

03085

3

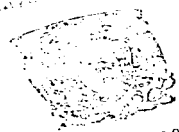
20

**FLUJO DE ENERGIA Y ESTRUCTURA TROFICA DE LA
COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS
ASOCIADOS A Thalassia testudinum EN UNA LAGUNA
COSTERA TROPICAL: LAGUNA DE TERMINOS, CAMPECHE.**

ELVA GUADALUPE ESCOBAR BRIONES

TESIS DE DOCTORADO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO
UNIDAD ACADÉMICA DE LOS CICLOS
PROFESIONALES Y POSGRADO



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES
UNIDAD ACADÉMICA DE LOS CICLOS
PROFESIONALES Y POSGRADO**

SECRETARIA ESCOLAR

**INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA
ESPECIALIZACION, MAESTRIA Y DOCTORADO
EN CIENCIAS DEL MAR**

México, D. F.

**IMPRESA CON
FALSA DE ORIGEN**

1987



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

CONTENIDO

	PAGINA
INDICE DE FIGURAS	iv
INDICE DE TABLAS	viii
INDICE DE APENDICES	xi
RESUMEN/ABSTRACT	1
INTRODUCCION	3
AREA DE ESTUDIO	6
MATERIAL Y METODOS	
ESTUDIO DE LA COMUNIDAD BENTICA	9
COLONIZACION Y SELECTIVIDAD DE SUSTRATO POR MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS	12
ESTIMACION DEL CONTENIDO ENERGETICO EN LOS COMPONENTES COMUNITARIOS	15
ALIMENTACION EN LOS COMPONENTES COMUNITARIOS: ASPECTOS MORFOLOGICOS, FISIOLÓGICOS Y METABOLICOS.	18
RESPIROMETRIA COMO PARAMETRO METABOLICO	22
FLUJO DE ENERGIA EN LA COMUNIDAD BENTONICA	24
DIAGRAMA DE LA ESTRUCTURA TROPICA EN LA COMUNIDAD	26
RESULTADOS	
COMPOSICION FAUNISTICA	29
COLONIZACION Y SELECTIVIDAD DE SUSTRATO	43
ESTIMACION DEL CONTENIDO ENERGETICO	51
Estructura Poblacional	51
Composición de Tallas	55
Biomasa	58
Contenido Energético	63

	PAGINA
ALIMENTACION EN LOS COMPONENTES COMUNITARIOS: ASPECTOS MORFOLOGICOS Y HABITOS ALIMENTICIOS.	65
Morfología funcional de las Estructuras que intervienen en la alimentación	65
Espectro trófico	66
FLUJO DE ENERGIA	76
RESPIROMETRIA COMO PARAMETRO METABOLICO.	84
DIAGRAMA DE LA ESTRUCTURA TROPICA EN LA COMUNIDAD.	91
Transferencia Energética	94
Producción Secundaria aportada por el Necton	98
 DISCUSION	
COMPOSICION FAUNISTICA DE LA COMUNIDAD Y SELECTIVIDAD DE SUSTRATO	103
ESPECTRO TROPICO Y ADAPTACIONES MORFOLOGICAS ASOCIADAS A LA ALIMENTACION	120
ESTIMACION DEL CONTENIDO ENERGETICO	129
RESPIROMETRIA COMO TASA METABOLICA	134
PATRON DE FLUJO ENERGETICO EN LA COMUNIDAD	137
CONCLUSIONES	141
LITERATURA CITADA	144
APENDICES	165
AGRADECIMIENTOS	172

INDICE DE FIGURAS

FIGURA		PAGINA
1	LOCALIZACION DEL AREA DE ESTUDIO.	7
2	DIAGRAMA DE LAS ESTRUCTURAS EMPLEADAS EN EL EXPERIMENTO DE SELECTIVIDAD DE SUSTRATO POR MACROINVERTERADOS EPIBENTICOS EN AMBIENTES DE <u>Thalassia testudinum</u> .	13
3	DIAGRAMA DE LONGITUD TOTAL EN A. MISIDACEOS B. ANFIPODOS, C. PENEIDOS Y CARIDEOS.	16
4	DIAGRAMA DE LOS TRACTOS DIGESTIVOS EN A. MISIDACEOS, B. ANFIPODOS, C. PENEIDOS Y CARIDEOS Y D. PAGURIDOS. A= ANO, caEA= CAMARA ANTERIOR DEL ESTOMAGO ANTERIOR, CAIM= CIEGO ANTERIOR DEL INTESTINO MEDIO, Ce= CONECTIVA ESOFAGICA, cpEA= CAMARA O CIEGO POSTERIOR DEL ESTOMAGO ANTERIOR, CPIM= CIEGO POSTERIOR DEL INTESTINO MEDIO, e= ESOFAGO, EA= CAMARA GASTRICA, GIM= GLANDULA DEL INTESTINO MEDIO, IM= INTESTINO MEDIO, IP= INTESTINO POSTERIOR.	20
5	CURVA DE PORCENTAJE ACUMULATIVO DE LAS ESPECIES REGISTRADAS EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO EN LOS PERIODOS DE ESTIAJE, PRECIPITACION Y TORMENTAS DE INVIERNO.	30
6	DENDROGRAMA QUE CARACTERIZA A LAS ESPECIES RECONOCIDAS COMO COMPONENTES DOMINANTES, RAROS Y CONSTANTES EN EL CICLO ANUAL.	32
7	ABUNDANCIA EN PORCIENTO DE LA SUMA DE VALORES DIURNOS Y NOCTURNOS EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO: B.f.= <u>Bowmanicella floridana</u> , C.c.= <u>Cymadusa compta</u> , E.p.= <u>Elasmopus pocillimanus</u> , H.p.= <u>Hippolyte pleuracanthus</u> , P.d.= <u>Penaeus duorarum</u> , T.= <u>Taphromysis</u> sp. 1.	34
8	ABUNDANCIA (%) DE LOS VALORES DIURNOS (D) Y NOCTURNOS (N) EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.	34
9	CARACTERIZACION DE LAS ESPECIES DOMINANTES POR SU OCURRENCIA EN LAS CAPTURAS DIURNAS Y NOCTURNAS A LO LARGO DEL CICLO ANUAL.	36

FIGURA		PAGINA
10	VARIACIONES NICTEMERALES DE RIQUEZA ESPECIFICA (s) EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.	37
11	VARIACIONES NICTEMERALES DE H' EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.	37
12	VARIACIONES NICTEMERALES DE H' EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.	39
13	VARIACIONES NICTEMERALES DE J' EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.	39
14	CORRELACION DE LA DIVERSIDAD Y EQUITATIVIDAD (H'/J') EN LOS MUESTREOS DIURNOS Y NOCTURNOS DE LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.	39
15	VARIACIONES NICTEMERALES DE LA TEMPERATURA DE FONDO (°C) A LO LARGO DE LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.	41
16	VARIACIONES NICTEMERALES DE LA SALINIDAD (‰) A LO LARGO DE LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.	41
17	VARIACIONES DIURNAS DE LA IRRADIANCIA ($\mu\text{em}^2 \text{seg}^{-1}$) A LO LARGO DE TRES PERIODOS DE MUESTREO.	42
18	VARIACIONES NICTEMERALES DE LA MAREA EXPRESADA COMO PROFUNDIDAD (m) EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.	42
19	GRAFICO DE ORDENACION DE LOS MUESTREOS NICTEMERALES Y ESTACIONALES.	44
20	DENDROGRAMA CON LOS GRUPOS RECONOCIDOS EN EL EXPERIMENTO DE SELECTIVIDAD DE SUSTRATO A UN NIVEL DE SIMILITUD DE 0.64.	46
21	DENDROGRAMA CON LOS GRUPOS RECONOCIDOS A UN NIVEL DE SIMILITUD DE 0.84.	47
22	GRAFICO DE ORDENACION CORRESPONDIENTE AL EXPERIMENTO DE SELECTIVIDAD DE SUSTRATO POR MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS EN EL AMBIENTE DE <i>Thalassia testudinum</i> .	49
23	DISTRIBUCION DE TALLAS EN LAS ESPECIES <i>Larproplyda</i> sp. 1, <i>Cymadusa compta</i> y <i>Caecidoteuthis longirostris</i> .	56

FIGURA		PAGINA
24	DISTRIBUCION DE TALLAS EN LAS ESPECIES <u>Palaeomonetes octavidae</u> , <u>Hippolyte pleuracanthus</u> y <u>Thor dobkinsi</u> .	57
25	INTERVALO DE TALLAS EN LAS ESPECIES <u>Iaphromysis</u> sp. 1, <u>Cymadusa compta</u> , <u>Grandidierella bonnieroides</u> , <u>Penaeus duorarum</u> , <u>Palaeomonetes octavidae</u> , <u>Hippolyte pleuracanthus</u> y <u>Thor dobkinsi</u> EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.	59
26	DISTRIBUCION DE TALLAS EN <u>Penaeus duorarum</u> .	60
27	DENDROGRAMA DE RECONOCIMIENTO DE LOS GRUPOS TROFICOS POR TALLA DE LAS ESPECIES <u>Iaphromysis</u> sp. 1, <u>Cymadusa compta</u> , <u>Grandidierella bonnieroides</u> , <u>Penaeus duorarum</u> , <u>Palaeomonetes octavidae</u> , <u>Hippolyte pleuracanthus</u> y <u>Thor dobkinsi</u> Y ESPECTRO TROFICO.	70
28	GRAFICO DE ORDENACION DE LAS ESPECIES <u>Iaphromysis</u> sp. 1, <u>Cymadusa compta</u> , <u>Grandidierella bonnieroides</u> , <u>Penaeus duorarum</u> , <u>Palaeomonetes octavidae</u> , <u>Hippolyte pleuracanthus</u> y <u>Thor dobkinsi</u> .	74
29	CORRELACION DE LA DIVERSIDAD TROFICA Y COMPLEJIDAD ALIMENTICIA EN LAS ESPECIES <u>Iaphromysis</u> sp. 1, <u>Cymadusa compta</u> , <u>Grandidierella bonnieroides</u> , <u>Penaeus duorarum</u> , <u>Palaeomonetes octavidae</u> , <u>Hippolyte pleuracanthus</u> y <u>Thor dobkinsi</u> .	74
30	RECONOCIMIENTO DE LAS UNIDADES TROFICAS ONTOGENETICAS EN <u>Penaeus duorarum</u> , <u>Palaeomonetes octavidae</u> , <u>Hippolyte pleuracanthus</u> y <u>Pagurus bonairiensis</u> .	75
31	FRAGMENTACION ISOTOPICA Y DIRECCION DE FLUJO POR MEDIO DE $\delta^{13}C$.	79
32	FRAGMENTACION ISOTOPICA Y DIRECCION DE FLUJO POR MEDIO DE $\delta^{15}N$.	80
33	RECONOCIMIENTO DE NIVELES TROFICOS A PARTIR DE LA RELACION ENTRE $\delta^{13}C$ Y $\delta^{15}N$.	82
34	CONSUMO DE OXIGENO EN EL PERIODO EXPERIMENTAL BAJO CONDICIONES DE LUZ Y OSCURIDAD EN AUSENCIA DE SUSTRATO EN A. <u>Cymadusa compta</u> , B. <u>Penaeus duorarum</u> , C. <u>Palaeomonetes octavidae</u> , D. <u>Hippolyte pleuracanthus</u> , E. <u>Thor dobkinsi</u> Y F. <u>Pagurus bonairiensis</u> .	86

