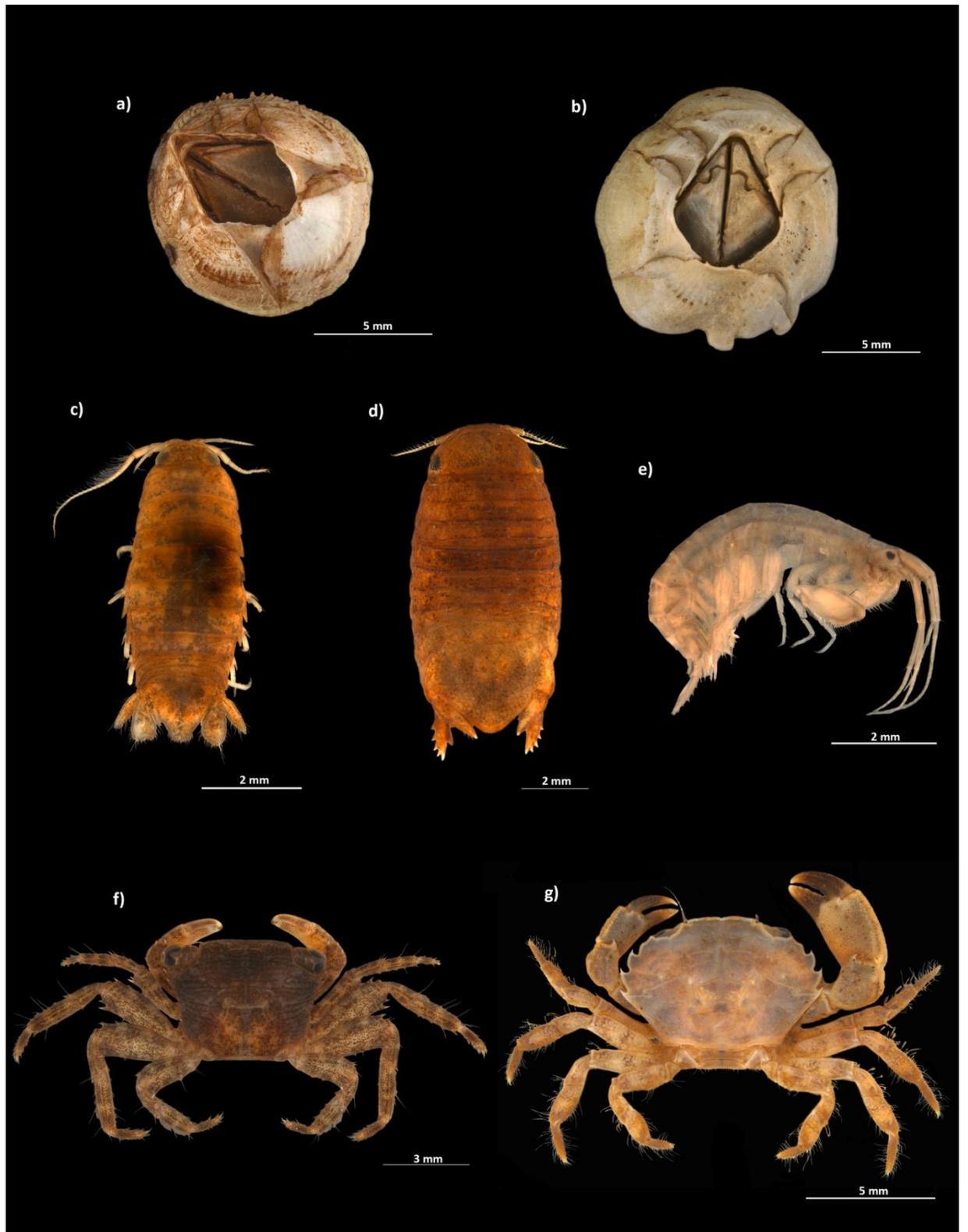


Figura 9. Crustáceos: a) *Balanus sulbabidus*, b) *Balanus crenatus*, c) *Cirolana* sp., d) *Sphaeroma* sp., e) *Melita* sp., f) *Pachygrapsus gracilis*, g) *Eurypanopeus depressus*.

A lo largo del muestreo, el sitio que presentó una mayor riqueza fue ER, sin embargo la variación entre sitios de muestreo no fue marcada, pues el número de especies entre sitios del mismo mes difiere por la presencia de una o dos especies (Tabla 6).

Se observó que en mayo se presentó una mayor diversidad (H'), seguido de febrero, noviembre y agosto (Tabla 6). Para el índice de Simpson (D) se observó una mayor dominancia durante agosto, seguido de noviembre, febrero y mayo, de acuerdo a lo anterior los valores de equidad (J') presentan un comportamiento similar al de H' e inversos a D (Tabla 6). Durante mayo el sitio EC presentó una mayor H' , mientras que en los siguientes meses de muestreo, el sitio ER presentó los índices de diversidad más alto. Los valores de dominancia fueron bajos, registrándose el más alto en el sitio EC en agosto y la equidad presentó valores altos siendo mayor en ER (Tabla 6).

En agosto se registró el mayor número de especies, seguido de noviembre, mayo y febrero (Tabla 7). En general entre meses de muestreo se comparten 12 especies con excepción de mayo y noviembre que comparten 11 especies. *Melita sp.* es exclusiva de agosto y *Neoteredo reynei* exclusiva de noviembre, solo 10 especies se encontraron en los cuatro meses de muestreo.

Con respecto a los sitios de colecta, ER presentó un mayor número de especies a comparación de PL y EC (Tabla 7); ER comparte 12 especies con PL y EC mientras que estas dos localidades comparten entre sí 10 especies; sólo nueve especies se encuentran distribuidas en los tres sitios de la cuales *N. reynei* es exclusiva del sitio PL.

En general por sitios de muestreo, ER presentó una H' alta y EC presentó una menor H' , los valores de dominancia (D) fueron bajos siendo 0.46 para EC el valor más alto registrado, mientras que el valor más alto de equidad fue para ER (Tabla 8).

Tabla 6. Abundancia total (A), riqueza (S), índice de Shannon (H'), índice de Simpson (D) e índice de Pielou (J') para cada sitio durante los 4 meses de muestreo.

Mes	Sitio	A	S	H'	D	J'
Mayo	El Remolino	173	11	0.75	0.24	0.72
	Punta Levisa	296	9	0.71	0.28	0.74
	El Canal	166	11	0.96	0.03	0.92
Agosto	El Remolino	216	11	0.73	0.26	0.70
	Punta Levisa	1440	13	0.56	0.43	0.49
	El Canal	1029	2	0.01	0.98	0.06
Noviembre	El Remolino	138	9	0.75	0.24	0.78
	Punta Levisa	542	8	0.53	0.46	0.59
	El Canal	434	8	0.56	0.43	0.62
Febrero	El Remolino	411	11	0.75	0.24	0.72
	Punta Levisa	684	10	0.61	0.38	0.61
	El Canal	436	7	0.51	0.48	0.60

Tabla 7. Abundancia total, riqueza (S), índice de Shannon (H'), índice de Simpson (D) e índice de Pielou (J') para cada mes de muestreo.

Mes	A	S	H'	D	J'
Mayo	635	13	0.96	0.03	0.86
Agosto	2685	16	0.55	0.44	0.46
Noviembre	1114	14	0.65	0.34	0.57
Febrero	1531	13	0.77	0.22	0.69

Tabla 8. Abundancia total, riqueza (S), índice de Shannon (H'), índice de Simpson (D) e índice de Pielou (J') para cada estación de muestreo.

Sitio	A	S	H'	D	J'
El Remolino	938	15	0.85	0.14	0.72
Punta Levisa	2962	14	0.61	0.38	0.53
El Canal	2065	13	0.46	0.53	0.41

Abundancia

De los de 5,965 organismos colectados, 54 individuos fueron poliquetos, 2,702 moluscos y 3,209 crustáceos. Las especies más abundantes fueron el cirripedio *Balanus subalbidus* (Fig. 8a) y el molusco *Ischadium recurvum* (Fig. 7a) con 2,901 y 1,334 individuos, respectivamente, y las que presentaron una menor abundancia fueron el molusco *Neoteredo reynei* (Fig. 7h) y el isópodo *Cirolana* sp. (Fig. 8c) con dos individuos cada una (Apéndice 1).

En agosto se registró la mayor cantidad de organismos con 2685, lo que representó el 45% del total, seguido de febrero con 1,531 individuos representando el 26% de total colectado, noviembre con 1114 individuos, igual a 19% y finalmente mayo con 635 individuos que correspondió al 10% (Fig. 9). Los sitios PL y EC a lo largo del muestreo presentaron una mayor abundancia de organismos mientras que ER presenta abundancias es menores. En general, mayo, presenta abundancias bajas en sus sitios de muestreo siendo EC donde se registró la menor de ellas con 166 organismos, de estos *Crassostrea rhizophorae* (Fig. 7d) fue la especie más abundante con 36 organismos y *Littorina angulifera* (Fig. 6a) la menor representada con 2 organismos; en agosto, el sitio PL presentó la una abundancia de 1,440 organismos, el mayor registró para todo el muestreo, siendo los moluscos bivalvos *Ischadium recurvum*, *Brachidontes exustus* (Fig. 7b) y el cirripedio *Balanus subalbidus* las especies más abundantes, mientras que el gasterópodo *Littorina angulifera* y los isópodos *Sphaeroma* sp. (Fig. 8d) y *Cirolana* sp. las menos representadas con un sólo individuo (Apéndice 1).

En general, sin considerar el mes de muestreo, el sitio PL registró una mayor cantidad de organismos con 2,962 que representó el 50% del muestreo, seguido de EC con 2,065 (34%) y finalmente ER con 938 (16%) organismos (Fig.9).

El índice de similitud calculado para las temporadas climáticas agrupó a La época de lluvias y nortes con una similitud de 82.49% mientras que La temporada seca se encuentra en un grupo aparte con porcentajes de 30.9% con la temporada de lluvias y 37.13% con la temporada de nortes (Fig. 10). Por sitios de las 4 temporadas el índice formó tres grupos principales, el primero solo incluye al sitio EC de agosto, el segundo

grupo contiene a ER de agosto, mientras que el tercer grupo se compone de dos subgrupos uno de ellos formado por los sitios EC de febrero y PL en noviembre de todos los meses de muestreo, mientras que el segundo grupo incluye a ER de mayo, noviembre y febrero y EC de mayo (Fig. 11). En este caso, los porcentajes más altos de similitud se obtuvieron al comparar PL de mayo, agosto y febrero con 81.1% y EC con ER, ambos de mayo, con 81.76%.