FIGURA

PAGINA

- 35 CONSUMO DE OXIGENO EN EL PERIODO EXPERIMENTAL BAJO CONDICIONES DE LUZ Y OSCURIDAD EN PRESENCIA DE SUSTRATO EN A. Cymadusa compta, B. Penaeus duorarum, C. Palaemonetes octaviae, D. Hippolyte pleuracanthus, E. Thor dobkini Y F. Pagurus bonariensis. 87
- 36 DIAGRAMA DE FLUJO Y RECONOCIMIENTO DE LOS COMPONENTES FAUNISTICOS EN LOS COMPARTIMIENTOS DE LA ESTRUCTURA TROFICA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS. 92
- 37 DIAGRAMA DE TRANSFERENCIA Y UTILIZACION DEL CONTENIDO DE ENERGIA EN LOS COMPARTIMIENTOS DE LA TRAMA TROFICA RECONOCIDA A PARTIR DE LA ESTIMACION ENERGETICA DE LA COMUNIDAD DE MACRO-INVERTEBRADOS EPIBENTICOS Y LA PRODUCCION EN EL NECTON. 99

INDICE DE TABLAS

TABLA		PAGINA
1	COMPOSICION FAUNISTICA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS HABITANTES DEL AMBIENTE DE PASTOS, <i>Thalassia testudinum</i> , EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO.	31
2	ABUNDANCIA GLOBAL DE LAS ESPECIES CON VALORES MAYORES AL 0.5% DEL TOTAL.	33
3	COMPLEJOS FAUNISTICOS RECONOCIDOS MEDIANTE EL ANALISIS DE CLASIFICACION. LINEA DE CORTE: - 0.25 DE SIMILITUD.	33
4	RELACION DE LAS CAPTURAS NOCTURNAS (CN) - DIURNAS (CD) EN LAS TRES EPOCAS DEL AÑO.	35
5	SUMA DE VARIANZA PARA LOS EJES 1-3 DEL ANALISIS RECIPROCO.	38
6	VALORES PROMEDIO DE LA TEMPERATURA, SALINIDAD Y COBERTURA EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO DURANTE EL CICLO DE MUESTREO 1984.	43
7	COMPOSICION FAUNISTICA DE LAS MUESTRAS OBTENIDAS EN <i>Thalassia testudinum</i> (PM) Y EN LOS COLECTORES (PA) INCLUIDOS LOS EXPERIMENTOS A CORTO Y LARGO PLAZO (7 y 120 DIAS).	45
8	SUMA DE VARIANZA PARA LOS EJES 1-3 DEL ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES.	48
9	GRUPOS FAUNISTICOS RECONOCIDOS EN EL ANALISIS DE ORDENACION EN EL EXPERIMENTO DE COLONIZACION Y SELECTIVIDAD POR SUSTRATO.	50
10	PARAMETROS POBLACIONALES DE <i>Lophomysis</i> sp. 1 EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.	52
11	PARAMETROS POBLACIONALES DE <i>Cymadusa compta</i> EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.	53
12	PARAMETROS POBLACIONALES DE <i>Grandidierella bonnieroides</i> EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.	53

INDICE DE TABLAS

TABLA		PAGINA
1	COMPOSICION FAUNISTICA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS HABITANTES DEL AMBIENTE DE PASTOS, <u>Ihalassia testudinum</u> , EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO.	31
2	ABUNDANCIA GLOBAL DE LAS ESPECIES CON VALORES MAYORES AL 0.5% DEL TOTAL.	33
3	COMPLEJOS FAUNISTICOS RECONOCIDOS MEDIANTE EL ANALISIS DE CLASIFICACION. LINEA DE CORTE: - 0.25 DE SIMILITUD.	33
4	RELACION DE LAS CAPTURAS NOCTURNAS (CN) - DIURNAS (CD) EN LAS TRES EPOCAS DEL AÑO.	35
5	SUMA DE VARIANZA PARA LOS EJES 1-3 DEL ANALISIS RECIPROCO.	38
6	VALORES PROMEDIO DE LA TEMPERATURA, SALINIDAD Y COBERTURA EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO DURANTE EL CICLO DE MUESTREO 1984.	43
7	COMPOSICION FAUNISTICA DE LAS MUESTRAS OBTENIDAS EN <u>Ihalassia testudinum</u> (PM) Y EN LOS COLECTORES (FA) INCLUIDOS LOS EXPERIMENTOS A CORTO Y LARGO PLAZO (7 y 120 DIAS).	45
8	SUMA DE VARIANZA PARA LOS EJES 1-3 DEL ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES.	48
9	GRUPOS FAUNISTICOS RECONOCIDOS EN EL ANALISIS DE ORDENACION EN EL EXPERIMENTO DE COLONIZACION Y SELECTIVIDAD POR SUSTRATO.	50
10	PARAMETROS POBLACIONALES DE <u>Taphromysis</u> sp. 1 EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.	52
11	PARAMETROS POBLACIONALES DE <u>Cymadusa compta</u> EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.	53
12	PARAMETROS POBLACIONALES DE <u>Grandidicerella boddieroides</u> EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.	53

TABLA	PAGINA	
13	PARAMETROS POBLACIONALES DE <u>Palaeomonetes octavias</u> EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.	54
14	PARAMETROS POBLACIONALES DE <u>Hippolyte pleuracanthus</u> EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.	54
15	PARAMETROS POBLACIONALES DE <u>Thor dobkini</u> DE LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.	55
16	PARAMETROS POBLACIONALES DE <u>Pararus duocolum</u> EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO.	58
17	DENSIDAD EN LAS COLECTAS DE LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO.	61
18	BIOMASA EXPRESADA COMO PESO HUMEDO (PH) Y PESO SECO (PS) EN mg PARA LAS COLECTAS DE LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO.	62
19	REGRESIONES DE LA LONGITUD TOTAL:BIOMASA EN LAS SIETE ESPECIES PARA EL CICLO ANUAL 1984.	62
20	CONTENIDO ENERGETICO Y PRODUCCION DE SIETE ESPECIES DOMINANTES DURANTE LAS EPOCAS DE ESTIO, PRECIPITACION Y TORMENTAS DE INVIERNO. LOS VALORES CORRESPONDEN AL INTERVALO DE TALLA DOMINANTE.	64
21	ALGAS EPIFITAS IDENTIFICADAS EN EL CONTENIDO ALIMENTICIO DE MACROINVERTEBRADOS EPIENTICOS HABITANTES DE PASTOS MARINOS.	67
22	COMPOSICION Y PROPORCION (%) DEL CONTENIDO ALIMENTICIO DE NUEVE COMPONENTES FAUNISTICOS HABITANTES DE PASTOS MARINOS.	69
23	ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES DE LA INCIDENCIA DE CATEGORIAS ALIMENTICIAS.	72
24	DIVERSIDAD TROFICA (D) EN LOS COMPONENTES FAUNISTICOS DOMINANTES. RESULTADO DEL ANALISIS DE LOS CONTENIDOS GASTRICOS.	73
25	COMPOSICION ISOTOPICA. VALORES PROMEDIO DEL MATERIAL COLECTADO EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO.	77

TABLA	PAGINA
26 COMPOSICION ISOTOPICA DE LA DIETA. VALORES DE FRAGMENTACION DEL ^{13}C Y ^{15}N EN LA ESTRUCTURA TROFICA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS.	78
27 CONSUMO PROMEDIO DE O_2 EN ml/l/h EN 8 HORAS DE EXPERIMENTO EN SEIS ESPECIES DOMINANTES.	85
28 TALLA Y PESO PROMEDIO DE LAS SEIS ESPECIES EMPLEADAS EN EL EXPERIMENTO DE RESPIROMETRIA.	88
29 EFECTO DE LA TALLA Y EL PESO EN LAS SEIS ESPECIES SOBRE LA TASA RESPIRATORIA EN LOS CUATRO TRATAMIENTOS MEDIANTE EL COEFICIENTE DE CORRELACION DE PEARSON.	88
30 COMPARTIMIENTOS DE LA ESTRUCTURA TROFICA DE LOS COMPONENTES FAUNISTICOS DOMINANTES EN LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS DEL AMBIENTE DE PASTO, <u>Thalassia testudinum</u> , EN LAGUNA DE TERMINOS.	91
31 COMPARTIMIENTOS DE LA ESTRUCTURA TROFICA DE LOS COMPONENTES FAUNISTICOS DOMINANTES EN LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS DEL AMBIENTE DE PASTO, <u>Thalassia testudinum</u> , EN LAGUNA DE TERMINOS.	93
32 CONTENIDO ENERGETICO EN LA ESTRUCTURA TROFICA DE LOS COMPONENTES FAUNISTICOS DOMINANTES DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS EN EL AMBIENTE DE PASTOS.	97
33 EFICIENCIA DEL FLUJO ENTRE NIVELES TROFICOS CON VALORES DEL NECTON INCLUIDOS.	100
34 EFICIENCIAS ECOLOGICAS A NIVEL ESPECIFICO BAJO CONDICIONES VARIABLES DE FUENTE ENERGETICA.	101

INDICE DE APENDICES

APENDICES	PAGINA	
IA	TECNICA DE DESHIDRATACION PARA INCLUSION DE CRUSTACEOS EN PARAFINA	165
IB	TECNICAS HISTOLOGICAS EMPLEADAS EN EL RECONOCIMIENTO DE CONTENIDOS ALIMENTICIOS EN LOS TRACTOS DIGESTIVOS DE PERACARIDOS	166
IC	TECNICAS DE DESHIDRATACION Y RECUBRIMIENTO DE ESTRUCTURAS BUCALES Y CONTENIDOS ESTOMACALES DE PERACARIDOS PARA SU OBSERVACION AL MICROSCOPIO ELECTRONICO DE BARRIDO	168
IIA	COMPOSICION FAUNISTICA EN LA EPOCA DE ESTIAJE.	169
IIB	COMPOSICION FAUNISTICA EN LA EPOCA DE PRECIPITACION.	170
IIC	COMPOSICION FAUNISTICA EN LA EPOCA DE TORMENTAS DE INVIERNO.	171

RESUMEN

La comunidad de macroinvertebrados epibénticos en la localidad de El Cayo estuvo compuesta por 40 especies de crustáceos, agrupadas por los taxa Mysidacea, Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea, Cumacea, Caridea, Penaeidea, Anomura y Brachiura. Los componentes faunísticos numérica y energéticamente dominantes, *Taphromysis* sp. 1, *Cyadusa compta*, *Grandierella bonnieroides*, *Elaeopus occillimanus*, *Penaeus duorarum*, *Palaeognetes octaviae*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor dobkini* y *Pagurus bonnirensis*, aportaron el 95% de la abundancia total. La composición de tallas de las especies dominantes abarcó un intervalo de 5 a 22mm. La estructura poblacional mostró variaciones estacionales, reflejadas en la talla promedio de los especímenes, aportadas por las hebras ovíferas. Se reconocieron unidades tróficas ontogénicas en las especies *P. duorarum*, *E. octaviae*, *H. pleuracanthus* y *P. bonnirensis*. Se identificaron 14 categorías alimenticias que comprendieron microfítobentos y meio- y macrofauna. Predominaron las dos primeras categorías. La fraccionación isotópica de C^{13} y N^{15} con valor de 0.4 a 2.4 ‰ corroboró las dietas. Esta indicó que la metabolización diferencial de carbono y nitrógeno en cada alimento determinar la composición isotópica por especie o unidad ontogénica. La estructura trófica de la comunidad agrupó a las especies en tres compartimentos: herbívoros (*Taphromysis* sp. 1, *E. compta*, *G. bonnieroides*, *E. occillimanus*, postlarvas de *P. duorarum* y juveniles de *H. pleuracanthus*), omnívoros (*P. octaviae*, *H. pleuracanthus*, *T. dobkini* y *P. duorarum*) y detritívoros (*P. bonnirensis*), con valores de diversidad trófica de 1.49 a 2; 2.01 a 3.14 y 2.48, respectivamente. El contenido energético fue de 19.11kcal/m²/día en herbívoros, 7.81kcal/m²/día en omnívoros y 4.03kcal/m²/día en detritívoros. La respiración representó un gasto energético del 82.4%, 52.5% y 4.4% respectivamente en cada uno de los niveles. La eficiencia ecológica fue de 1.7 a 2.2% en herbívoros y de 5.9 a 30.52 en omnívoros. El diagrama trófico fue simple con una estructura lineal subdividida en compartimentos de especies herbívoras, omnívoras y detritívoras, con uniones múltiples entre compartimentos debido al solapamiento de las dietas. La estructura se caracterizó por la resistencia y elasticidad de la comunidad a lo largo del proceso de sucesión que se lleva a cabo en el sistema.

ABSTRACT

A total number of forty Crustacea species was recorded for the epibenthic macroinvertebrate community at El Cuyo site throughout the year 1984 in diurnal collections. The dominant components were Lophomysis sp. 1, Cymadusa compta, Grandidierella bonnieroides, Elassopus pocillianus, Penaeus duorarum, Palaeomonetes octaviae, Hippolyte pleuracanthus, Thor dobkinsi and Agurus bonnairensis, representing more than 95% of the total abundance. Size interval of the dominant species ranged 3 to 22mm. The mean range showed seasonality related to the ovigerous faunal size and juvenile abundance. Ontogenetic trophic units were recorded in P. duorarum, P. octaviae, H. pleuracanthus and P. bonnairensis. Diets identified 14 food categories that considered microphyte, meiofauna and macroinvertebrate species. Microphytes and detritus were dominant food components with important nutritive content. Isotopic fractionation of C^{13} and N^{15} ranged from 0.4 to 2.4 ‰. These values supported the diets and were interpreted by the species differential metabolic processes of food carbon and nitrogen ratios, and established the energy flow paths through the system. Community trophic structure recognized three levels according to the species trophic diversity, morphological changes and stable isotope values. Herbivores included Lophomysis sp. 1, C. compta, G. bonnieroides, E. pocillianus, P. duorarum postlarvae, and H. pleuracanthus juveniles. Omnivores considered the species P. octaviae, H. pleuracanthus, T. dobkinsi, and P. duorarum and P. bonnairensis was a detritivore. Energy content in herbivores was 19.11kcal/m²/d and the respiration energy expenditure was as high as 82.4%. For omnivores the content diminished to 7.81kcal/m²/d with respiration energy cost of 52.5%. Omnivores had the lowest energy content, 4.03kcal/m²/d, respiration represented 5.9%. The trophic structure diagram was simple, forming a compartmented structure that considered within species interactions of the grazing and detritus food chains due to an overlap in herbivore, omnivore, and detritivore diets. Trophic structure was characterized by resilience and resistance, conferring stability to the community due to high species richness and the succession pattern.

INTRODUCCION

La ecología energética considera el estudio de la transformación y transferencia de la energía a través de las poblaciones y comunidades. Los organismos vivos, por medio de la búsqueda de alimento, obtienen la energía necesaria para subsistir en el ambiente. La transferencia y transformación de la energía en los seres vivos, al igual que en los cuerpos inanimados, se rigen por las leyes de la termodinámica (Wiegert, 1976).

El organismo en el ecosistema se representa como un sistema termodinámico abierto, en el cual se lleva a cabo un flujo de energía y materia, manifestados en el crecimiento, reproducción, respiración y transferencia de energía en los niveles subindividual (procesos de conversión a nivel celular), individual (balance metabólico) y supraindividual (a nivel poblacional y comunitario).

Esta energía de transformación en un organismo se evalúa en forma directa por técnicas calorimétricas en celdas adiabáticas a través del calor desprendido durante el proceso de combustión (Crisp, 1971; Duarte et al., 1981), así como de la determinación de contenido energético (Cummins y Wuycheck, 1971) y flujo por inferencia biogeoquímica (Fry, 1981; Macko, 1981). La producción, expresada inicialmente como biomasa transformada en energía contenida, permite reconocer el aprovechamiento real de ésta y la cantidad disponible en los niveles de la trama trófica.

En Laguna de Términos se han realizado estudios que consideran la interacción entre parámetros abióticos y componentes faunísticos y han mencionado la importancia que cada uno tiene con respecto a la producción secundaria en la trama alimenticia. Estos estudios corresponden en parte a trabajos inéditos. En el área de microbiología los trabajos de Maza (1983), Curballo (1985), Ham (1985) y Pérez y Morales (1985) han indicado el papel que desempeñan las bacterias heteróteras del sustrato y columna de agua en la transformación de materia orgánica.

Los estudios del bentos (Carreño, 1982; Reveles, 1983; Escobar, 1984; Smith, 1984; Fernández, 1985) han caracterizado tróficamente a la fauna a partir de referencias de otras lagunas, y al igual que los estudios de zooplancton (Salas, 1981; Méndez, 1982; Sánchez, 1982; Ferreira y Acal, 1984; Ducoing, 1985; Flores Coto, 1985; Ocaña y Luna, 1985; Pérez, 1985), mencionan la importancia de estos grupos en la producción del sistema lagunar. Los estudios de ictiología realizados al momento abordan la importancia trófica de este grupo en la Laguna (Yañez et al., 1980; Acuirre Ledó, 1984).

6. Caracterización trófica de los componentes faunísticos dominantes a través de la descripción de la dieta y el seguimiento de la energía en la trama trófica por fragmentación de los isótopos estables del C y N.

7. Elaboración de un diagrama de seguimiento energético y estructura trófica en el cual se ubica a los componentes faunísticos dominantes de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos habitantes del pasto Thalassia testudinum.

El presente estudio tiene como objetivo establecer los niveles tróficos a los cuales pertenecen los componentes faunísticos dominantes de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos asociados a Thalassia testudinum, estimar la energía acumulada por estos componentes faunísticos en los niveles establecidos y determinar la dirección del flujo energético en el sistema estuarino.

AREA DE ESTUDIO

La Laguna de Términos es una laguna costera extensa y somera ubicada al sur del Golfo de México frente a la Sonda de Campeche, entre los 18°24' y 29°24' latitud norte y 91°15' y 92°00' longitud oeste (Fig. 1). El área que abarca es de aproximadamente 1600km² y la profundidad promedio de la Laguna es de 3.5m.

La laguna se comunica con la Sonda de Campeche por medio de dos bocas localizadas a cada uno de los extremos de Isla del Carmen, en las cuales se han detectado las profundidades máximas en los canales de marea.

La región, se caracteriza climáticamente como cálido-húmeda, isotermal, con lluvias en verano (García, 1973). En el área de estudio, ubicada en la porción sur de la franja subtropical, se han reconocido climáticamente tres épocas en las cuales los cambios de temperatura, precipitación y evaporación se ven reflejados en variaciones de los parámetros hidrológicos y del comportamiento de las comunidades faunísticas (Escobar, 1984; Gracia y Soto, en prensa). Las tres épocas reconocidas son: el estío (febrero a mayo), época en la cual la evaporación excede a la precipitación y se aprecia un aumento de la temperatura; época de lluvias de verano (junio a septiembre), en la cual se registran valores máximos de temperatura y precipitación; y época de tormentas de invierno (de octubre a enero), caracterizada por vientos del NE, precipitación que excede a la evaporación y temperatura baja.

La laguna recibe el aporte de diversos ríos que tienen un efecto importante sobre el ambiente lagunar. El efecto de la descarga fluvial se manifiesta particularmente en el sector suroccidental y caracteriza, por el intervalo de salinidad en el ciclo anual, ambientes en la laguna. Estos ríos son de este a oeste, Sabancuy, Lagartero, Mamantel, Candelaria, Chumpán y Palizada.

El régimen de mareas en el área de estudio es mixta, de tipo diurno y semidiurno (Grivel-Piña y Arco, 1975). El patrón general de circulación va de este a oeste (Dressler, 1981) y tiene un efecto en la distribución de organismos en la laguna.

La zona litoral está circundada por manglares densos, a los cuales se les ha atribuido un 26% de la productividad (Day et al., 1982). En las porciones norte y este se aprecian manchones extensos de pasto marino compuesto por la asociación de las especies *Thalassia testudinum* y *Ruppia maritima* y algas rojas, cafés y verdes.

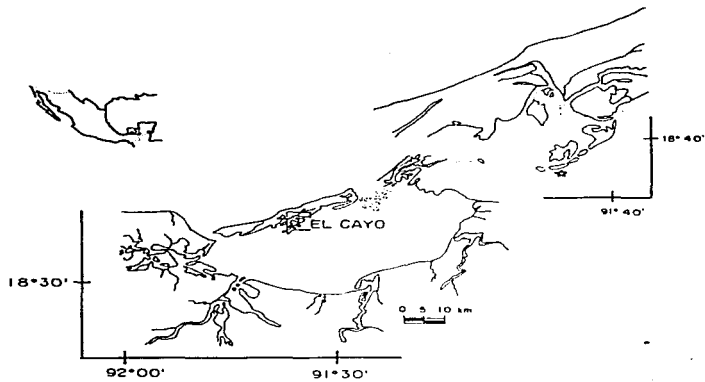


FIG.1 LOCALIZACION DEL AREA DE ESTUDIO.

En la porción central de Isla del Carmen, al norte de la Laguna, se ubican bajos entre los cuales destaca uno conocido como El Cayo. Esta localidad ha sido muestreada, entre otras, por autores que han estudiado parámetros hidroldgicos (Botello, 1978; Yañez et al., 1983), productividad primaria (Day et al., 1982), microbiología (Lizarraga et al., en prensa), zooplancton (Salas, 1981; Sánchez, 1982; Ferreira y Acal, 1984), peces (Aguirre Leon, 1984; Vargas Maldonado et al., 1981) y crustáceos (Sánchez, 1981; Carreño, 1982; Alvarez, 1984; Escobar, 1984; Fernández, 1985), en la Laguna.

La riqueza de información existente y la importancia como área de reclutamiento y crecimiento en las fases inmaduras de especies de importancia comercial, como lo son los camarones pencidos, fundamentaron la elección de esta localidad en la laguna como ambiente de pastos marinos.

La localidad de El Cayo se caracteriza por sus áreas extensas cubiertas por *Thalassia testudinum*, transparencia elevada del agua la mayor parte del año, alta diversidad y riqueza específica. Se encuentra protegida en la porción norte por manglares. Su profundidad promedio es de 1m. Es una zona de influencia marina fuerte con salinidades de 26‰ a 33‰ y temperatura entre 24°C y 32°C. El sedimento es de naturaleza fina, con limos y arcillas en un 70 a 78%, con concentraciones elevadas (aprox.20%) de materia orgánica.

MATERIAL Y METODOS

ESTUDIO DE LA COMUNIDAD BENTONICA.

El material se colectó a lo largo del ciclo anual 1984 en la localidad de El Cayo, situada en el sector norte de la Laguna de Términos, en tres épocas del año (Fig. 1). Estas, previamente establecidas a través de estudios faunísticos y ambientales fueron: la época de estiaje (marzo); época de precipitación (julio) y época de tormentas de invierno (noviembre). Las colectas se realizaron a una profundidad promedio de $1.2 \pm 0.8m$ en el ambiente de pastos marinos con predominio de *Thalassia testudinum*. Cada arrastre cubrió un área de $75m^2$ y se llevó a cabo en transectos lineales de $50m$, perpendiculares a la costa, con una red de arrastre elaborada conforme la descripción de Renfro (1963).