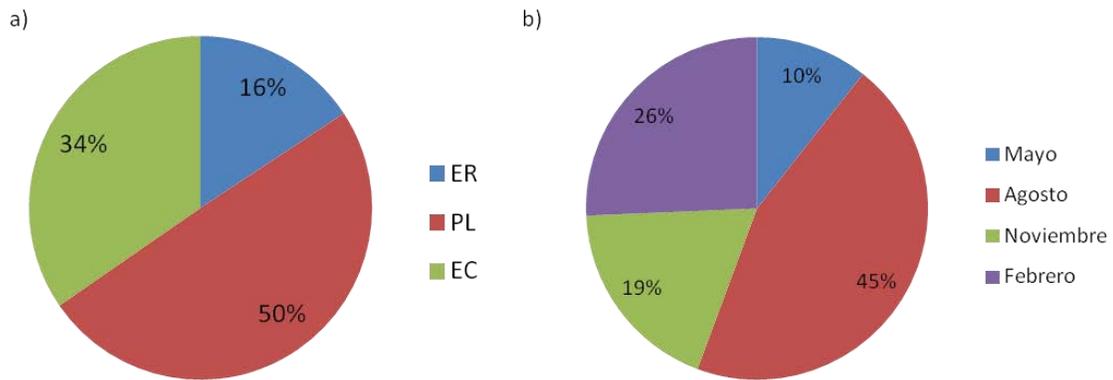


Figura 9. Abundancia total de los invertebrados asociados a las raíces de *Rhizophora mangle* por a) mes y b) cada sitio de muestreo El Remolino (ER), Punta Levisa (PL), El Canal (EC).

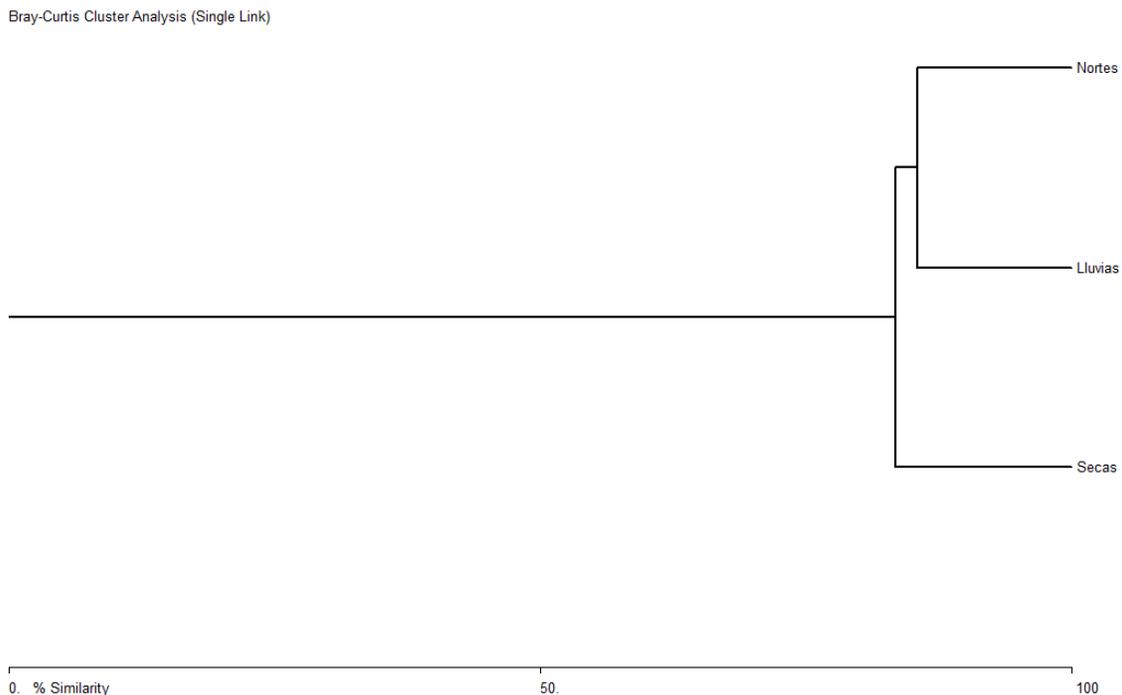


Figura 10. Índice de similitud de Bray-Curtis por temporadas climáticas de muestreo

Bray-Curtis Cluster Analysis (Single Link)

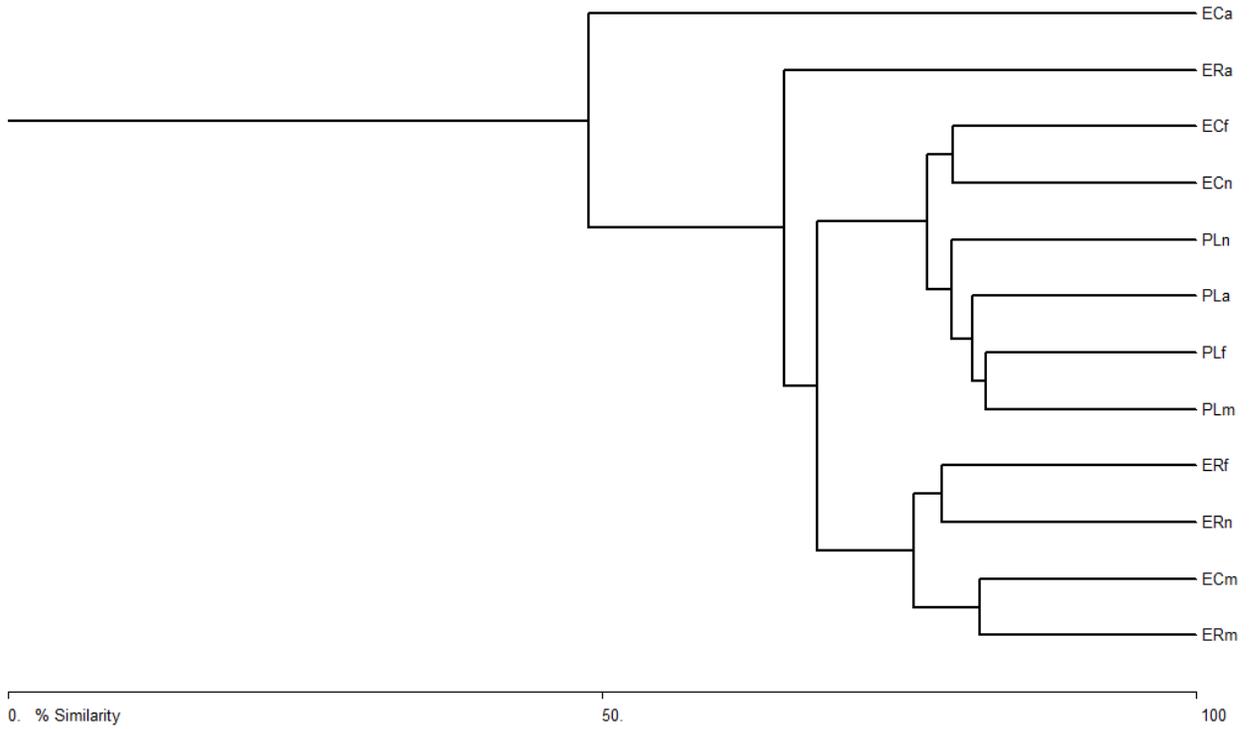


Figura 11. Índice de similitud de Bray-Curtis de cada una de las estaciones muestreadas: El Remolino (ER), Punta Levisa (PL) y El Canal (EC) de los cuatro meses de muestreo: mayo (m), agosto (a), noviembre (n) y febrero (f).

Efectos de las condiciones ambientales sobre la estructura comunitaria

Los parámetros físico-químicos evaluados, individualmente, no presentan una relación significativa sobre la diversidad (H') (Tabla 9), la riqueza (S) (Tabla 10), o la abundancia (A) (Tabla 11). Se obtuvo, además, un coeficiente de determinación, $R^2= 0.64$ para la diversidad (H'), $R^2= 0.26$ para la riqueza (S) y $R^2= 0.81$ para la abundancia (A) siendo los tres resultados no significativos (Tabla 12).

Los parámetros de la comunidad (abundancia, riqueza y diversidad) no fueron afectados significativamente por los meses de muestreo ni por los sitios (Tabla 13).

Mientras que a través del análisis de componentes principales (ACP) (Fig.12) se observa que los primeros tres componentes explican el 93.4% de la varianza total de los datos, el primer componente aporta el 45.8% mostrando mayor correlación con la salinidad (0.65) y la cantidad de oxígeno disuelto (-0.60), el segundo componente aporta el 31.6% de la varianza para el cual se observa una mayor correlación con los valores de temperatura (0.72) y una correlación negativa con los valores de pH (-0.53); y finalmente el tercer componente aporta el 16.1% y muestra mayor correlación con el pH (0.75) y la temperatura (0.61).

En el gráfico obtenido para el ACP (Figura 12) se observa que los parámetros físico-químicos que podrían presentar una mayor relación entre sí son el pH y la salinidad. Mientras que no se observa una distribución clara de los sitios de muestreo, aparentemente se observan tres pequeños grupos uno formado entre los sitios ER de mayo y agosto con PL de mayo, que se distribuyen hacia la salinidad, y un segundo grupo de EC con PL de agosto y el último grupo formado por PL y EC de febrero.

Con base en el ACP se observó cuales factores físico-químicos podrían proporcionar mayor variación a los datos, para saber en qué medida influyen sobre la distribución de la abundancia se hizo una relación entre estos factores y las abundancias de cada especie a través de un análisis canónico de correspondencia (ACC); a partir de este análisis se observó que el modelo explica el 47.4% de la variación de los datos; los primeros dos componentes explican el 41.9% de la variación en el muestreo, dentro de los cuales el primer componente aporta el 34.7% y presenta una mayor correlación con la

cantidad de oxígeno disuelto (0.96) y la salinidad (-0.62), mientras que el segundo componente aporta el 0.71%, en este caso la mayores correlaciones se observan con la temperatura (0.69) y el pH (0.76).

El análisis canónico de correspondencia (Fig. 13.) sugirió la formación de tres grupos uno de ellos asociado hacia el vector de salinidad, el segundo hacia el vector de oxígeno disuelto y un tercer grupo asociado al vector de la temperatura. Las especies *I. alatus* y *B. frimbriatula* se encuentran asociadas con la salinidad, *Sphaeroma sp.* al pH, *Melita sp.* y *L. angulifera* a la temperatura mientras que *E. depressus*, *B. exustus*, *P. gracilis* se ubican cercanamente relacionadas a este parámetro; *Nereis sp.*, *M. leucophaeata*, *I. recurvus* al oxígeno disuelto y especies como *B. crenatus* y *N. reclivata* se asocian cercanamente a él. Finalmente *C. rizophorae* y *Cirolana sp.* se encuentran alejadas de estos factores ambientales. Mientras que la distribución de los sitios de muestreo se da principalmente hacia el oxígeno disuelto, temperatura y salinidad.

Tabla 9. Coeficientes de correlación de la prueba de regresión múltiple de las variables ambientales (salinidad, temperatura, pH y oxígeno disuelto) contra la diversidad (H').

	Coeficiente	Error Std.	Valor t	Pr(> t)
Salinidad	0.033	0.115	0.290	0.786
Temperatura	0.052	0.087	0.596	0.583
pH	0.157	0.085	1.843	0.139
O	-0.096	0.114	-0.844	0.446

Tabla 10. Coeficientes de correlación de la prueba de regresión múltiple de las variables ambientales (salinidad, temperatura, pH y oxígeno disuelto) contra la riqueza (S).

	Coeficiente	Error Std.	Valor t	Pr(> t)
Salinidad	0.041	0.293	0.142	0.894
Temperatura	-0.011	0.222	-0.053	0.960
pH	0.133	0.217	0.612	0.573
O	-0.143	0.290	-0.495	0.646

Tabla 11. Coeficientes de correlación de la prueba de regresión múltiple de las variables ambientales (salinidad, temperatura, pH y oxígeno disuelto) contra la abundancia (A).

	Coefficiente	Error Std.	Valor t	Pr(> t)
Salinidad	0.058	0.242	0.242	0.820
Temperatura	-0.292	0.184	-1.589	0.187
pH	-0.443	0.180	-2.461	0.069
O	0.494	0.240	2.056	0.109

Tabla 12. Coeficientes de determinación y significancia de la prueba de regresión múltiple de las variables ambientales (salinidad, temperatura, pH y oxígeno disuelto) contra la diversidad (H'), riqueza (S) y abundancia (A).

	R²	Error Std.	F	P
H'	0.641	1.791	4	0.293
S	0.266	0.566	4	0.825
A	0.815	0.468	4	0.089

Tabla 13. Valores de la prueba de ANOVA de una vía para valores de riqueza (S), diversidad (H') y abundancia (A) por mes de muestreo y sitio de colecta.

		GL	Sum Cuad	Cuad Medios	F	Pr(>F)
Mes	S	3	6.25	2.08	0.185	0.904
	H'	3	0.20	0.06	1.482	0.291
	A	3	768163	256054	2.224	0.163
Sitio	S	2	30.50	15.25	2.087	0.18
	H'	2	0.11	0.056	1.094	0.376
	A	2	514763	257382	1.973	0.195

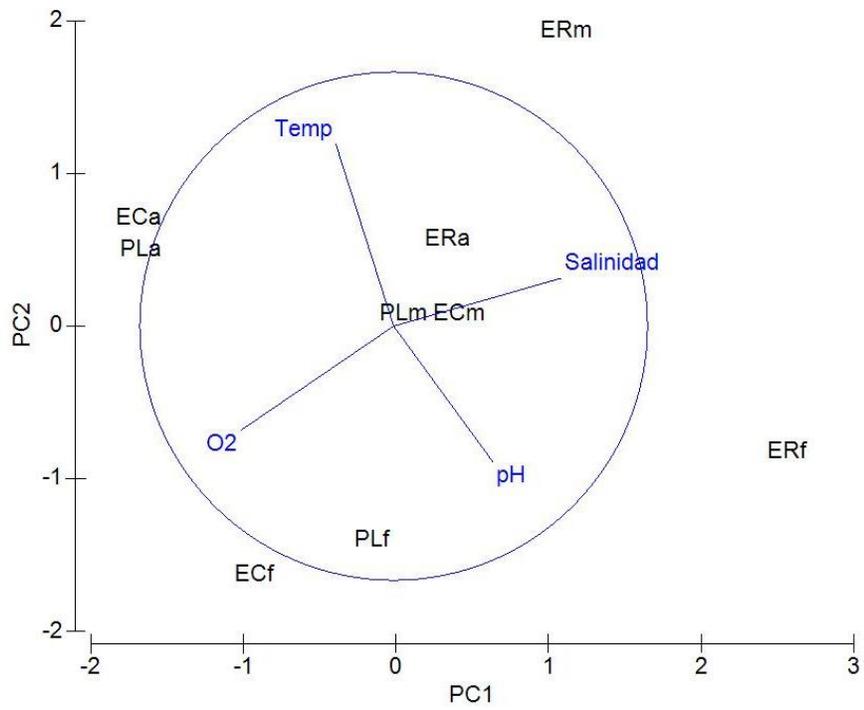


Figura 12. Análisis de componentes principales de los datos físico-químicos de la laguna de Sontecomapan. Donde se representan los sitios de muestreo, la letra minúscula representa el mes de muestreo (m= mayo, a= agosto, f= febrero).

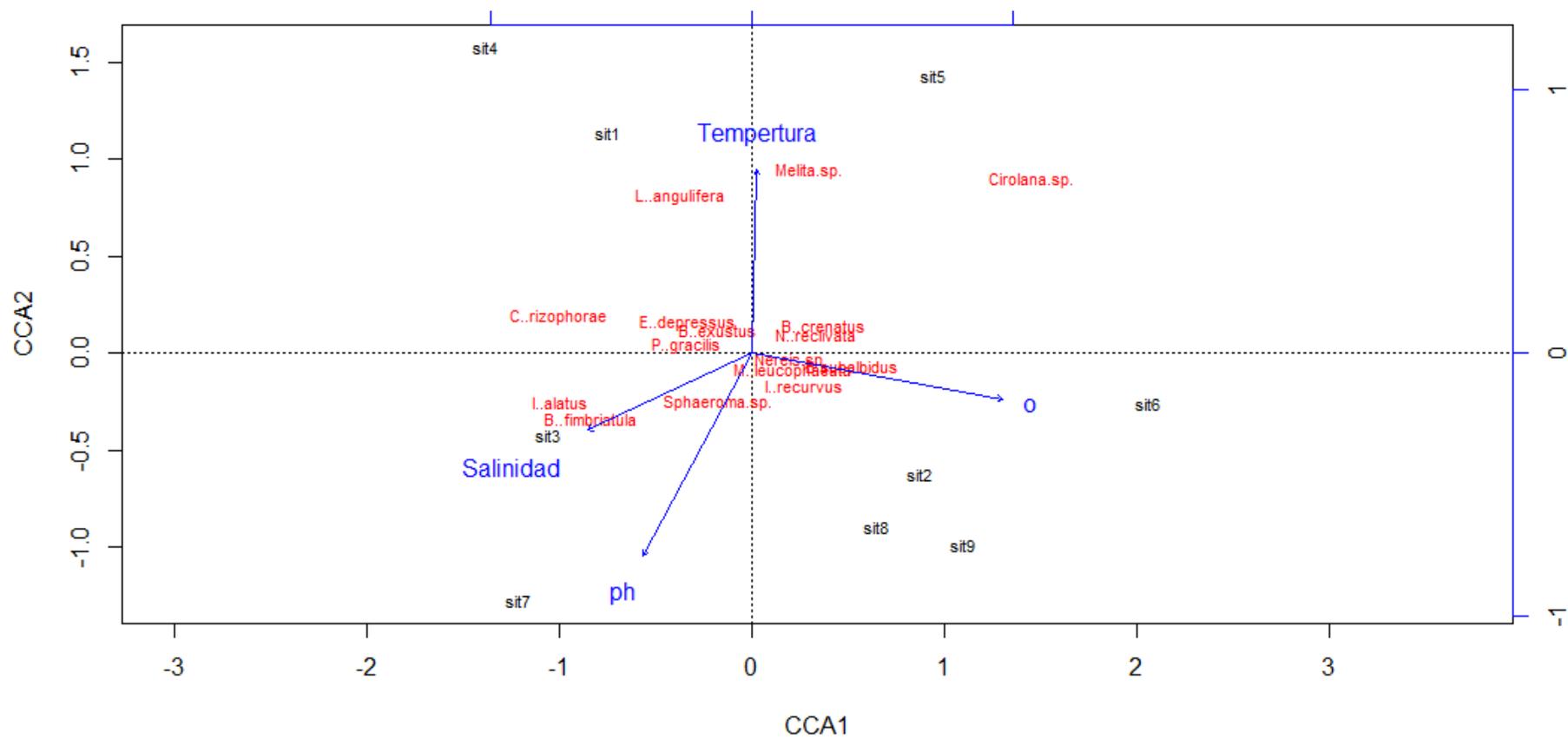


Figura 13. Análisis canónico de correspondencia que muestra la distribución de las especies y los sitios de acuerdo a los valores de los datos físico-químicos. En el cual sit1= ER de mayo, sit2= PL de mayo, sit3=EC de mayo; sit4=ER de agosto, sit5=PL de agosto, sit6= EC de agosto y sit7= ER de febrero, sit8= PL de febrero y sit9= EC de febrero.

Discusión

Caracterización de la Laguna

En una zona de mezcla de aguas con características diferentes, como lo son las lagunas costeras, el entendimiento de sus propiedades fisicoquímicas es fundamental para la comprensión de su funcionamiento (López *et al.*, 2012). Estas características fluctúan en tiempo y espacio como resultado de su morfología, la comunicación con el mar, los aportes de agua dulce y especialmente por presiones climáticas que dependen de su ubicación latitudinal. Estos aspectos influyen directamente su hidrografía, propiedades químicas así como la integración y estructura de las comunidades biológicas que alberga (Yáñez-Arancibia, 1987).

La ubicación latitudinal de nuestro país hace que la mayoría de los sistemas acuáticos litorales se encuentren dentro de la zona subtropical y tropical en la cual se generan cambios estacionales térmicos de una magnitud considerable. En nuestras costas no existen estaciones, sino que se manifiestan períodos climáticos definidos (Contreras, 2001), en el caso específico de la zona de estudio, el Golfo de México, se definen tres temporadas conocidas como secas (primavera), lluvias (verano y otoño) y nortes (invierno) (López *et al.*, 2012). En estas temporadas climáticas se generan cambios, principalmente, en la temperatura y precipitaciones, que a su vez ejercen presiones de cambio sobre las variables físico-químicas del agua.

De acuerdo al método de muestreo, cada fecha de recolecta corresponde a una temporada climática de sitio de estudio, en las cuales se evaluó el comportamiento de los parámetros físico-químicos del agua con respecto a ellas, de esta forma, mayo se incluyó en la temporada de secas, agosto en la temporada de lluvias y febrero en la temporada de nortes. El análisis de los factores físico-químicos a través de estas temporadas nos permitió establecer la existencia de un gradiente espacio-temporal de sus características fisicoquímicas, principalmente de los valores de salinidad, temperatura y oxígeno disuelto, mientras que los valores del pH permanecieron constantes.

Salinidad

Se observó un gradiente de norte a sur de la laguna, es decir, los valores tienden a descender hacia la parte sur que es la zona más alejada de la boca y que presentó una mayor cantidad de aportes dulceacuícolas. A partir de este gradiente podemos clasificar cada estación de muestreo por su salinidad, la localidad ER se caracterizó como de tipo polihalino presentando una salinidad promedio de 18‰, PL de tipo mesohalino con un promedio de 6.8‰ y finalmente EC de tipo oligohalino con una salinidad promedio de 3.9‰.

En general Sontecomapan se clasificó de tipo mesohalino (5.0‰ a 18‰) presentando una concentración promedio de 9.62‰ durante el año de muestreo. De acuerdo con la legislación de los sitios Ramsar (2013), la salinidad de esta laguna varía de 0.03 a 32.51‰, que corresponde en su mayor parte a un humedal de la clase “J”, es decir, una laguna costera salobre/salada.

Aunque estadísticamente no se encontraron diferencias significativas (Tabla 4) al comparar los valores de los parámetros físico-químicos entre sitios o meses de muestreo, pero se observa que aparentemente presentan variación de acuerdo a la estación climática en la que fueron tomados, siendo la temporada de secas donde se encontraron los niveles más altos de salinidad. Durante esta temporada la evaporación domina debido a las altas temperaturas, su efecto es particularmente pronunciado en lagunas someras, como lo es Sontecomapan, y propicia la intrusión de agua de mar que se mueve a una velocidad normalmente mayor, dando como resultado que el contenido de sal en el sistema vaya en aumento. Mientras que, durante la temporada de lluvias y nortes, los altos porcentajes de precipitación provocan un aporte mayor de agua dulce, por lo que disminuye la salinidad del sistema y aunque el agua de mar penetra hacia la laguna en el proceso de mezcla, el frente de agua dulce es mayor y se mueve rápidamente hacia el mar (Yáñez-Arancibia, 1987).