En cada época se llevaron a cabo 6 muestreos a lo largo de un ciclo de 24 horas (19:00, 23:00, 03:00, 07:00, 11:00 y 15:00 hrs.). Este sistema de muestreo permitió obtener una mejor estimación de la composición y densidad de la comunidad y reconocer patrones de ocurrencia en los elementos faunísticos dominantes.

Simultáneamente a las colectas se midieron la temperatura y salinidad del agua, profundidad, densidad de la vegetación sumergida, irradiancia ambiental y de fondo, y se tomaron muestras que permitieron determinar la composición del sedimento y proporción de materia orgánica.

En el laboratorio el material se lavó, separó y transfirió a frascos con alcohol al 70%, etiquetados, con el fin de posteriormente identificarlo y cuantificarlo. En la identificación se empleó el apoyo bibliográfico de:

Chevreaux y Fage (1925), Williams (1984), Barnard (1984), Schultz (1969), Myers (1970), Bousfield (1973), Stuck *et al.* (1979), Setubal (1980), Kensley (1984), para peracaridos.

Rathbun (1925), Ringo y Zamora (1968), Chace (1972 y 1976), Felder (1973), Boston y Provenzano (1982), para pecideos, carideos y braquiuros.

Las muestras de sedimento fueron procesadas según la técnica descrita por Folk (1968). En cada muestra se calculó la proporción de arenas, limos y arcillas y la concentración de materia orgánica, ambas expresadas en porcentaje del peso total.

Los valores de irradiancia fueron transformados a valores de μEm^{-2} según Wetzel (com. pers.).

La densidad de la vegetación sumergida se determinó a partir de tres réplicas y se promedió. Se tomaron valores de longitud total y ancho medio por hoja que se emplearon en el cálculo de área disponible de colonización de epifitas y se registró la presencia o ausencia y composición de epifitas en las frondas.

Los resultados básicos (riqueza específica y abundancia) por muestra permitieron el cálculo de los parámetros ecológicos que caracterizan a la comunidad según las ecuaciones de Pielou (1975) y Gray (1981):

$$\text{Indice de Diversidad de Shannon-Wiener} \quad H' = -\sum p_i \log_2 p_i \quad (1)$$

donde H' diversidad

p_i : proporción de la abundancia = n_i/N

n_i : el número de individuos de la especie i

N : el número total de individuos

$$\text{Indice de Diversidad Máxima} \quad H'_{\text{máx}} = \log_2 (s) \quad (2)$$

donde s : número total de especies

$$\text{Indice de Equitatividad} \quad J' = H'/H'_{\text{máx}} \quad (3)$$

Con el objeto de comparar las diferencias y semejanzas entre los resultados de riqueza específica y abundancia, obtenidos del análisis preliminar, se requirió del uso de un análisis de clasificación del bloque total de información. Se aplicaron diversas técnicas y los resultados mejor definidos se obtuvieron con la estrategia aglomerativa de unión flexible basada en la ecuación de Lance y Williams (1966) (Ecuación 4):

$$D_{nk} = a_1 D_{n1} + a_2 D_{n2} + \beta D_{12} + Y \quad |D_{n1} - D_{n2}| \quad (4)$$

donde β = coeficiente de intensidad de aglomeración

con las modificaciones según Lance y Williams (1967) (Ecuación 5):

$$(a_1 + a_2 + \beta = 1; a_1 = a_2; \beta < 1; Y = 0) \quad (5)$$

donde β = coeficiente de intensidad de aglomeración

que permiten una distorsión espacial (Boesch, 1977) al variar el coeficiente de intensidad de aglomeración beta (β). En este caso se consideró $\beta = 0$ por elección a la más clara representación gráfica.

El coeficiente cuantitativo de similitud de Bray-Curtis (Ecuación 6):

$$S_{jk} = \frac{\sum_i \min(x_{ij}, x_{ik})}{\sum_i (x_{ij} + x_{ik})} = 1 - D_{jk} \quad (6)$$

donde D_{jk} = la razón de las abundancias de las especies i en las localidades j y k
 x_{ij} = la abundancia de las especies i en la localidad j
 x_{ik} = la abundancia de las especies i en la localidad k

descrito por Clifford y Stephenson (1975) en su forma no estandarizada se empleó en el análisis de clasificación que indicara la similitud entre muestras y especies y que se representó como un dendrograma.

Con el objeto de distinguir en la coenocliana el gradiente ambiental con respecto al gradiente comunitario se eligió el análisis recíproco de promedios como técnica de ordenación. Esta, descrita por Persson (1981), es una técnica unidimensional y en este estudio se consideró como un análisis objetivo adecuado en la caracterización de los datos de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos. Las variables analizadas fueron los parámetros ambientales (salinidad, temperatura, cobertura, irradiancia, materia orgánica contenida en el sedimento, textura y estado de las marcas) y los parámetros ecológicos (H' , J' , s , H'_{max}). Los datos de abundancia se transformaron por medio de raíz cuadrada previamente a llevar a cabo el análisis de ordenación.

La interpretación y presentación de los resultados del análisis de ordenación se relacionó en forma independiente como la información información de los gradientes ambiental y comunitario. De las opciones propuestas por los autores Scott (1974) y Gauch (1977 y 1982) en la interpretación de los datos, en este estudio se eligió la representación gráfica que explica las agrupaciones obtenidas a partir de los parámetros ambientales y ecológicos que indican los ejes x , y , z .

COLONIZACIÓN Y SELECTIVIDAD DE SUSTRATO POR MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS.

Se elaboraron los colectores de forma cuadrangular con un área de $0.09m^2$ (Fig. 2), enmarcados en acrílico transparente de 3mm de espesor y revestidos por una malla de nylon de 10mm de abertura. En estos se estableció una densidad constante de 480 hojas por m^2 . Las hojas, de forma rectangular, fueron elaboradas con tiras de plástico translúcido de longitud promedio igual a 40cm y ancho de 1cm.

Los colectores se colocaron en la localidad de El Cayo (Fig. 1) a una profundidad de 1.2m. Estos se ubicaron inmediatos a un parche del pasto *Thalassia testudinum*, en forma de núcleos independiente con el objeto de evitar la colonización por contacto. La concentración de materia orgánica particulada en el sedimento del área, permitió depositar los colectores superficialmente sin necesidad de cubrirlos con sedimento adicional que permitiera la colonización de infauna.

La tasa de colonización se determinó en los tres períodos de colecta: estiaje (marzo) precipitación (julio) y tormentas de invierno (noviembre). El tiempo de exposición fue de 7 y 120 días. La composición biótica inicial y final en los sustratos se comparó con la diversidad de colectas simultáneas de macroinvertebrados epibenticos.

Se colectaron y analizaron por triplicado las muestras a continuación descritas:

1. La muestra inicial de fauna en la localidad.
2. La muestra de fauna después de un período de 7 días.
3. Los colectores recuperados después de un período de 7 días.
4. La muestra de fauna después de un período de 120 días.
5. Los colectores recuperados después de un período de 120 días.

La representación gráfica de los resultados requirió del uso de abreviaturas que indicaran el origen de las muestras en función a la periodicidad de colocación y recuperación de los colectores. Estas consistieron de dos letras y una combinación de números que indicaron respectivamente el mes de colocación (M, J, N); la naturaleza de la colecta: muestra (m) o colector (c), y la periodicidad de la obtención (0, 7 o 120). A manera de ejemplo: MC-7 correspondió al colector (c) colocado en marzo (M) y recuperado después de 7 días, y Nm-0 se refirió a la muestra (m) inicial (0) tomada durante el mes de noviembre (N).

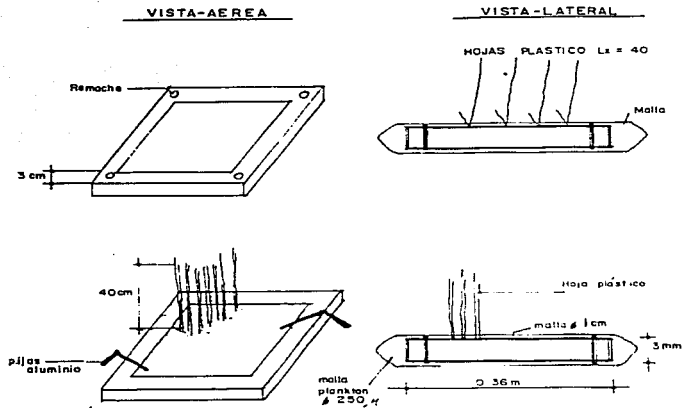


FIG. 2 DIAGRAMA DE LAS ESTRUCTURAS EMPLEADAS EN EL EXPERIMENTO DE SELECTIVIDAD DE SUSTRATO POR MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS EN AMBIENTES DE *Thalassia testudinum*.

El material colectado en campo y el procedente de los colectores fue tamizado a través de un tamiz con 0.8 mm de luz de malla, identificado y cuantificado. Esta abertura permitió descartar a los componentes de la meiofauna.

Con el objeto de comparar la similitud entre los resultados de riqueza específica y abundancia obtenidos en los experimentos, se empleó el análisis de clasificación y ordenación de los resultados. El primero siguió una estrategia aglomerativa de unión flexible, basada en la ecuación de Lance y Williams (1966) (Ecuaciones 4 y 5). Por la naturaleza de los datos se consideró adecuado en este tratamiento el uso de un coeficiente de intensidad de aglomeración $\beta = 0.25$.

Con el fin de realizar el análisis de clasificación se empleó el coeficiente cuantitativo de similitud de Bray-Curtis (Clifford y Stephenson, 1975) en su forma no estandarizada (Ecuación 6). Los resultados de éste se representaron como un dendrograma a partir del cual se llevó a cabo la interpretación.

Con el objeto de confirmar e interpretar la relación detallada de las entidades reconocidas en el análisis de clasificación se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Las variables analizadas fueron el tiempo de colonización, la composición faunística, densidad foliar, temperatura, salinidad y marea. Los datos de abundancia se transformaron previamente con raíz cuadrada como algoritmo de ordenación. En el análisis se empleó una matriz de correlación estandarizada y centrada (Ecuación 7).

$$(1/n) Z_r Z_r'$$

(7)

donde $1/n =$ factor de centralización
 $Z_r Z_r'$ = matriz Z que se representa por el término r , e indica su magnitud a r'

El efecto de dominancia ocasionado por las especies abundantes se redujo en el análisis con una estandarización de los datos y la igualación de las varianzas, previa la rotación de los ejes conforme al criterio de Boesch (1977, 1982) en el análisis de datos de fauna benthica.

El ACP consideró la correlación entre parámetros físicos (temperatura, salinidad, luz), densidad foliar, biomasa de epifitas, riqueza específica y abundancia. El resultado de este análisis se presentó en forma gráfica y se empleó en la interpretación de los ejes principales y se consideró, conforme el criterio de Nichols (1977) y Pielou (1984), como un examen previo de los coeficientes de los eigenvectores.

Este examen preliminar definió los ejes, a partir de la determinación de grupos de especies, en las variables ambientales.

ESTIMACION DEL CONTENIDO ENERGETICO EN LOS COMPONENTES COMUNITARIOS.

Con el fin de determinar el contenido y flujo energético por medio de isótopos estables se obtuvieron réplicas adicionales en los muestreos nocturnos. Este material se preservó bajo refrigeración (-4°C) con el objeto de su análisis posterior. Siete especies fueron elegidas, por su dominancia numérica en la comunidad, en las determinaciones en las tres épocas. Estas especies fueron: *Laphromysis* sp. 1, *Cymadusa compta*, *Grandidiprella bonisroides*, *Pennaeus duorarum*, *Eulimnoides octaxius*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Thor dohikini*. La especie *P. duorarum* se estudió solamente en los estadios correspondientes a postlarvas y juveniles pequeños de L.T. máximas 25 mm con el objeto de considerar el aspecto de división del recurso alimenticio en organismos de un mismo intervalo de tallas.