Se observó que estos resultados concuerdan con descripciones previas de las características físico-químicas de la laguna, Morán (1994) observa un gradiente de salinidad temporal y espacial. Obtuvo un promedio mínimo de 2.0‰ en la temporada de

lluvias y máximo de 27.11‰ para la temporada de secas. Castellanos (2002) reporta una salinidad promedio 12.4‰ caracterizando a la laguna como un sistema de tipo mesohalino, con un promedio de 12.5‰ para la temporada de secas, 13.6‰ para la temporada de lluvias y de 11.1‰ para la temporada de nortes. Por último, Magaña (2013) reporta una salinidad promedio de 14.7‰ con un mínimo de 6.4‰ en las temporadas de lluvias y nortes además de un máximo de 22.3‰ durante la temporada de secas.

Morán (1994), Castellanos (2002) y Magaña (2013) reportan que las estaciones que presentan valores bajos de salinidad son las que se ubican en la parte sur de la laguna y las ubicadas en la zona norte presentan valores altos de salinidad, lo que concuerda con los resultados obtenidos confirmando la existencia de un gradiente de salinidad como un patrón característico del comportamiento hidrológico de la laguna.

Temperatura

Así como la salinidad, la temperatura de la laguna se encuentra relacionada a la temporada climática, las temperaturas más altas se registraron en la temporada de secas y al inicio de la temporada de lluvias, mientras que las temperaturas menores fueron las registradas en la temporada de nortes.

Condiciones ambientales propias de cada temporada, como los vientos, la disminución de la temperatura de la región y el efecto de la irradiación solar son factores que influyen sobre la temperatura del agua (Yaldez-Holguín y Martínez-Cordova, 1993). Para esta región, en la temporada de secas se alcanzan temperaturas máximas de 34 a 36°C, en las cuales también se presenta una elevada irradiación solar, por lo que la temperatura del agua de la laguna tiende a ser elevada; mientras que las temperaturas mínimas suelen presentarse en las temporadas de nortes, llegando a los 16°C (Ramsar, 2013), en esta temporada se presentan una temperatura menor a la que se presenta el resto del año, lo que ocasiona el enfriamiento de la columna de agua. Después de la temporada de nortes se presenta un ascenso paulatino de la temperatura ambiental llegando a su máximo en la temporada de lluvias para descender de nuevo en nortes

(Morán, 1994). En general, estos efectos son más evidentes en lagunas con poca profundidad (Contreras, 2001) como lo es la laguna de Sontecomapan.

Espacialmente, además de los factores ya mencionados, la batimetría irregular y la distribución de la vegetación podrían afectar la temperatura en zonas determinadas dentro del sistema, entonces, los efectos de estos parámetros son mayores en áreas interiores de la laguna que en regiones cercanas a la boca, por lo somero y por el mayor tiempo de residencia del agua (Yaldez-Holguín y Martínez-Cordova, 1993). Sin embargo, aparentemente no se aprecia un patrón en los valores de temperatura por sitio de muestreo.

De acuerdo con Morán (1994) la laguna registró un promedio máximo de 33°C para la temporada de lluvias y un mínimo de 24.4°C en la temporada de nortes. Castellanos (2002), registró una temperatura promedio anual de 27.8°C registrando el promedio más alto en la temporada de lluvias con 31.9°C, un promedio de 28.8°C para la temporada de secas y durante la temporada de nortes alcanzó un promedio de 23.4°C. Finalmente Magaña (2013) obtuvo una temperatura media anual de la laguna de 27.4°C, durante la temporada de secas en mayo obtuvo un promedio máximo de 31.5°C para y un promedio mínimo de 21°C para febrero que corresponde a la temporada de lluvias.

Oxígeno disuelto

La concentración de oxígeno disuelto en el agua depende de la temperatura, su solubilidad está inversamente relacionada con este parámetro, por lo que es lógico que el patrón de variación de temperatura también determine el patrón de variación del oxígeno disuelto (Yaldez-Holguín y Martínez-Cordova, 1993) y en menor medida se ve afectada por la salinidad y la presión atmosférica.

Para Sontecomapan, se observó un gradiente de concentración de oxígeno de acuerdo a la temporada climática y el sitio dentro de la laguna. Temporalmente se observó una concentración más alta durante las temporadas de lluvias y nortes presentando un promedio de 4ml/L (Tabla 2). Mientras que espacialmente se observó que existe un gradiente de sur a norte de la laguna, es decir, concentraciones altas de oxígeno

se registran en la parte sur, zona más alejada de la boca de la laguna. Comportamiento contrario al gradiente de salinidad que se hace más evidente en la temporada de nortes.

Aunque estadísticamente no se encontraron diferencias significativas, al comparar los valores entre cada sitio o mes de muestreo, los valores registrados si presentan una variación aparente.

Cuando se presentan temperaturas altas la solubilidad del oxígeno es menor por lo que su concentración en el agua será menor. Durante la temporada de lluvias y nortes las características propias de cada temporada propician una mezcla más efectiva del agua gracias a las corrientes y la acción del viento, la temperatura además es menor y provoca que la solubilidad sea más estable (Contreras, 2001).

De acuerdo con De la Lanza (1994), este tipo de variaciones además de ser el resultado de factores climáticos (lluvias y sequías), también es respuesta a fotoperiodos y procesos biológicos como periodos de mayor fotosíntesis o respiración, relacionado con la sucesión, abundancia y biomasa de organismos en el ecosistema, que determinan tasas mayores o menores de respiración, según sea el caso. La descomposición de la materia orgánica consume el oxígeno disuelto de forma adicional, siendo más abundante en el verano (Yaldez-Holguín y Martínez-Cordova, 1993) y es común por ello bajas concentraciones, en las temporadas con mayores temperaturas.

Los sitios de muestreo PL y EC fueron donde se encontró una mayor concentración de oxígeno disuelto (Tabla 1), son sitios alejados de la boca de la laguna este fenómeno podría estar relacionado con la concentración de salinidad, aunque también se ha reportado que la mayor parte de las variaciones espaciales o a corto plazo, dentro de los sistemas lagunares, pueden ser originadas por las diferencias en las tasas fotosintéticas del fitoplancton y plantas vasculares, sobretodo de pastos marinos (De la Lanza, 1994).

De acuerdo a lo reportado por Morán (1994) en la parte sur de la laguna se encuentran gran cantidad de pastos marinos, que pueden estar aportando grandes cantidades de oxígeno disuelto, o bien, como resultado de microclimas y la influencia de las características morfológicas de la laguna y de circulación provocada por intercambios de agua (Yaldez-Holguín y Martínez-Cordova, 1993) o la generación de corrientes en las

cercanías de las desembocaduras de los ríos, ya que este aporte proviene con una temperatura y salinidad menor que el agua de la laguna, y por consiguiente con una mayor concentración de oxígeno (Morán, 1994).

Castellanos (2002) registró una concentración de oxígeno disuelto promedio anual de 7.3 mg/L, en la temporada de secas la concentración promedio fue de 6.2 mg/L, para la temporada de lluvias obtuvo un promedio de 7.7 mg/L y para la temporada de nortes obtuvo un promedio de 7.9 mg/L. Mientras que Magaña (2013) obtuvo un promedio de oxígeno disuelto registrado en la laguna fue de 6.2mg/L, siendo la temporada de nortes en la que se presentó un promedio máximo de 7.8 mg/L para febrero y un promedio mínimo de 4.3 mg/LL en mayo que corresponde a la temporada de secas y lluvias.

Los valores de estos estudios difieren sobre los obtenidos en el presente estudio ya que son más altos (Tabla 1 y 2). Los valores van desde los 2 a los 5.12 mg/L mientras que en el caso de Castellanos (2002) y Magaña (2013) registran valores de 4 hasta los 8 mg/L.

pH

Los valores de pH se mantuvieron constantes, el rango de oscilación se encontró entre los 8.09 a los 8.81. Se observa que los valores en la temporada de secas conforme se acercan a la boca descienden, mientras que para las temporadas de lluvias y nortes ocurre lo contrario, sin embargo, para ambos casos esta variación es mínima.

Se ha reportado que en la áreas asociadas a bosques de manglar, comúnmente reflejan valores de pH ácidos, ocasionados principalmente por el contenido de ácidos húmicos disueltos en el agua, que provienen precisamente de este tipo de vegetación. Sin embargo, variaciones de pH hacia la alcalinidad (mayor de 8.5), se deben principalmente a la actividad de organismos que intervienen en el ciclo del CO₂, tales como moluscos y bivalvos que a su muerte, liberan cantidades significativas de carbonatos (Contreras, 2001), lo cual podría estar asociado a la alta abundancia de organismos que presentan partes calcáreas como los *bivalvos C. rizhophorae*, *B. exustus*, *I. recurvum*. *M. leucophaeata* y los cirripedios como *B. crenatus* y *B. subalbidus*.

Morán (1994) tampoco encuentra una variación marcada en los datos de pH, su rango de oscilación va de los 7.55 a los 8.18 y Magaña (2013) encontró un promedio de 8 con un promedio mínimo de 7.8 para la temporada de lluvias y un máximo de 8.2 para la temporada de secas.

Estructura de la comunidad de invertebrados

Cada sistema lagunar presenta una fauna propia que logra desarrollarse exitosamente gracias a las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de conducta que han logrado adquirir, para tolerar los cambios ambientales que en ellos se presentan en estos cuerpos de agua (Reyes y Campos, 1992). Una característica muy particular de estos ecosistemas es que a pesar de presentar una productividad usualmente alta, son poco diversos, debido a los bruscos cambios en sus variables ambientales, por lo que solamente algunas especies con características fisiológicas de rápida adaptación pueden soportar estos cambios (Flores *et al.*, 2007). Sontecomapan se caracterizó por presentar gradientes principalmente en salinidad y concentración de oxígeno disuelto. Estos factores no sólo determinan la distribución de un organismo sino que también regulan su abundancia (Grant y McDonald, 1979).

La diversidad de invertebrados asociados a las raíces de mangle en Sontecomapan está compuesta por 17 especies de 3 phyla de los cuales Crustacea y Mollusca son los más abundantes y diversos a comparación con Annelida, para el cual solo se encontró una especie con pocos individuos. De acuerdo con varios autores (Reyes *et al.*, 1999; Kathiresan y Bingham, 2001; Hogarth, 2007; Prüsmann y Palacio, 2007; Nagelkerken *et al.*, 2008; Aviz *et al.*, 2009), las comunidades de invertebrados en este tipo de ecosistemas está dominada principalmente por los organismos que aquí se reportan y las especies registradas son típicas de ambientes estuarinos (De Paula y Da Cunha, 1986; Reyes y Campos, 1992; Márquez y Jiménez, 2002; Padilla y Palcio, 2008; Farrapeira *et al.*, 2009; Quirós y Arias, 2013; Ruiz y López-Portillo 2014).

La distribución y presencia de estas especies dentro de la laguna fue homogénea, se observó que la S no presentó variaciones marcadas entre sitios o temporadas. De estas

especies, las abundancias más altas se registraron durante las temporadas de lluvias y nortes, y en los sitios ubicados en la parte media y final de la laguna. Mientras que el comportamiento de los índices ecológicos calculados (H' , D y J'), siguió un patrón diferente a la abundancia, valores altos de H' se presentan durante la temporada de secas y sigue un patrón en el cual después de esta temporada la diversidad baja drásticamente, para comenzar a aumentar gradualmente en los meses de lluvias y nortes. Especialmente es en el sitio ER en donde la H' presenta valores altos. En ambos casos los organismos se encuentran bajo una mayor influencia de la salinidad y bajo contenido de oxígeno disuelto.

La dominancia, en general se mantuvo con valores bajos pero presentando mayor variación entre sitios y valores altos durante la temporada de lluvias y en los sitios alejados de la boca de la laguna. Finalmente J' disminuyó a lo largo del muestreo, mostró mayor variación durante las temporadas lluvias y valores altos en la temporada de secas. Es común que las comunidades de estos ecosistemas estén formadas por grandes poblaciones de pocas especies (Lee, 2007). Fenómeno que ocurrió a lo largo del muestreo, en los sitios donde las abundancias son altas, siendo muy evidente en el sitio EC de agosto. Este tipo de comportamiento en los patrones de diversidad y abundancia de las especies, de acuerdo a lo reportado por Guerra-Castro *et al.* (2011), es un reflejo de la forma en que éstas se relacionan con su hábitat, mediante el uso y competencia por los recursos así como la tolerancia a las condiciones ambientales.

De acuerdo con lo anterior, especies como *B. subalbidus* e *I. recurvum* dominan sobre las demás especies que presentan abundancias relativamente bajas comparada con ellas, lo cual se puede confirmar con los valores de D y de J' (Tabla 5), siendo la temporada de secas donde se presentó una mayor equidad dentro de la comunidad por meses y sitios. De acuerdo con Margalef (1995), cuando existe una especie dominante en número sobre otra dentro de una comunidad, la diversidad es baja, estas especies dominantes son entonces las que se adaptan a las características del ambiente sobre todo en el estrés causado por cambios constantes en salinidad y temperatura (Kathiresan y Bingham, 2001).

El bajo número de especies que se encontraró y las elevadas abundancias de algunas de ellas, se da como repuesta a la presencia de un control físico, originado principalmente por la amplia y constante fluctuación de las variables ambientales (Márquez *et al.*, 2006). Odum (1972) mencionó que la diversidad suele ser baja en los ecosistemas controlados físicamente ya que solo algunas de ellas logran adaptarse a las constantes fluctuaciones.

Una de las condiciones ambientales que forman parte del control físico dentro de la laguna y que se ha reportado está más relacionada con la fluctuación de la fauna en los sistemas lagunares es la salinidad (Padilla y Palacio, 2007; Quinceno y Palacio, 2008). Las composiciones faunísticas propias de manglares expuestos directamente a la influencia del mar, presentan mayores valores de salinidad y reflejan valores de diversidad altos (Reyes y Campos, 1992), hecho que también es sugerido por Barnes (1989), Farrapeira *et al.*, (2009) y Padilla *et al.* (2008). Estos autores mencionan la existencia de un fenómeno de empobrecimiento de la diversidad relacionado con el gradiente salino del estuario, es decir, la diversidad es reducida en zonas de baja salinidad y tiende a aumentar con el incremento de esta variable, ya que las especies que habitan los estuarios son, en su inmensa mayoría, especies marinas, con escasa capacidad de competición interespecífica pero muy tolerantes, lo que les permite aprovechar hábitats marginales al marino, como es el caso de la zona de aguas salobres de los estuarios.

Las especies presentes en Sontecomapan se clasifican como de tipo estuarino y presentan un rango de salinidad en el cual pueden desarrollarse de forma óptima, por lo que su distribución, diversidad y el número de especies e cada especie podía responder al patrón antes mencionado. En relación con la salinidad, es importante considerar también que durante las temporadas de lluvias y nortes, hay un mayor volumen de agua en la laguna, y la mortalidad de muchos organismos con tolerancia pequeña a la disminución de la salinidad. Durante el verano, la mortalidad de los organismos es principalmente de aquellos que se fijaron en áreas más altas del espacio vertical, contrariando sus límites de tolerancia a la exposición más prolongada al aire (Farrapeira *et al.*, 2009).

Se puede observar también, un control biológico, principalmente de forma espacial en aquellos sitios donde se registró una mayor cantidad de especies asociadas a las raíces de mangle, se crea una mayor heterogeneidad del hábitat, lo que crea una mayor variedad de microhábitats, potencialmente disponibles y por lo tanto un número mayor de especies que en hábitats más homogéneos (Reyes y Campos, 1992). De acuerdo con Márquez-Rojas *et al.* (2006), los valores altos de diversidad obtenidos reflejan un aprovechamiento máximo del espacio por parte de las especies, al encontrar mayor disponibilidad de microhábitats, esto sugiere una mayor cantidad de interacciones entre especies, que se refleja en una mayor equidad dentro de la comunidad y bajos valores de dominancia.

Ecosistemas como el manglar, que sufren cambios repentinos y de forma continua, no permiten que las poblaciones se establezcan rápidamente. Cada índice ecológico obtenido muestra poblaciones ya establecidas de la comunidad, con fluctuaciones en su abundancia. Por lo que cualquier muestra obtenida en un determinado momento comprende especies favorecidas en aquel instante por las condiciones ambientales y por ello representadas por muchos individuos, más una serie de especies escasas que pueden ser el resto de poblaciones anteriores o inicio de poblaciones futuras (Margalef, 1995) y su comportamiento puede ser catastrófico, al presentar incrementos repentinos en su densidad o desaparecer por completo de forma repentina. La fluctuación observada en los índices de la comunidad, se muestra como un reflejo de su comportamiento ante los cambios en el ambiente (Herrera, 2002).

Se registraron especies que solo fueron encontradas en un mes de muestreo y en solo un sitio de muestreo, por ejemplo *Neoteredo reynei* que únicamente se presentó en PL de noviembre y *Melita* sp. que se presentó en ER y PL de agosto. De la misma forma *Littorina angulifera* también se mostró como rara al solo estar representada en mayo y agosto. En contraste, las especies que se encontraron distribuidas a lo largo de toda la lagunas en los diferentes meses de muestreo fueron: *Ischadium recurvum*, *Brachidontes exustus*, *Mytilopsis leucophaeata*, *Pacgygrapsus gracilis*, *Sphaeroma* sp. y *Balanus subalbidus*. Siendo las más abundantes *I. recurvus* y *B. subalbidus*. En su mayoría se trata

de especies incrustantes y moluscos bivalvos que generan y ofrecen microhábitats para los demás organismos. Estos organismos además de estar presentes en los tres sitios de muestreo presentan abundancias muy altas, es decir, dominan dentro de la comunidad, por lo que se les puede considerar como organismos con un amplio rango de tolerancia a las fluctuaciones ambientales. Quirós y Arias (2013) señalaron que estas especies son un componente importante de los ecosistemas estuarinos, ampliamente reportados en las costas del Caribe colombiano, indicando que su presencia en aguas salobres da una idea de la amplia tolerancia a las fluctuaciones en las condiciones ambientales.

Específicamente, de acuerdo a Montagna *et al.*, (2008), el bivalvo *I. recurvum* es un molusco típico de ambientes estuarinos, indicador de zonas polihalinas que se encuentra bajo amplias variaciones de salinidad. Mientras que el cirripedio *B. subalbidus*, de acuerdo con Poirrier y Partridge (1979), es un componente básico de estos ambientes, su presencia podría indicar que en la zona existe un gradiente predominante de salinidad, que podría oscilar desde dulceacuícola hasta 16‰, salinidades más altas causarían un descenso en su abundancia.

Otras especies como *Crassostrea rhizophorae*, se encontraron a lo largo del año en ER, hecho normal pues estos organismos requieren de una concentración de salinidad superior al 30‰, y se encuentran comúnmente adheridas a las raíces del mangle rojo, *R. mangle*. Márquez y Jiménez (2002) catalogan a *C. rhizophorae* y *B. exustus* como especies de amplia tolerancia a las fluctuaciones de salinidad, considerándolas como eurihalinas; *B. exustus* es frecuente en salinidades superiores a 25‰ y coloniza principalmente en las partes altas de las lagunas estuarinas, mientras que *C. rhizophorae* alcanza un mejor desarrollo en salinidades entre 14 y 20 ‰ (Quinceno y Palacio, 2008).

En el caso de los cirripedios, *B. subalbidus* y *B. crenatus*, su abundancia puede atribuirse a la falta de sus depredadores, la mayoría de ellos moluscos gasterópodos. Farrapeira (2009) menciona que algunos moluscos son críticos para la base ecológica de algunos manglares, desempeñando un papel central en la manutención de funcionamiento y productividad de los manglares, “limpiando” las raíces de sus organismos incrustantes típicos. Romero-Murillo y Polanía (2008) y Prüssmann y Palacio (2008) señalan

que los cirripédios crecen mejor en aguas turbias y tranquilas, debido a que se alimentan de material en suspensión ambas características presentes en la laguna de Sontecompan.

En cuanto a los crustáceos decápodos, *P. gracilis* es considerada como una especie de amplia tolerancia a la salinidad (Márquez *et al.*, 2006). Mientras que *Eurypanopeus depressus* comúnmente se encuentra asociado a arrecifes de ostras y mejillones, y es usualmente un miembro dominante de la macrofauna de este tipo de ecosistemas. Se cataloga como un organismo cosmopolita eurihalino con la capacidad de sobrevivir en amplios rangos de temperatura y salinidad (Van-Horn y Tolley, 2008).

Otros organismos que no presentaron abundancias altas, presentan también características que les permiten habitar en ese medio como *N. reynei*, que es un miembro común de las comunidades de sistemas estuarinos, habitando dentro de los troncos solitario o asociados a *Bankia fimbriatula* (De Paula y Da Cunha, 1986). Por otro lado, *Isognomon alatus* es una especie tolerante a las variaciones de salinidad, típicamente encontrada en regiones estuarinas, constituyéndose una de las especies básicas de las comunidades incrustantes en las raíces de mangle (Farrapeira *et al.*, 2009). *L. angulifera* se caracteriza por adaptarse a sustratos duros para su adhesión, como son la raíces de mangle y lo hace por encima del nivel del agua, es una especie estenohalina y marina (Ortiz y Blanco, 2012), por lo que es común encontrarla en zonas con salinidades altas, sin embargo en este estudio, se observaron pocos organismos de esta especie.

Comparaciones con otras lagunas costeras

La riqueza de invertebrados de un ambiente estuarino puede ser evaluada comparando el número total de especies registradas con las encontradas en otros estuarios (Farrapeira *et al.*, 2009), para ello, hay que considerar como mencionan Quirós y Arias (2013) y Ruiz y López (2014) que amplios rangos biogeográficos pueden influenciar la composición de especies de cada sitio. Además, se debe considerar las condiciones ambientales propias de cada sistema, los diferentes esfuerzos y tamaños de muestreo, y especialmente la historia biogeográfica de cada región, por lo que es complicado hacer una comparación entre los diferentes estudios realizados.

La riqueza de invertebrados asociados a las raíces de mangle registrada en este estudio para Sontecomapan es menor a la reportada para otros manglares de diferentes regiones geográficas. De acuerdo a los resultados de Ruiz y López-Portillo (2014) en La laguna de la Mancha, Veracruz se puede observar que el número de phyla registrados en ambas lagunas es el mismo presentando nueve especies en común, siendo la mayoría de ellas moluscos (Tabla 14). La abundancia total de individuos en Sontecomapan es menor a la registrada en La Mancha y se destaca la presencia de 11 especies más que en Sotecomapan. Estos autores observaron que la comunidad de invertebrados en La Mancha está asociada con las variables ambientales, mostrando las mayores abundancias, biomاسas y riquezas cuando la laguna presenta mayor profundidad y en la temporada que se cierra la boca estuarina.