Una vez separado, identificado y cuantificado el material, se estimó la densidad, la proporción de sexos, estadios reconocidos y la relación longitud-peso en cada una de las especies elegidas.

La proporción de sexos se determinó conjunta a la presencia de estadios en cada especie. Los estadios inmaduros se agruparon como juveniles. Estos correspondieron a todos los especímenes menores a 3.5mm en anfípodos, en misidáceos los menores a 3mm y en carideos los individuos menores a 12mm. En adultos, los machos se identificaron por la presencia de estructuras morfológicas. En misidáceos fue el ampulla genital en el esternito del 8° toracomero y órgano copulador en el 4° par de pleopodos. En anfípodos fue la papila penial en el esternito del 8° toracomero. En penéidos se consideró el petasma en el primer par de pleopodos, y en sarídeos el apéndice masculino u órgano copulador en el segundo par de pleopodos. Las hembras se identificaron como ovigeras y maduras, a partir de la presencia de oostegitos bien desarrollados y con vellosidades en misidáceos y anfípodos, y de pleuras alargadas en carideos.

Se determinó la longitud total en las seis especies (Fig. 3). La cual se consideró en organismos extendidos como la distancia comprendida de la órbita ocular al margen posterior del telson, excluidas las espinas terminales. Se seleccionaron, al azar, 25 especímenes por colecta, o el número máximo de la colecta cuando este fue menor a 25

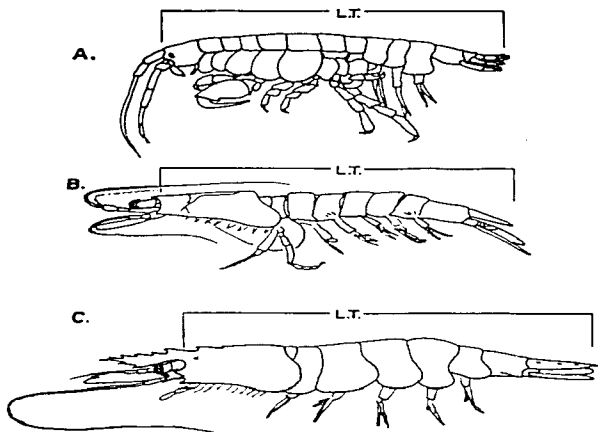


FIG. 3 DIAGRAMA DE LONGITUD TOTAL EN A. MISIDACEOS, B. ANFIPODOS, C. PENEIDOS Y CARIDEOS.

individuos. El número de réplicas por especie fue de 6 en cada una de las temporadas de observaciones diurnas y nocturnas. La medición se efectuó con ayuda de un microscopio de disección con un ocular graduado, previamente calibrado. La distribución de frecuencia de tallas consideró intervalos de clases de 0.5mm. Estas dimensiones se determinaron con una precisión de 0.1mm al valor inmediato en organismos de talla menor a 15mm, y de 1mm en organismos mayores a 15mm según el criterio de Hopkins (1985) en la precisión de la talla medida.

Se midió individualmente el peso en cada especie. El peso húmedo y el peso seco se determinaron hasta el 0.1mg en una balanza analítica. El peso húmedo se evaluó en material fijado, descongelado, lavado con agua circulante y secado con papel absorbente. No se apreciaron diferencias significativas ($t < 0.05$) por deshidratación entre los pesos húmedos obtenidos del material preservado en formal y alcohol y el del material descongelado. El peso seco se determinó en material secado a 60°C por 24 horas y se mantuvo a peso constante (60°C) en vacío por 12 horas.

Las regresiones de conversión entre longitud total:biomasa se obtuvieron de la combinación de todos los datos en una sola ecuación por especie a partir de la ecuación (8)

$$w = a l^b$$

(8)

donde: w = peso seco (mg)
 a = constante
 l = longitud total (mm)
 b = exponente donde el valor tiende a 3 debido a la relación tridimensional que existe con respecto al peso.

Los resultados de la distribución de frecuencia de tallas y peso se emplearon en la elección de los intervalos de las clases más representativas y determinar en ellas el contenido energético. La calorimetría se determinó individualmente en las especies *Labromysis* sp. 1, *Cymadusa compta*, *Grandidierella bonneroides*, *Panaeus duorarum*, *Palaeomonetes octavias*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Thor dokkini* por medio de la técnica de calorimetría diferencial de barrido (DSC), en un analizador térmico de alta presión. Los valores de calor de combustión obtenidos, correspondientes a las muestras colectadas en los meses de febrero, julio y noviembre, se obtuvieron como ΔH en kcal/gr y se transformaron en mg kcal/mg con el objeto de estimar la ecuación de balance energético de la comunidad.

La determinación del contenido energético se estimó a partir de la ecuación:

$$\Delta H = A/m (60 \times E \times B \times \Delta qs) \quad (9)$$

donde

- A es el área bajo la curva (en pulg.²) elaborada por el graficador integrado y determinada con un planímetro polar;
 m es la masa de la muestra (en mg), que corresponde al promedio de peso seco de organismos representativos en talla en la población de cada especie en los tres periodos;
 E es el coeficiente de calibración de la celda (igual a 1.3) y
 Δqs es la escala del eje "Y" o intensidad del pico (en pulg.²).

La metodología que se siguió en la estimación de biomasa a partir de las densidades y frecuencia de tallas fue la descrita por Winberg (1971). Los resultados de las determinaciones arriba descritas se expresaron en forma gráfica y se compararon en las tres épocas en las capturas diurnas contra nocturnas en todas las especies. Con el objeto de probar diferencias significativas entre valores estacionales y nictemerales se empleó la prueba estadística de ANOVA por bloques.

ALIMENTACION EN LOS COMPONENTES COMUNITARIOS: ASPECTOS MORFOLOGICOS, FISIOLOGICOS Y METABOLICOS.

El material empleado en el análisis de contenido gástrico y estudio comparativo de la morfología de apéndices asociados a la alimentación comprendió a las especies *Taphromysis* sp. 1, *Cymadusa compta*, *Grandidierella bonieroides*, *Elasmopus occillimanus*, *Panaeus duorarum*, *Palaeomonetes octavias*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor doblini* y *Parurus bonairensis*. Este se preservó inicialmente en formalina al 4% y se transfirió en el laboratorio a alcohol al 70%.

El estudio comparativo de la morfología de apéndices asociados a la alimentación consideró cuatro estructuras: pereópodos (toracópodos en misidáceos y en anfípodos gnatópodos 1 y 2), maxilípedos, maxilas 1 y 2 (maxilula en peneidos y carideos), y mandíbulas. La disección y descripción de los apéndices siguió la terminología y los esquemas de morfología presentados por Bernard (1984) y Bousfield (1973) en anfípodos; Stuck et al. (1977) y McLaughlin (1983) en misidáceos y Chace (1972) en carideos y peneidos y Caine (1975) en anomuros.

Cada estructura se disectó con equipo de microcirugía en un microscopio de disección con el objeto de realizar su

descripción detallada, comparación y microfotografía. Las microfotografías de las estructuras bucales y contenidos gástricos se tomaron con un Fotomicroscopio de lentes planas.

Previo la extracción de tractos digestivos se determinó la longitud total de los especímenes según las medidas morfométricas descritas por Stickel et al (1977) en misidáceos, Bousfield (1973) y Bernard (1984) en anfípodos y Chace (1972) y Williams (1984) en peneidos y carideos.

El tamaño de la muestra analizada se estimó a partir de la abundancia de cada especie en un ciclo de 24 horas durante las tres épocas. Este se ordenó, a la vez, por intervalos de clases según la talla de los organismos. En especies con menos de 25 individuos, éste representó el número total de observaciones como lo indicó la metodología antes descrita en el reconocimiento de las poblaciones. El registro de contenidos gástricos de 6 a 15 especímenes resultó ser adecuado en la representación del 90% de las categorías alimenticias.

La frecuencia de tallas en la observación de los contenidos gástricos fue en clases de 0.5mm según el criterio de Birklund (1977), Wildich y Peer (1981) y Fredette y Diaz (1986a, b).

Los tractos digestivos fueron extraídos, por su tamaño, con equipo de microcirugía (histuri, agujas y pinzas) en un microscopio de aumento a 50 aumentos de resolución. La localización y morfología del tracto digestivo se basó (Fig. 4) en los diagramas de McLaughlin (1983). Los tractos digestivos una vez extraídos, se colocaron en alcohol al 70% con el objeto de llevar a cabo el análisis posteriormente.

Se incluyeron así mismo organismos en parafina según las técnicas histológicas descritas por Krahan (1940) y Kiernan (1981) con el fin de detectar la presencia de restos vegetales y animales a lo largo del tracto digestivo. La inclusión en parafina se llevó a cabo con una modificación en la técnica de deshidratación de los especímenes (Apéndice IA). Se practicaron cortes sagitales y verticales de 6µ de espesor en los cuales se aprecia la composición del contenido gástrico una vez teñidos con técnicas multicromáticas (Apéndice IB).

La composición del contenido gástrico se observó, según el tamaño de los tractos digestivos en el microscopio óptico, como preparaciones teñidas o montadas en glicerina, o en el Microscopio Electrónico de Barrido (Apéndice IC). El primero se empleó principalmente en la observación de los tractos de anfípodos, misidáceos, carideos, peneidos y anomuros. El segundo se utilizó en precisar el reconocimiento de los

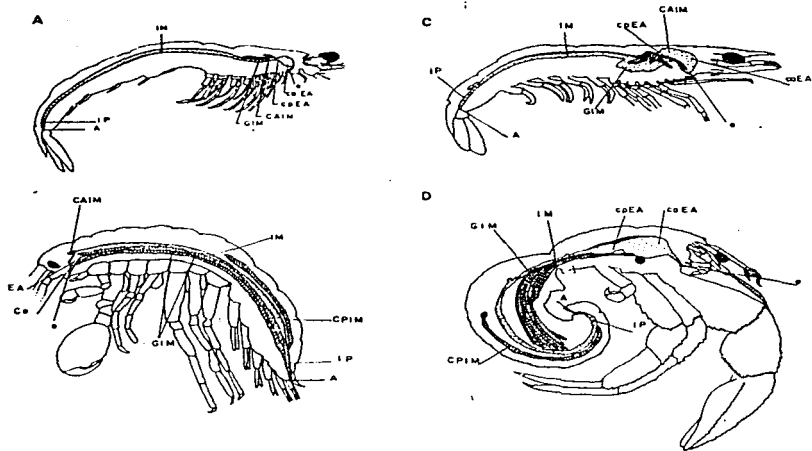


FIG. 4. DIAGRAMA DE LOS TRACTOS DIGESTIVOS EN: A. MISIDACEOS, B. ANFIBIPODOS, C. PENEIDOS Y CARIDEOS, D. PAGURIDOS. (A=ANO; caEA=CAMARA ANTERIOR DEL ESTOMAGO; CAIM=CIEGO ANTERIOR DEL INTESTINO MEDIO; Co=CONECTIVA ESOFAGICA; coEA=CAMARA O CIEGO POSTERIOR DEL ESTOMAGO ANTERIOR; CPIM=CIEGO POSTERIOR DEL INTESTINO MEDIO; e=ESOFAGO; EA=CAMARA GASTRICA; GIM=GLANDULA DEL INTESTINO MEDIO; IM=INTESTINO MEDIO; IP=INTESTINO POSTERIOR.

componentes del contenido alimenticio en anfipodos y misidáceos.

Un análisis de varianza de dos vías permitió ($\alpha = 0.05$) reconocer diferencias por la presencia de estómagos llenos y composición del contenido alimenticio en especímenes de muestras colectadas en un ciclo nictemeral.

A partir de la distribución normal de las poblaciones de cada especie se eligieron clases de talla cada 5mm en las épocas de colecta en muestreos diurnos y nocturnos. Las especies *Penaeus duorarum*, *Ealaemonetes octaviae*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Ihor dobkini* y *Eagurus bonairensis* se agruparon por clases a partir de los 10mm.

Por la incidencia de las categorías alimenticias reconocidas en los tractos digestivos de cada especie se realizó un análisis de agrupamiento que consideró cada intervalo de talla. De 12 especies consideradas dominantes (*Laphromysis* sp. 1, *Cymadusa compta*, *Grandidierella bonieroides*, *Elasmopus pocillimanus*, *Penaeus duorarum*, *Ealaemonetes octaviae*, *Ealaemonetes carteri*, *Ealaemonetes intermedius*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Ihor dobkini*, *Ihor floridanus* y *Eagurus bonairensis*), las tres especies de *Ealaemonetes* se agruparon por su incidencia de hábitos alimenticios bajo el nombre de *E. octaviae* y de igual forma las dos especies de *Ihor*, se asociaron como *I. dobkini*. Con base en este planteamiento se llevaron a cabo los análisis sucesivos.

Se revisó un total de 1068 estómagos, con contenido alimenticio, en las 9 especies. La frecuencia de estómagos vacíos se registró con el objeto de evaluar la predilección de hábitos alimenticios en función a luz u oscuridad y seleccionar el período de mayor actividad alimenticia en las especies estudiadas.

La composición alimenticia se expresó en porcentaje de incidencia de cada una de las categorías alimenticias reconocidas. Los resultados del análisis de agrupación trófica permitieron reconocer unidades tróficas ontogenéticas, por presencia y ausencia de categorías a partir del índice de Jaccard. Las Unidades Tróficas Ontogenéticas se definieron en este estudio para cada especie como los cambios en los patrones dietéticos promovidos por modificaciones morfológicas de las estructuras bucales, del desarrollo del tubo gástrico y de las dimensiones corporales. La técnica de incidencia de categorías alimenticias se utilizó por el reducido tamaño de los especímenes, del tracto digestivo de éstos y del componente alimenticio, así como de la pérdida de material al llevar a cabo análisis gravimétrico en tubos capilares. Los resultados de las observaciones en las dietas de los organismos se emplearon en la descripción y organización de la trama alimenticia.

La estructuración trófica, reflejó de los hábitos alimenticios predominantes, se obtuvo a partir del ordenamiento con el Análisis de Componentes Principales en observaciones de contenido gástrico de las Unidades Tróficas Ontogénicas en 9 especies dominantes. El análisis se basó en la técnica de agrupación no jerárquica descrita por Sarle (1982), a partir de la incidencia de las componentes alimenticios reconocidos en los 9 componentes faunísticos dominantes. Las categorías alimenticias se designaron por medio de abreviaturas que emplearon la primera inicial de cada palabra. Estas se señalaron al calce de cada figura.

La microflora observada en los tractos digestivos no se consideró como categoría alimenticia. El reconocimiento de ésta como componente alimenticio importante en cada especie requirió de procedimientos de fijación y observación bajo condiciones axénicas de los tractos alimenticios.

El espectro alimenticio de cada especie se estimó por medio del índice de diversidad trófica de Travers (1971), el cual es una variante del índice de Shannon-Wiener (Ecuación 10). Este se calculó al sustituir los valores de proporciones de abundancia, por porcentajes de incidencia. De igual forma que el índice de Shannon-Wiener, este índice se relacionó a la equitatividad de los porcentajes y a la riqueza de los componentes alimenticios:

$$D = \log_2 N - \sum p_i \log_2 p_i \quad (10)$$

donde N = total de incidencias (=100%) de las 14 categorías alimenticias en cada especie
 p_i = la incidencia (%) de una categoría alimenticia

La dificultad de identificar las especies de diatomeas y algas filamentosas, junto con la gran cantidad de detritus, o materia orgánica no identificada, (> 30%) en los contenidos gástricos, sugirió que se considerara a cada una de ellas como categorías individuales. Estos resultados fueron particularmente útiles en la interpretación de las Unidades Tróficas Ontogénicas y de la ordenación trófica de peneidos y cerideos.

RESPIROMETRIA COMO PARAMETRO METABOLICO.

El experimento de respirometría se condujo en el laboratorio por lo cual fue necesario simular las condiciones

ambientales previamente observadas en el área de colecta. Se obtuvieron sedimento, agua y organismos de la localidad. Estos últimos se transportaron vivos en recipientes de baja temperatura con agua refrigerada.

En el laboratorio el material se separó en charolas por grupos taxonómicos (misidáceos, anfipodos, penéidos, carideos y pagúridos) con el fin de su posterior reconocimiento específico. Se colocaron por grupos taxonómicos en acuarios de 10 y 20 litros con aireación continua y un sistema cerrado de circulación del agua, a temperatura ambiente. La capacidad de carga por acuario estuvo en función a la talla y fue de 5 a 10 individuos por litro.

La materia orgánica contenida en el sedimento se destruyó en una mufla durante un período de 12 horas a 500°C.

El período mínimo de aclimatación a las condiciones de laboratorio fue de 24 horas, durante el cual los organismos permanecieron en los acuarios y se les permitió alimentarse de fauna del sedimento y epifitas adheridas al pasto. El agua de los acuarios se cambió cada 24 horas.

Los frascos de DEO empleados en el experimento se prepararon cada uno con sedimento libre de materia orgánica y agua según el tratamiento. Con el objeto de evitar respiración por microorganismos, el agua y sedimento en los frascos se esterilizaron a 15 libras (1kg) durante 10 mins., actividad que se repitió cada noche durante los 8 días subsiguientes que durara el experimento.

Los especímenes se eligieron la noche previa y se colocaron en charolas y cristalizadores según la talla, en agua filtrada y desprovistos de alimento. La elección de los especímenes se realizó por características de actividad, talla, sexo y condición. Se descartaron organismos incompletos o de apariencia débil. Por la mañana, previo al inicio del experimento, se colocó un espécimen en cada botella de DEO y estas se transportaron al estanque experimental con el objeto de iniciar las determinaciones.

Los frascos empleados en la determinación de O_2 disueltos (OD) fueron de 60 ml de capacidad. El estanque experimental en el cual se colocaron las botellas de DEO, claras y oscuras que simulaban las condiciones diurnas y nocturnas, tuvo flujo continuo de agua que mantuvo constante la temperatura del agua circundante y la contenida en las botellas. Las dimensiones del estanque fueron: 96.5 cm de largo, 41.5 de ancho y 32.5 de altura.

Las observaciones se realizaron por especie en intervalos de dos horas a lo largo de un período de 8 horas, comenzando la primera observación a las 08:00. Al terminar cada intervalo

se fijaron 4 frascos con dos réplicas conforme la técnica modificada de Winkler (Carpenter, 1964; Carritt y Carpenter, 1966). La titulación se llevó a cabo en el transcurso del día utilizando una solución de tiosulfato al 0.01 N.

Los resultados obtenidos de la titulación se transformaron a valores de consumo de OD en ml/ind/hr. Estos valores fueron aplicados posteriormente en la estimación del presupuesto energético de cada especie, en los correspondientes niveles tróficos. Con este fin el consumo de O₂ se transformó en equivalentes de energía metabolizada por individuo. El valor se multiplicó por el coeficiente oxicalórico de 4.73 cal/ml a salinidad, temperatura y presión constantes según Prus (1975).

Con el objeto de comprobar la hipótesis que el consumo de oxígeno por especie es igual en presencia o ausencia de luz y de sustrato se llevó a cabo un análisis de bloques. Este es un análisis de clasificación de dos variables, aleatorizadas con un modelo de repeticiones Chou (1977) y Snedekor (1980). Los datos obtenidos se clasificaron como dos tratamientos con dos niveles y consistieron en valores de consumo promedio obtenidos en intervalos de dos horas cada uno. Estos se expresaron como la suma acumulativa de OD de cada especie con un $\alpha = 0.05$.

La talla y peso de los especímenes fueron determinados con el objeto de realizar las correlaciones correspondientes y determinar el efecto de concentraciones letales en cada especie. El peso en *Pagurus bogairiensis* se determinó en organismos sin concha.

FLUJO DE ENERGÍA EN LA COMUNIDAD BENTONICA.

El material colectado en cada época, en el análisis isotópico de C y N, se colocó en bolsas de plástico y mantuvo en hielo. El material destinado a este análisis consistió de crustáceos epibénticos, pasto, epifitas y detrito. En el laboratorio los crustáceos se separaron por grupos faunísticos (misidáceos, anfípodos, peneidos y carideos) y a la vez por la identificación de especies dominantes. Cada uno de los componentes se colocó individualmente en bolsas de plástico rotuladas y se congelaron hasta su posterior deshidratación y análisis.

La deshidratación se llevó a cabo en una liofilizadora durante un período de 15 a 18 horas. Las muestras se fraccionaron en un mortero y se tamizaron a través de una malla de 350 μ . El material tamizado se aciduló con HCl al 2N por una hora con el objeto de destruir los carbonatos y se

seco al vacío por un período de dos horas. Se pesaron mínimo 3 réplicas de 10mg de cada especie y de pasto, epifitas y detrito por análisis isotópico y se mantuvieron en papel metálico rotulado hasta su análisis.

Los análisis de C y N isotópico se realizaron según las técnicas descritas por Macko (1981). El N isotópico se analizó en el equipo descrito por Hoering (1955) y el C isotópico en el equipo descrito por Estep y Vigg (1985).

Los resultados de la composición isotópica fueron registrados como valores de δ (delta). Este valor es la diferencia en partes por mil (‰) de la composición isotópica de un estándar y una muestra. El principio de ambas técnicas radica en la introducción alternativa del gas al espectrómetro de masas y comparar el contenido de C o N en la muestra con respecto al estándar del elemento (Ecuación 11). Los resultados son de alta exactitud y tienen un intervalo de confiabilidad de 0.01- 0.1 ppm.

$$\delta = \frac{(R_{\text{muestra}} - R_{\text{estándar}})}{R_{\text{estándar}}} \times 1000 \quad (11)$$

donde E= elemento en cuestión, sea C o N.

x= la masa del isótopo del elemento E (^{13}C o ^{15}N)

R= tasa del isótopo pesado/ el ligero, del elemento E ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ó $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$)

Los estándares internacionales actualmente usados tienen una composición isotópica en el intervalo de las composiciones isotópicas normales conocidas. Estos son gases de referencia con valor $\delta = 0\text{‰}$, por lo cual los resultados de las muestras pueden ser positivos o negativos. En este estudio el estándar de carbono es la caliza Belemnita Peedee y el del nitrógeno, el nitrógeno atmosférico.

Las muestras con valores positivos se interpretaron como enriquecidas en el isótopo pesado con relación al estándar, mientras que aquellos con valores negativos están depauperados con respecto al estándar. La replicabilidad de la media en los cálculos estadísticos fue de ± 0.1 en $\delta^{13}\text{C}$ y de ± 0.2 en $\delta^{15}\text{N}$.

La fragmentación isotópica se calculó en cada uno de los componentes dietéticos detectados previamente en las especies estudiadas. El cálculo por nivel trófico se estimó a partir de la diferencia entre los valores de dos niveles tróficos y se expresó como Δ "delta".