En la laguna de Términos, Campeche, Henández-Alcántara y Solís-Weiss (1995) analizaron la fauna bentónica asociada a las raíces de mangle, las especies que estos autores observaron pertenecen a los mismos tres phyla encontrados en Sontecomapan y comparten tres especies en común (Tabla 14). En este caso la mayor abundancia de organismos se observó en sitios con mayor influencia marina, mientras que la diversidad fue mayor en los sitios con poca influencia marina.

En comparación con un sistema estuarino ubicado en las costas del Pacífico, la composición faunística de la laguna de Sontecomapan es totalmente diferente, por ejemplo, Díaz (2012), en la laguna de Topolobampo en el Golfo de California en Sinaloa registró 44, 429 organismos pertenecientes a 12 phyla, siendo la mayoría de ellas marinas y no comparte ninguna especie con Sontecomapan.

El Caribe, es la región en donde más estudios se han realizado sobre las comunidades de invertebrados asociados al manglar, un ejemplo es el estudio realizado por Quinceno y Palacio (2008) en el cual se reportan 33 morfoespecies, la mayoría de ellas catalogados como marinas, de estas solo 4 especies se observaron en Sontecomapan, la mayoría de ellos moluscos bivalvos (Tabla 14). Estos autores observaron que la composición de la comunidad no varió significativamente en tiempo o espacio y al comparar con otros estudios la riqueza y la diversidad fueron bajas. En Brasil, Farrapeira

et al., (2009) registró 79 especies de 11 Phyla en el estuario del río Massangana, los organismos presentes en esta región son organismos propios de ambientes estuarinos y de origen marino. Cabe destacar que cuatro organismos registrados en este estudio también se obtuvieron en Sontecomapan (Tabla 14).

Las diferencias en cuanto a la riqueza y diversidad de especies en estas regiones, puede atribuirse a las condiciones ambientales que presentan; por ejemplo, se espera que la composición y riqueza de especies para un sistema de manglar continental sea menor como respuesta a la alta turbidez y la variabilidad en la temperatura y salinidad del agua Ruiz y López-Portillo (2014), mientras que las comunidades de raíces de mangle del Caribe, dominadas por esponjas y tunicados, son las más ricas en especies; las del este del Pacífico tienen abundantes balanos y baja cobertura de esponjas y tunicados, que sin duda también está muy relacionado con los ecosistemas adyacentes al manglar como pastos marinos y arrecifes de coral (Hogarth, 2007). El Golfo de México se caracteriza por presentar numerosos afluentes que descargan sus aguas en él, por lo que el agua de sus costas posee un alto contenido de sedimentos, por ello, tanto la plataforma continental como el fondo oceánico están constituidos por lodos y arenas de composición variable, además de que el agua dulce atenúa la presencia del agua marina (De la Lanza, 1994). A comparación de las zonas como la del Océano Pacífico que presenta un clima seco y cálido, con bajas precipitaciones y altos rangos de evaporación (De la Lanza *et al.*, 2013), por lo que las salinidades de los sistemas asociados a él son altas y la zona del Caribe que recibe afluencia de sedimentos continentales, por ello ésta región se caracteriza por el desarrollo de complejos arrecifales de origen coralino y una mayor influencia marina (Aguayo y Trápaga, 1996).

Tabla 14. Comparación de los organismos registrados para otras lagunas costeras, en el Golfo de México, océano Pacífico y Mar Caribe.

Laguna	Localización	No. Individuos	No. Sp	Phyla	Sp. dominante	Sp. rara	Sp. compartidas
Sontecomapan, Veracruz	Golfo de México	5965	17	Crustacea, Mollusca y Polychaeta	<i>Balanus subalbidus</i>	<i>N. reynei</i> <i>Melita sp.</i> <i>Cirolana sp.</i>	
La mancha, Veracruz	Golfo de México	59632	28	Crustacea, Mollusca y Polychaeta	<i>Mytilopsis leucophaeata</i>	<i>Cerithide pliculosa</i>	<i>E. depressus</i> <i>B. fimbriatula</i> <i>M. leucophaeata</i> <i>C. rhizophorae</i> <i>I. alatus</i> <i>I. recurvum</i> <i>L. angulifera</i> <i>N. reclivata</i> <i>P. gracilis</i>
Laguna de Términos, Campeche	Golfo de México	3757	87	Polychaeta, Mollusca y Crustacea	<i>Capitella capitata</i>		<i>N. reclivata</i> <i>M. leucophaeata</i> <i>P. gracilis</i>
Sistema Lagunar Topolobampo, Nayarit	Golfo de California	44 429	258	Porifera, Cnidaria, Ctenophora, Platyhelminthes, Nemertea, Polychaeta, Sipuncula, Mollusca, Arthropoda, Ectoprocta, Echinodermata y Chordata (ascididae)	<i>Amphibalanus amphirrite</i>		
Ciénaga de la Boquilla, Colombia	Mar Caribe		33	Porífera, Celenterata, Anélida, Mollusca, Crustácea y Equinodermata	<i>Brachidontes exustus</i>		<i>C. rizophorae</i> <i>B. exustus</i> <i>I. alatus</i> <i>E. depressus</i>

Área estuarina del río Massangana	Brasil	79	Porifera, Cnidaria, Platyhelminthes, Nematoda, Nemertea, Annelida, Mollusca, Arthropoda, Bryozoa, Echinodermata y Tunicata	<i>B. exustus</i> <i>L. angulifera</i> <i>C. rizophorae</i> <i>I. alatus</i> <i>N. reynei</i> <i>P. gracilis</i>
---	--------	----	--	---

Factores físicos-químicos y la comunidad de invertebrados en Sontecomapan

Para poder explicar los patrones de comportamiento de la comunidad de organismos asociados a las raíces de mangle, es necesario identificar los factores que mantienen la diferenciación entre ellas a distintas escalas, espacial y temporal, y sobre que parámetros ecológicos presentan mayor influencia, si en la distribución, diversidad o en abundancia de cada especie (Guerra-Castro *et al.*, 2011). De esta forma podremos discernir múltiples fuerzas que estructuran a las comunidades, aunque en ocasiones no es muy claro a qué escala espacial los organismos responden a las variaciones de los parámetros físicos del hábitat (Lee, 2007), pues cada especie responde a la heterogeneidad ambiental de una manera única, lo que hace que sea difícil explicar o predecir los patrones de comportamiento de las especies (Farnsworth y Ellison, 1996).

En el presente estudio no se encontró una relación clara entre la variación de los parámetros físico-químicos de la laguna y la estructura de la comunidad de invertebrados; aunque teóricamente éste es un fenómeno bien documentado en otras lagunas, para este estudio, es difícil afirmar cuáles factores ambientales son los más importantes en Sontecomapan.

Estadísticamente tanto los factores físico-químicos evaluados como los parámetros de la comunidad de invertebrados no presentan diferencias entre sí, espacial o temporalmente. Así mismo los resultados indican que los factores ambientales no ejercen algún efecto sobre la distribución de la abundancia, riqueza y diversidad de la comunidad. Al aplicar los análisis de ordenación, se puede observar que los parámetros como la salinidad y la concentración de oxígeno disuelto pueden ser considerados como factores importantes que determinan la estructura de la comunidad y en segundo plano, pero no menos importante la temperatura y el pH (Fig. 12 y 13).

Se observó que la mayoría de las especies presentan una mayor relación con la salinidad y la concentración de oxígeno disuelto (Fig. 12), factores que de acuerdo al ACP se consideran de importancia y que, además, presentan una aparente variación temporal (Fig. 4).

Esta aparente variación temporal no solo pudo observarse en el componente abiótico sino que también en la abundancia y diversidad de los organismos (Tabla 7). Al ser la laguna un sistema continuo, durante cada temporada climática presentará características propias de dicha temporada de forma homogénea, y estas a su vez serán alteradas por fenómenos climáticos repentinos pero propios de cada temporada como las precipitaciones y vientos; este tipo de fenómenos marcarán entonces diferencias entre valores de los parámetros ambientales de manera espacial; bajo estas condiciones, las poblaciones que se establecerán serán aquellas que logren tolerar los constantes cambios.

De esta forma, al comparar las comunidades espacialmente la composición de especies será similar mientras que al comparar entre temporadas de muestreo, las comunidades experimentarán procesos de dispersión y reclutamiento que dependerá básicamente de si son favorecidas o no, por lo que irán cambiando a lo largo de las temporadas climáticas.

El resultado de los análisis estadísticos podría interpretarse como que Sontecomapan ofrece un ambiente homogéneo, en el cual únicamente la temperatura presenta diferencias significativas (Tabla 4) de acuerdo con la temporada climática en la que se presenta. Mediante los análisis multivariados como el ACP (Fig. 12) podemos pensar que en conjunto, los parámetros ambientales y su interacción permiten la creación de un ambiente en el que ciertas especies habitan y no que solo un factor ambiental es determinante para la estructura de la comunidad. Mientras que a través del ACC (Fig. 13) observamos que la proporción de la varianza explicada por el modelo es poca, sin embargo las especies tienden a presentar una mayor correlación con la salinidad y el oxígeno disuelto.

Aunque estadísticamente no se presenta una relación clara por falta de resultados significativos entre los parámetros físico-químicos del agua y los parámetros de la comunidad de invertebrados, se observó que existe un patrón temporal en comportamiento de la comunidad que podría estar influenciado por la salinidad y la concentración de oxígeno disuelto, factores que presentan una marcada variación estacional y espacial en la laguna. En el cual valores bajos de salinidad y mayor

concentración de oxígeno disuelto coinciden con mayores abundancias pero una menor diversidad y riqueza, mientras que a mayor salinidad y menor concentración de oxígeno disuelto se observa una mayor riqueza y diversidad con abundancias bajas

Conclusiones

De acuerdo a los resultados, la laguna de Sontecomapan presenta gradientes ambientales, principalmente en parámetros como salinidad y concentración de oxígeno disuelto, este gradiente se puede observar tanto espacial como temporalmente, siendo más evidente al comparar entre temporadas climáticas.

En cuanto a los invertebrados asociados a las raíces de mangle, en el área de estudio, la comunidad está formada principalmente por tres Phyla: Annelida (Polychaeta) Arthropoda (Crustacea) y Mollusca, representados por 17 especies. Siendo el grupo de los crustáceos el más abundante, mientras que el de los moluscos el más diverso. Las especies más abundantes son el cirripedio *B. subalbidus* y el moluscos bivalvo *I. recurvum*, que se caracterizan por ser especies incrustantes, filtradoras y eurihalinas. En general, la mayoría de las especies presenta una distribución homogénea a lo largo de la laguna debido al amplio rango de tolerancia que presentan ante los cambios ambientales.

La estructura de la comunidad presentó un patrón de comportamiento que coincide con las temporadas climáticas de la región, por lo se sugiere que existe una variación temporal en la estructura de la comunidad; durante la temporada de secas se registró la mayor diversidad (H') y equidad (J'), mientras que durante lluvias, se presentó una mayor abundancia y riqueza. De manera espacial, la mayor diversidad se concentra en los sitios ER, mientras que en PL y EC se presentó la mayor abundancia.