DIAGRAMA DE LA ESTRUCTURA TROFICA EN LA COMUNIDAD.

El esquema de estructura trófica y flujo de energía en la trama alimenticia de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos se determinó por medio de un modelo de simulación. La base teórica de este modelo fundamentada en patrones establecidos de la longitud de la cadena trófica, considera que la energía se mueve en el sistema estudiado a través de diversos compartimientos y es eliminada por procesos como la respiración.

La longitud de la trayectoria es considerada una variable azarosa expresada como probabilidades las cuales son analizadas por medio de la técnica de Braner (1985). Este modelo determinó la distribución y composición de especies por nivel trófico a partir de los resultados obtenidos previamente del espectro trófico y análisis isotópico en las especies estudiadas. En cada nivel se reconocieron las trayectorias de entrada y salida que permitieron determinar la eficiencia entre cada uno de los niveles.

El esquema de estructura trófica y flujo de energía entre compartimientos incluye información previamente registrada en la localidad de estudio con el objeto de ubicar a los componentes faunísticos de la comunidad estudiada a un esquema del ecosistema estuarino. En la estructuración trófica se consideraron los parámetros de la ecuación de balance energético de Wiegert (1968), como son los valores de producción aportados al nivel trófico por cada componente faunístico y la tasa metabólica.

El flujo de energía entre compartimientos se determinó a partir de los registros bibliográficos de los resultados obtenidos del análisis de isótopos estables en los niveles autótrofos, detritívoros, herbívoros y carnívoros de primer orden. Este se representó en una matriz F por medio del término F_{ij} que indicó el movimiento de la partícula (o de la energía) de uno a otro compartimiento por unidad de tiempo. Las salidas de energía del sistema m_i , interpretadas en compartimientos adicionales de transferencia discreta de material se expresaron a través del término $j-n$.

En este estudio se ubicó a los componentes faunísticos dominantes de la comunidad en la trama trófica. Para la elaboración de ésta se consideraron 2 compartimientos abióticos, 5 bióticos y el flujo entre estos compartimientos. Los compartimientos bióticos se definieron de la siguiente manera:

1. Autótrofico (fitoplancton, macroalgas, mangla y pasto)
2. Herbívoros (crustáceos peracáridos y juveniles de crustáceos decápodos)

3. Omnívoros con consumo preferencial de materia orgánica de origen vegetal (crustáceos decápodos)
4. Omnívoros con consumo preferencial de materia orgánica de origen animal (crustáceos decápodos, peces)
5. Carnívoros (peces)

Los compartimientos que representaron las salidas de energía fueron:

1. Descomponedores Usotróficos: (Bacterias heterótrofas libres en la columna de agua y en el sedimento)
2. Respiración como parámetro metabólico.

Los criterios que se siguieron en la subdivisión de los componentes bióticos en compartimientos se basaron en la forma de adquisición de energía a lo largo de la trama trófica a partir de los resultados obtenidos de este estudio en la comunidad de macroinvertebrados epibénticos y de registros bibliográficos en el área.

Los compartimientos de la trama trófica se fundamentaron en el modelo gráfico de flujo de energía de Odum (1962) y comprendieron subdivisiones con un marco teórico de Pimm (1981) con el objeto de llevar a cabo el cálculo de la fragmentación trófica.

La estructuración de la trama se fundamenta en la premisa teórica de poblaciones estables continuamente. Esto es, que sus densidades persisten a pesar de las perturbaciones recurrentes en el ambiente. Así mismo se consideró que estas poblaciones tienen tiempos de generación cortos y que estos a la vez están definidos por la estacionalidad. Por los resultados obtenidos de los contenidos gástricos en las especies estudiadas, así como a partir de las adaptaciones morfológicas de estructuras asociadas a la alimentación se consideró que el depredador es selectivo a presa, talla de esta y densidad. Y a la vez, la regulación de la tasa de mortalidad es intra-específica y no es regulada totalmente por el depredador.

Obtención de Datos. Los datos empleados en el modelo de simulación se obtuvieron además de los resultados obtenidos en este estudio, de la literatura publicada para la Laguna. Esta última se organizó en compartimientos de autótrofos (Day et al., 1982), descomponedores (Lizárraga et al., en prensa) y carnívoros de segundo orden (Yañez et al., 1980). Los datos de los compartimientos de herbívoros y carnívoros de primer orden y sus correspondientes valores de respiración como parámetro metabólico se obtuvieron a partir de este estudio.

RESULTADOS

COMPOSICION FAUNISTICA

Estructura trófica. Se identificó un total de 40 especies de crustáceos epibénticos en los muestreos examinados a lo largo del ciclo anual (Tabla 1). Los misidáceos, anfípodos, carideos y penéidos fueron los taxa dominantes. Los tanaidáceos, cumáceos, anónuros y diversas familias de braquiuros se consideraron taxa frecuentes y/o raros.

Cuatro especies (*Lophomysis* sp. 1, *Hippolyte pleuracanthus*, *Cymadusa compta* y *Penaeus duorarum*) representaron el 88% (Fig.5) del total de la abundancia. Seis especies adicionales, *Elasmopus occillimanus*, *Rowmaniella floridana*, *Grandicerella bonnieroides*, *Thor dobkini*, *Palaemonetes octavias*, *Paqurus bonairensis*, sumaron el 97.4% (Tabla 2).

El resultado del análisis de clasificación, representado como un dendrograma (Fig.6), permitió reconocer en la línea de corte, similitud de -0.25, tres grupos que caracterizaron por su frecuencia y abundancia a las especies dominantes (grupo I), frecuentes y/o constantes (grupo II), raras (grupo III). Los componentes faunísticos de los grupos dominantes y raros (I y II) comprendieron cada uno el 25% de las especies identificadas. El grupo de especies frecuentes y constantes (II) comprendió un 50% de la composición faunística total (Tabla 3).

Por la constancia y abundancia a lo largo del ciclo anual, se eligieron seis de las especies dominantes con el objeto de llevar a cabo el estudio de la estructura trófica y evaluación del flujo de energía. Estas especies fueron: *Lophomysis* sp. 1, *Cymadusa compta*, *Penaeus duorarum*, *Palaemonetes octavias*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Thor dobkini*.

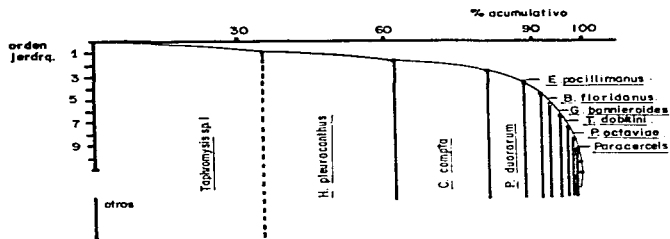


FIG. 5 CURVA DE PORCENTAJE ACUMULATIVO DE LAS ESPECIES REGISTRADAS EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO, EN LOS PERIODOS DE ESTIAJE, PRECIPITACION Y TORMENTAS DE INVIERNO.

TARLA 1. COMPOSICION FAUNISTICA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS
EPIBENTICOS HABITANTES DEL AMBIENTE DE PASTOS, Inhassia
testudinum, EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO.

ORDEN JERARQUICO	ESPECIE	ABUNDANCIA			TOTAL
		MAR	JUN	NOV	
1	<u>Isthroaxis</u> sp. 1	452	12273	7883	20608
2	<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	5563	759	10113	16315
3	<u>Cymadusa compta</u>	2850	5337	3380	11567
4	<u>Penaeus duorarum</u>	388	2560	1579	4527
5	<u>Elasmopus occillimanus</u>	18	1060	545	1623
6	<u>Homamphella floridana</u>	1156	24	118	1298
7	<u>Grandisericella bonnieroides</u>	224	836	155	1217
8	<u>Thor gobkini</u>	157	232	350	739
9	<u>Palaeomonetes octaviae</u>	28	45	540	613
10	<u>Paqurus bonairensis</u>	96	148	4	248
11	<u>Paracerceis tormentosa</u>	84	115	42	241
12	<u>Myidopsis badius</u>	174	0	0	174
13	<u>Palaeomonetes carteri</u>	11	113	0	124
14	<u>Sirissella chierchiai</u>	7	3	78	82
14	<u>Negapanope texana</u>	5	28	49	82
15	<u>Paracerceis caudata</u>	45	6	0	51
16	<u>Toxuma carolinense</u>	43	0	6	49
17	<u>Gammarus mucronatus</u>	27	18	3	48
18	<u>Myidopsis bahia</u>	13	27	0	40
19	<u>Cassidinera lunifrons</u>	0	21	18	39
20	<u>Gosinella acies</u>	22	7	8	37
21	<u>Corophium ellisii</u>	9	8	16	33
22	<u>Lucifer faxoni</u>	27	2	0	29
23	<u>Margaria rapax</u>	8	0	18	26
23	<u>Alpheus armillatus</u>	7	7	12	26
24	<u>Oxyurostilis salinae</u>	3	0	16	19
25	<u>Tanais cavoltoi</u>	10	1	0	11
26	<u>Erictheoidia filiforme</u>	0	0	7	7
26	<u>Thor floridanus</u>	0	7	0	7
27	<u>Palaeomonetes intermedius</u>	3	0	2	5
27	<u>Pitho anisodon</u>	2	3	0	5
28	<u>Ampejisca bolosi</u>	0	0	4	4
28	<u>Exocoellina berbicensis</u>	0	4	0	4
28	<u>Amblydonta exorificus</u>	4	0	0	4
29	<u>Gallinacea rapida</u>	0	3	0	3
29	<u>Libinia dubia</u>	0	3	0	3
29	<u>Petrolisthes armatus</u>	0	3	0	3
30	<u>Acetes americanus</u>	2	0	0	2
31	<u>Edotea triloba</u>	0	1	0	1
31	<u>Discoapseudes holthuisi</u>	0	0	1	1

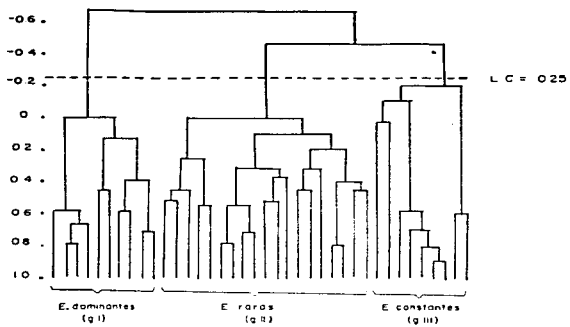


FIG. 6 DENDROGRAMA QUE CARACTERIZA A LAS ESPECIES RECONOCIDAS COMO COMPONENTES DOMINANTES, RAROS Y CONSTANTES EN EL CICLO ANUAL.

TABLA 2. ABUNDANCIA GLOBAL DE LAS ESPECIES CON VALORES MAYORES AL 0.5% DEL TOTAL.

ORDEN JERARQUICO	ESPECIE	GRUPO	ABUND	% ACUMUL.
1	<u>Taphrosvsis sp. 1</u>	Mis	20,608	34.1
2	<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	Car	16,415	41.3
3	<u>Cyadusa compta</u>	Anf	11,567	80.5
4	<u>Penaeus duorarum</u>	Pen	4,527	88.0
5	<u>Elassmopus pocillimanus</u>	Anf	1,623	90.7
6	<u>Bowmaniella floridana</u>	Mis	1,298	92.1
7	<u>Grandidierella bonnieroides</u>	Anf	1,217	94.8
8	<u>Thor dohlni</u>	Car	739	96.0
9	<u>Palaeomonetes octaviae</u>	Car	613	97.0
10	<u>Pagurus bonariensis</u>	Pag	248	97.4

La abundancia de las especies dominantes fué elevada en el mes de julio y se redujo en los meses de noviembre y marzo (Fig.7). Este patrón se apreció así mismo en algunas de las especies frecuentes. La abundancia del total de especies en el período de precipitación fue 2.1 veces mayor en magnitud al valor observado en el período de estiaje y similar a la época de tormentas de invierno. Este patrón de abundancia se atribuyó a los valores de las especies dominantes y se apreció asimismo en las colectas diurnas y nocturnas.