Este comportamiento, puede estar relacionado con la variación de la salinidad y la concentración de oxígeno disuelto, pues valores de riqueza y diversidad altos se observaron en temporadas y sitios con mayor salinidad y menor cantidad de oxígeno disuelto. Mientras que abundancias altas y valores de riqueza bajos se observan en temporadas y sitios con menor salinidad y mayor cantidad de oxígeno disuelto.

Apéndice 1

Tabla. Abundancia de las especies recolectadas en cada sitio de muestreo

Phyllum	Especies	Mayo			Agosto			Noviembre			Febrero			Total
		ER	PL	EC	ER	PL	EC	ER	PL	EC	ER	PL	EC	
Annelida:	<i>Nereis sp.</i>	0	15	0	7	12	0	0	0	0	1	19	0	54
Polychaeta														
	<i>N. reclivata</i>	2	10	0	6	8	0	0	0	25	0	1	14	66
Mollusca	<i>L. angulifera</i>	3	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	6
	<i>I. recurvus</i>	8	133	10	5	541	0	7	132	55	24	321	98	1334
	<i>B. exustus</i>	55	10	21	59	81	0	27	25	28	31	42	4	383
	<i>M. leucophaeata</i>	7	36	12	1	142	0	1	53	59	7	106	4	428
	<i>I. alatus</i>	0	0	11	42	0	0	33	0	0	64	0	0	150
	<i>C. rhizophorae</i>	62	0	36	76	0	0	21	0	0	112	0	0	307
	<i>N. reynei</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
	<i>B. fimbriatula</i>	2	0	14	0	0	0	1	0	0	9	0	0	26
	<i>P. gracilis</i>	6	5	7	10	3	0	3	5	0	6	14	0	59
Arthropoda:	<i>E. depressus</i>	0	0	0	5	2	0	0	2	0	2	1	0	12
	<i>Sphaeroma sp.</i>	12	4	23	1	1	0	5	17	1	14	4	23	105
Crustacea	<i>Cirolana sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2
	<i>Melita sp.</i>	0	0	0	4	8	0	0	0	0	0	0	0	12
	<i>B. crenatus</i>	13	22	22	0	11	8	0	0	10	0	2	30	118
	<i>B. subalbidus</i>	3	61	8	0	629	1021	40	306	255	141	174	263	2901
Total sitio		173	296	166	216	1440	1029	138	542	434	411	648	436	
Total mes				635			2685			1114			1531	

Literatura citada

- Abbott, R. T. 1966. American seashells: The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coast of North America. 2° Edición, Van Nostrand Reinhold Company, New York. 411p.
- Abele, L.G. y W. Kim. 1986. An Illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida. Department of Environmental Regulation, State of Florida. Technical Series 8(1): 320.
- Agráz-Hernández, C., R. Noriega-Trejo, J. López-Portillo, F.J. Flores-Verdugo y J.J. Jiménez-Zacarías. 2006. Guía de Campo: Identificación de los Manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche. 45 p.
- Aguayo, J. y R. Trápaga. 1996. Geodinámica de México y minerales del mar. Fondo de Cultura Económica. La ciencia para todos. México. 105 p.
- Aké-Castillo, J. y G. Vázquez. 2006. *Peridinium quinquecorne* var. *trispiniferum* var. nov. (Dinophyceae) from a brackish environment. Acta Botánica Mexicana 94: 125-140.
- Aké-Castillo, J., G. Vázquez y J. López-Portillo. 2011, Litterfall and decomposition of *Rhizophora mangle* L. in a coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico, Hydrobiología 559: 101–111.
- Álvarez-Arellano, A.D. y Gaitán M.J. 1994. Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano: Geología (13-74 pp.) En: De la Lanza-Espino G. y Cáceres-Martínez C. (eds), Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano. UNAM-UABCS. 525 p.
- Aviz, D., C. Ferreira y S. Fernandes. 2009. Macrofauna associada às galerias de *Neoteredo reynei* (Bartsch, 1920) (Mollusca: Bivalvia) em troncos de *Rhizophora mangle* Linnaeus, durante o período menos chuvoso, em manguezal de São Caetano de Odivelas, Pará (costa norte do Brasil). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais, Belém 4(1): 47-55.
- Barnes, R.S. 1989. What, if anything, is brackish-water fauna? Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences. 80(3): 235-240.

- Barrionuevo, G. 2007. Ecología acuática en el manglar de San Pedro-Sechura. Tesis de Maestría. Maestría en Ciencias del Mar. Escuela de Postgrado, Universidad Nacional de Piura. Perú. 53 p.
- Benítez-Díaz, M., M. Castellanos-Paez, G. Garza-Mouriño, M. Ferrara-Guerrero, M. Pagano. 2014. Spatiotemporal variations of zooplankton community in a shallow tropical brackish lagoon (Sontecomapan, Veracruz, México). *Zoological Studies* 53:59.
- Bortolini R, J. L. y G. Hernández B. 2008. La relación de la camaronicultura, el bosque de mangle y el ordenamiento ecológico. *Ciencia y Mar*. XII(35): 31-47
- Calderón, C., O. Aburto, E, Ezcurra. 2009. El valor de los manglares. CONABIO. *Biodiversitas*. (82):1-6.
- Carmona, D., M. Morales y L. Rodríguez. 2004. Plan de manejo para el manglar de Sontecomapan, Catemaco, Veracruz, México: Una estrategia para la conservación de sus recursos naturales. *Madera y Bosques* 10(Es2): 5-23.
- Castañeda, L. y E. Contreras. 2003. El Centro de Documentación "Ecosistemas Litorales Mexicanos" como una herramienta de diagnóstico. *ContactoS* 48. Laboratorio Ecosistemas Costeros, Depto. de Hidrobiología, D.C.B.S. UAM-I. 5-17 p.
- Castellanos, B. 2002. Caracterización hidrológica de la laguna de Sontecomapan Veracruz. Tesis profesional de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 115 p.
- Cedeño, J. P. Jiménez, L. Pereda y T. Allen. 2010. Abundancia y riqueza de moluscos y crustáceos asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en la laguna de Bocaripo, Sucre, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 58(3): 213-226.
- Celis, V. 2004. Taxonomía y patrones de distribución de los cirripedios (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) sublitotales de la parte sur del Golfo de México. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 152 p.

- CONABIO. 2008. Manglares de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F. 35 p
- Contreras, E. 2001. Caracterización de lagunas costeras mexicanas a través de variables ecológicas seleccionadas. Tesis de Doctorado. Doctorado en Ciencias Biológicas. División de Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana. México. 94p.
- Contreras, E. y L. Castañeda. 2004. Las lagunas costeras y estuarios del Golfo de México: Hacia el establecimiento de índices ecológicos (373-415 p). En: Caso M., Pisanty I., Ezcurrea E. (eds), Diagnóstico Ambiental del Golfo de México. Instituto Nacional de Ecología INE-SEMARNAT. México. 626p
- Contreras, F. 1988. Las lagunas costeras mexicanas. 2 Ed. Centro de Ecodesarrollo, Secretaria de pesca. México D.F. 263 p.
- Correa, M. y V. Uieda. 2008. Composition of the aquatic invertebrate fauna associated to the mangrove vegetation of a coastal river, analyzed through a manipulative experiment. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3(1): 23-31.
- De la Lanza, E. 1994. Química de las Lagunas costeras y el Litoral Mexicano. En: De la Lanza E. y Cáceres C. (eds), Lagunas costeras y el litoral mexicano. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 525 p.
- De la Lanza, E., P. Ortiz, P. Carbajal. 2012. Diferenciación hidrogeomorfológica de los ambientes costeros del Pacífico, del Golfo de México y del Mar Caribe. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México* (81): 33-50.
- De León, G., J. A. 1999. Nereididae (Annelida: Polychaeta) de México. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Biológicas. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. H011. México D. F.
- De Paula, M., L. Da Cunha. 1986. Teredinidae (Mollusca, Bivalvia) do litoral do Paraná, Brasil. *Revista Nerítica* 1(3): 27-48.
- Díaz, G. 2012. Macroinvertebrados asociados a manglar como indicadores de impacto en el hábitat de las bahías de Ohuira y Topolobampo, Sinaloa, México. Tesis

- profesional de posgrado. Doctorado en Ciencias en Desarrollo sustentable de Recursos naturales. Universidad Autónoma Indígena de México. Sinaloa, México. 308p.
- Domínguez, J. C., A.J. Sánchez, R. Florido y E. Barba. 2003. Distribución de macrocrustáceos en Laguna Mecocacán, al sur del Golfo de México. *Hidrobiológica* 13(2): 127-136.
- Farnsworth, E. J. y A.M. Ellison. 1996. Scale-dependent spatial and temporal variability in Biogeography of mangrove root epibiont communities. *Ecological Monographs* 66(1): 45-66.
- Farrapeira, R., R. Colaço, B. Ferreira, M. De Oliveira, P. De Lyra, V. Marinho, O. Silva y F. Arruda. 2009. Zonación vertical del macrobentos de sustratos sólidos del estuario del Río Massangana, Bahía de Suape, Pernambuco, Brasil. *Biota Neotropica* 9(1): 87-100.
- Fauchald, K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* 28(1): 190 p.
- Flores, V., H. Agráz y D.B. Pardo. 2007. Ecosistemas acuáticos costeros: Importancia, retos y prioridades para su conservación (147-166 p.). En: Ó. Sánchez, Herzig M., Peters E., Márquez-Huitzil R. & Zambrano L. (eds.), *Perspectivas sobre Conservación de Ecosistemas Acuáticos en México*, Instituto Nacional de Ecología, México DF. 293.
- García, G. M. 1999. Las raíces de mangle rojo *Rhizophora mangle* como hábitat para isópodos (Crustácea: Peracárida: Isopoda) en el sistema estuarino Urias, Sinaloa. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 51 p.
- García-Cubas, A. y M. Reguero. 1995. Moluscos de la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México: sistemática y ecología. *Hidrobiológica* 5(1-2): 1-24.
- García-Cubas, A. y M. Reguero. 2004. Catálogo Ilustrado de moluscos gasterópodos del Golfo de México y Mar Caribe. Universidad Autónoma de México. México. 168p.

- García-Cubas, A. y M. Reguero. 2007. Catálogo Ilustrado de moluscos bivalvos del Golfo de México y Mar Caribe. Universidad Autónoma de México. México. 94p.
- Garrido, J., A. Pérez-Bilbao y C. Benetti. 2011. Biodiversity and Conservation of Coastal Lagoons. (1-28 p.). En: Grillo O. y Verona G. (eds), Ecosystems Biodiversity. InTech 464p.
- González-Fierro, A., A. Vázquez-Botello, S. Villanueva-Fragoso y G. Ponce-Vélez. 1994. Presencia de metales en sedimentos recientes y organismos de la laguna e Sontecomapan, Veracruz, México. Hidrobiológica 4(1-2): 35-43.
- Grant, J. y J. McDonald'. 1979. Desiccation Tolerance of *Eurypanopeus depressus* (Smith) (Decapoda: Xanthidae) and the Exploitation of Microhabitat. Estuaries 2(3): 172-177.
- Guerra, C. J. 2012. Diversidad de especies, patrones y procesos estructurales de las comunidades incrustantes asociadas a las raíces de mangle rojo *Rhizophora mangle* L. Tesis profesional de posgrado. Doctorado en Ciencia. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Estudios Avanzados. Venezuela. 220p.
- Guerra-Castro, E., J. Cruz-Motta, J. Eloy Conde. 2011. Cuantificación de la diversidad de especies incrustantes asociadas a las raíces de *Rhizophora mangle* L. en el Parque Nacional Laguna de la Restinga. Interciencia. Asociación Interciencia Venezuela 36(12): 923-930.
- Guerra-Martínez, S. y M.A. Lara-Villa. 1996. Florecimiento de *Ceratium furca* (Peridinales: Ceratiaceae) en un ambiente salobre: Laguna de Sontecomapan, México. Revista de Biología Tropical 44(1): 23-30.
- Hernández-Alcántara, P. y V. Solís-Weiss. 1995. Algunas comunidades macrobentónicas asociadas al manglar (*Rhizophora mangle*) en la laguna de Términos, Golfo de México. Revista de Biología Tropical 43(1-3): 117-129.
- Herrera, L. 2002. Temporal Dynamics of the macroinvertebrate communities associated with the mangrove and sand Ecosystems at Pianguita (Bay of Buenaventura,

- Colombian Pacific) from October 1999 to March 2001. *Investigaciones marinas* 30(1): 46-148.
- Herrera, S. y O. Morales. 2011. Lagunas costeras (24-26 p.). En: Durán R. y Méndez M. (eds), *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496p.
- Hogarth, P. 2007. *The Biology of Mangroves and Seagrasses*. Oxford Scholarship Online. Disponible en Línea: <http://www.oxfordscholarship.com/view/10.1093/acprof:oso/9780198568704.001.0001/acprof-9780198568704?rskey=BiD6FO&result=3>. Consultado el 12 de noviembre del 2015.
- Kathiresan, K. y B.L. Bingham. 2001. *Biology of mangroves and mangrove ecosystems*. *Advances in Marine Biology* 40(1): 84-135.
- Keen, A. 1971. *Sea shells of tropical west America: Marine mollusks from Baja California to Peru*. Stanford, Calif. : Stanford University Press. 1064 p.
- Kjerfve, B. 1994. Coastal Lagoons (1-7p.). En: Kjerfve B. (eds), *Coastal Lagoon Processes*. Elsevier Oceanography Series 60: 576 p.
- Lara-Lara, J.R., V. Arenas, C. Bazán, V. Díaz, E. Escobar, M. De la Luz, G. Gaxiola, G. Robles, R. Sosa, L. Soto, M. Tapia, E. Valdez-Holguín. 2008. Los ecosistemas marinos (135-159 p). En: CONABIO. 2008. *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México. 621p.
- LeCroy, S.E. 2000. *An Illustrated Identification Guide to the Nearshore Marine and Estuarine Gammaridean Amphipoda of Florida*. Vol 1. Families Gammaridae, Hadziidae, Isaeidae, Melitidae and Oedicerotidae. Florida Department of Environmental Protection, Tallahassee, Annual Report. 195 p.
- Lee, S.Y. 2007. Mangrove macrobenthos: Assemblages, services, and linkages. *Journal of Sea Research* (59): 16–29.
- López, O., F. Pulido, S. Serrano, O. Gaytán, S. Monks y J. López. 2012. Evaluación estacional de las variables fisicoquímicas del agua de la Laguna de

- Tampamachoco, Veracruz, México. Revista Científica UDO Agrícola 12(3): 713-719.
- Magaña-Guzmán, V. 2013. Estudio poblacional de *Discapseudes mexicanus* Gutu, 2006 (Crustacea: Peracarida: Tanaidacea) de la laguna de Sontecomapan Veracruz. Tesis profesional de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 57p.
- Margalef, R. 1995. Ecología. Omega. Barcelona, España. 961 p.
- Márquez, B. y M, Jiménez. 2002. Moluscos asociados a las raíces sumergidas del mangle rojo *Rhizophora mangle*, en el Golfo de Santa Fe, Estado Sucre, Venezuela. Revista de Biología Tropical 50(3/4): 1101-1112.
- Márquez-Rojas, B., J. Blanco-Rambla, M. Jiménez y T. Allen 2006. Crustáceos asociados a las raíces del mangle rojo *Rhizophora mangle* (L.) en el Golfo de Santa Fe, Estado Sucre, Venezuela. CIENCIA 14(1): 12-27.
- Montagna, P., E. Estevez, T. Palmer y M. Flannery. 2008. Meta-analysis of the relationship between salinity and molluscs in tidal river estuaries of southwest Florida, U.S.A. America Malacological Bulletin 24(1): 101-115.
- Morán, S. 2002. Caracterización hidrológica y espacio-temporal con base en los nutrientes y clorofila A de la laguna de Sontecomapan, Veracruz. Tesis profesional de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 72 p.
- Moreno, C., G. Rojas, L. Zárate, P. Ortiz, D. Lara, V. Savedra. 2002. Diagnóstico de los manglares de Veracruz: distribución, vínculo con los recursos pesqueros y su problemática. Madera y Bosques. Instituto de Ecología, A.C. 8(1): 61-88.
- Nagelkerken I., S.J.M. Blaber, S. Bouillon, P. Green, M. Haywood, L.G. Kirton, J.O. Meynecke, J. Pawlik, H.M. Penrose, A. Sasekumar, P.J. Somerfield. 2008. The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. Aquatic Botany (89): 155–185.
- Odum E. 1972. Ecología. Editorial Interamericana. SA de C.V. México 639 p.

- Ortiz L. y J. Blanco. 2012. Distribución de los gasterópodos del manglar, *Neritina virgínea* (Neritidae) y *Littoraria angulifera* (Littorinidae) en la Ecorregión Darién, Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical* 60(1): 219-232.
- Ortiz, L., B. Arceo, B. Granados, M. Salas, B. Jiménez. 2010. Zona costera (125-146 p.). En: Benítez B. y Welsh R. (eds), Atlas del Patrimonio Histórico y Cultural de Veracruz. Veracruz, México. 124 p.
- Padilla, G. y J. Palacio. 2008. Macroinvertebrados asociados a las raíces sumergidas del Mangle Rojo (*Rhizophora mangle*) en las bahías Turbo y El Uno, Golfo de Urabá (Caribe Colombiano). *Gestión y Ambiente* 11(3):55-66.
- Pilsbry, H. A. 1916. The sessile barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U.S. National Museum; including a monograph of the American species. *Bulletin of the United States National Museum* 93(1): 366.
- Poirrier, M. y M. Partridge. 1979. The Barnacle, *Balanus subalbidus*, as a Salinity Bioindicator in the Oligohaline Estuarine Zone. *Estuaries* 2(3): 204-206.
- Prüsmann, J. y J. Palacio. 2008. Colonización de moluscos y crustáceos en raíces de mangle rojo en la laguna costera de la punta norte del golfo de Morrosquillo. *Gestión y Ambiente* 11(3): 77-86.
- Quinceno, C. y B. Palacio. 2008. Aporte al conocimiento de los macroinvertebrados asociados a las raíces del Mangle (*Rhizophora mangle*) en la ciénaga la Boquilla, Municipio de San Onofre, Sucre. *Gestión y Ambiente* 11 (3): 67-68.
- Quirós, R. y R. Arias, 2013. Taxocenosis de moluscos y crustáceos en raíces de *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) en la bahía de Cispatá, Córdoba, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 18(2): 329-339.
- Ramsar. 2003. Ficha informativa de los humedales de Ramsar. Francisco José Gómez Marín (eds). Catemaco, Veracruz, México. Disponible en línea: http://ramsar.conanp.gob.mx/docs/sitios/FIR_RAMSAR/Veracruz/Manglares_y_Humedales_de_la_Laguna_de_Sontecomapan/Manglares%20y%20Humedales%20de%20la%20Laguna%20de%20Sontecomapan.pdf. Consultado el 3 de febrero del 2016.

- Reyes, L., A. Godoy y L. Casler. 1999. Invertebrados bentónicos del bosque de manglar de la Ciénaga de los Olivitos, Venezuela. Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas. Universidad del Zulia, Maracaibo 33(3): 227-241.
- Reyes, R., y C. Campos. 1992. Moluscos; anélidos y crustáceos asociados a las raíces de *Rhizophora mangle*, en la región de Santa Marta, Caribe colombiano. Caldasia 17(1): 133-148.
- Richardson, H. 1905. A monograph on the isopods of North America. Bulletin of the United States National Museum 54(1): 583-717.
- Rodríguez-Varela, A., A. Cruz-Gómez y H. Vázquez-López, 2010. List of the ichthyofauna in the Sontecomapan lagoon, Veracruz, Mexico. Biocyt 9(3): 107-121.
- Rodríguez-Zúñiga, M.T., C. Troche-Souza, A.D. Vázquez-Lule, J.D. Márquez-Mendoza, B. Vázquez- Balderas, L. Valderrama-Landeros, S. Velázquez-Salazar, M.I. Cruz-López, R. Ressler, A. Uribe-Martínez, S. Cerdeira-Estrada, J. Acosta Velázquez, J. Díaz-Gallegos, R. Jiménez-Rosenberg, L. Fueyo Mac Donald y C. Galindo-Leal. 2013. Manglares de México/Extensión, distribución y monitoreo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F. 128 p.
- Romero-Murillo, P. y J. Polanía. 2008. Sucesión temprana de la taxocenosis Mollusca-Annelida-Crustacea en raíces sumergidas de mangle rojo en San Andrés Isla, Caribe colombiano. Revista de Biología Marina y Oceanografía 43(1): 63-74.
- Ruiz, M. y J. López-Portillo. 2014. Variación espacio-temporal de la comunidad de macroinvertebrados epibiontes en las raíces del mangle rojo *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) en la laguna costera de La Mancha, Veracruz, México. Revista de Biología Tropical 62(4): 1309-1330.
- Salazar-Vallejo, S. y A. De León-González. 1988. Poliquetos (Annelia: Polychaeta) de México. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Libros Universitarios. 212 p.
- Sánchez, O. 2007. Ecosistemas acuáticos: diversidad, procesos, problemática y conservación. En: Sánchez O., Herzig M., Peters E., Márquez-Huitzil E. y Zambrano L (eds), Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México.

- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. 294 p.
- SEMANRT. 2009. Estrategia nacional de atención a la biodiversidad marina y costera. México. Disponible en línea: <http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/libros2009/CD000998.pdf>. Consultado el 15 diciembre del 2015.
- Van-Horn, J. y G. Tolley. 2008. Patterns of distribution along a salinity gradient in the flatback mud crab *Eurypanopeus depressus*. Gulf of Mexico Science. 26(1): 57-63.
- Vicencio, C. 2012. *Rhizophora mangle* como especie sombrilla. Biocyt 5(18): 341-352.
- Williams, B. 1984. Shrimps, Lobsters and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Marine to Florida Smithsonian. Institution Press, Washington, D.C. 77 p.
- Yaldez-Holguín, E. y Martínez-Córdova, M. 1993. Variabilidad de algunos parámetros físicoquímicos y productividad primaria en la laguna La Cruz, Sonora, México. Revista de Biología Tropical 41(2): 161-179.
- Yáñez-Arancibia, A. 1987. Lagunas costeras y estuarios: cronología, criterios y conceptos para una clasificación ecológica de sistemas costeros. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural (39): 35-54.