TABLA 3. COMPLEJOS FAUNISTICOS RECONOCIDOS MEDIANTE EL ANALISIS DE CLASIFICACION. LINEA DE CORTE: 0.25 DE SIMILITUD.

GRUPO I ESPECIES DOMINANTES	GRUPO II ESPECIES CONSTANTES Y FRECUENTES	GRUPO III ESPECIES RARAS
<u>Taphrosvsis sp. 1</u>	<u>Paracerceis tormentosa</u>	<u>Discapsudeus holthuisi</u>
<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	<u>Palaeomonetes carteri</u>	<u>Erichsonella filiforme</u>
<u>Cyadusa compta</u>	<u>Gammarus mucronatus</u>	<u>Pitho anisodon</u>
<u>Penaeus duorarum</u>	<u>Neogamope texana</u>	<u>Acetes americanus</u>
<u>Elassmopus pocillimanus</u>	<u>Cassidinea lunifrons</u>	<u>Libinia dubia</u>
<u>Bowmaniella floridana</u>	<u>Siriella chierchiae</u>	<u>Petrolisthes armatus</u>
<u>Grandidierella bonnieroides</u>	<u>Tozeuma carolinense</u>	<u>Callinectes sapidus</u>
<u>Thor dohlni</u>	<u>Paracerceis caudata</u>	<u>Edotea trijoba</u>
<u>Palaeomonetes octaviae</u>	<u>Rosinella aricae</u>	<u>Thor floridanus</u>
<u>Pagurus bonariensis</u>	<u>Myxidopsis bahia</u>	<u>Ameliscia holmsi</u>
	<u>Tanais cavolini</u>	
	<u>Alpheus armillatus</u>	
	<u>Lucifer faxoni</u>	
	<u>Ambidexter symmetricus</u>	
	<u>Myxidopsis bahia</u>	
	<u>Macrobrachium</u>	
	<u>Oxycardella salinae</u>	
	<u>Corophium ellessii</u>	
	<u>Palaeomonetes intercaedius</u>	
	<u>Excorallana berdiceensis</u>	

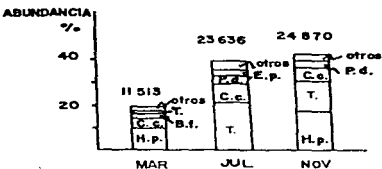


FIG. 7 ABUNDANCIA EN PORCIENTO DE LA SUMA DE VALORES DIURNOS Y NOCTURNOS EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO: P.f.=*Rowanella floridana*, C.c.=*Cymadusa conia*, E.p.=*Enneopus occidentalis*, H.p.=*Hippolyte pleurancistrus*, P.d.=*Panacis duaricus*, T.=*Tachocysis*

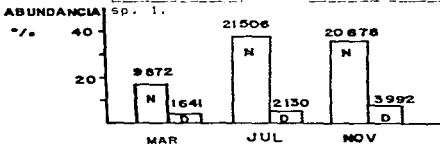


FIG. 8 ABUNDANCIA (%) DE LOS VALORES DIURNOS (D) Y NOCTURNOS (N) EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.

Los valores de abundancia total fueron, en las tres épocas del año, 7 a 12 veces mayores en las colectas nocturnas con respecto a las diurnas (Fig. 8). Este patrón se apreció con claridad en las especies dominantes en las cuales el intervalo de la magnitud entre abundancia nocturna con respecto a la diurna fue de 3.5 a 53.1 (Fig. 9). La diferencia fue notable en *E. floridana*, *G. bonnieroides* y *E. gocillimanus* donde los incrementos fueron de una magnitud 50 veces mayor en las capturas nocturnas con respecto a las diurnas (Tabla 4). Estos resultados permitieron elegir por la abundancia las capturas nocturnas en la determinación del contenido energético.

TABLA 4. RELACION DE LAS CAPTURAS NOCTURNAS (CN) - DIURNAS (CD)
EN LAS TRES EPOCAS DEL AÑO.

ORDEN JERARQ.	ESPECIE	AB. TOT.	FEB	JUN	NOV	TOT
			CN/CD	CN/CD	CN/CD	CN/CD
1	<i>Taphronysis</i> sp. 1	20608	2.3	9.3	26.1	11.7
2	<i>H. pleuracanthus</i>	16415	4.6	2.8	2.9	3.5
3	<i>C. compta</i>	11567	9.3	30.8	3.9	9.2
4	<i>P. duorarum</i>	4527	2.2	7.2	3.2	4.6
5	<i>E. gocillimanus</i>	1623	17.0	19.4	59.6	25.2
6	<i>E. floridana</i>	1298	CN	CD	CN	53.1
7	<i>G. bonnieroides</i>	1217	7.0	68.8	CD	5.2
8	<i>I. debkani</i>	739	18.6	4.4	CN	13.4
9	<i>P. octaviae</i>	613	9.5	2.8	29.1	18.0
10	<i>P. bonairensis</i>	248	31.0	23.7	CD	16.8

La riqueza específica varió de 7 a 28 especies por muestra (Fig. 10). El número mayor de especies fue registrado en la época de estiaje, el número menor de especies se observó en la época de tormentas de invierno. Las capturas nocturnas mostraron un número mayor de especies (11 a 28) con respecto a las capturas diurnas (7 a 19). El incremento de especies en los muestreos nocturnos se podría atribuir a patrones de actividad de las especies con fines de alimentación y reproducción. El incremento estacional de especies en el período de estiaje se podría interpretar como un cambio en las condiciones ambientales asociado a la estabilidad física y a un incremento en la disponibilidad de alimento a un número mayor de organismos.

La diversidad máxima (H_{max}) fluctuó en un intervalo 0.79 a 5.04. Los valores estimados en las capturas nocturnas fueron de $H=4.29 \pm 0.45$, 1.2 veces mayores a los valores determinados en las capturas diurnas $H=3.56 \pm 0.41$ (Fig. 11).

La diversidad (H') mostró valores en un intervalo de 1.3 a 2.62 (Fig. 12). A lo largo del ciclo anual se observó que

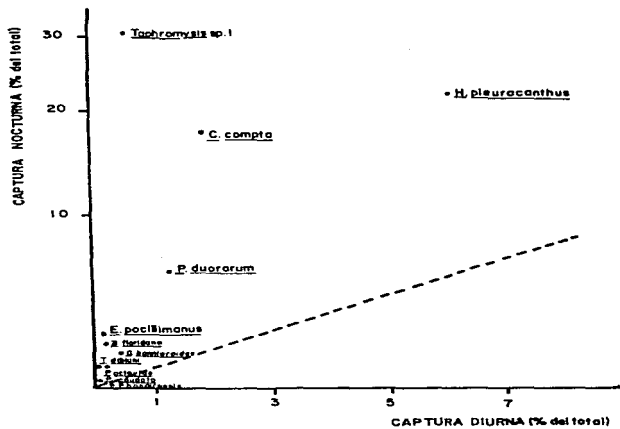


FIG. 9 CARACTERIZACION DE LAS ESPECIES DOMINANTES POR SU OCURRENCIA EN LAS CAPTURAS DIURNAS Y NOCTURNAS A LO LARGO DEL CICLO ANUAL.

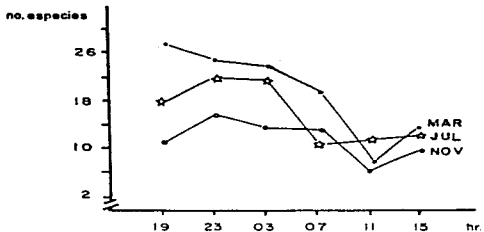


FIG. 10 VARIACIONES NICTEMERALES DE RIQUEZA ESPECIFICA (s) EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.

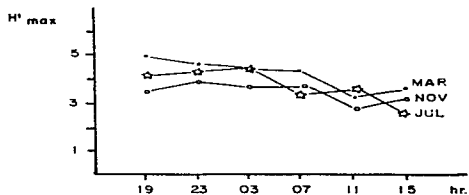


FIG. 11 VARIACIONES NICTEMERALES DE H' EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.

Los valores de las capturas nocturnas ($\bar{x}=2.11\pm 0.01$) fueron mayores a los valores de las capturas diurnas ($\bar{x}=1.86\pm 0.34$). La proporción H_{max}/H' fue en la mayoría de los casos de 2.

La equitatividad (J') mostró valores que fluctuaron de 0.31 a 0.73. El promedio a lo largo del ciclo anual fue de $\bar{x}=0.50\pm 0.09$. Los valores más bajos se observaron en las capturas nocturnas y los más altos en las capturas diurnas (Fig.13). De los tres parámetros, H_{max} , H' y J' , ninguno mostró diferencias significativas ($t < 0.05$) en las tres épocas. Este comportamiento estacional de los parámetros ecológicos podría ser interpretado a partir del equilibrio existente entre la riqueza específica y la abundancia relativa en los componentes comunitarios de las tres épocas y relacionados a variaciones de los parámetros ambientales.

La variación de la H' a lo largo de las tres épocas en colectas diurnas-nocturnas se atribuyó a la variación de los valores de equitatividad (J' ; $r=0.7$) en comparación a las variaciones de riqueza específica ($r=0.4$). Esta correlación se asoció a la dominancia de las especies *Lophomysis* sp. 1, *Hippolyte pleuracanthus*, *Cymadusa compta*, *Penaeus duorarum*, *Elasmopus pacillimanus*, *Rowmaniella floridana*, *Stradiocrella bonnieroides*, *Ither dockrilli*, *Palaeomonetes setivialis* y *Exochus bonariensis* las cuales aportaron el 97.4% de la abundancia total anual (Fig.14). Estas especies influyeron así mismo en el comportamiento de las variaciones en la equitatividad a partir de sus patrones de actividad y producción.

La baja significancia de los parámetros ecológicos H' y J' en el ciclo anual (t -Student < 0.05) requirió de la interperitación a partir de los parámetros ambientales. Los resultados del ACP permitieron reconocer con un 55.6% de la varianza (Tabla 5) en los dos primeros ejes la agregación de muestras en tres grupos a partir de las variaciones de parámetros ambientales como: iluminación, temperatura, salinidad, densidad foliar del pasto marino y materia orgánica contenida en el sedimento de los muestreos diurnos y nocturnos.

TABLA 5. SUMA DE VARIANZA EN LOS EJES 1-3 DEL ANALISIS RECIPROCO.

EJE	EIGENVALOR	% EV	SUM EV	R.C. EV	ESCALA
1	0.228	30.54	30.54	0.478	99.99
2	0.105	14.04	44.58	0.324	67.81
3	0.024	11.02	55.60	0.287	60.67
			SUMA =	0.747	

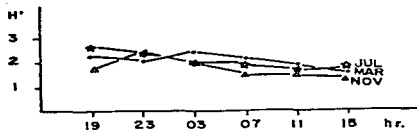


FIG. 12 VARIACIONES NICTIMERALES DE H' EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.

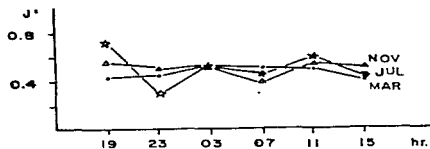


FIG. 13 VARIACIONES NICTIMERALES DE J' EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.

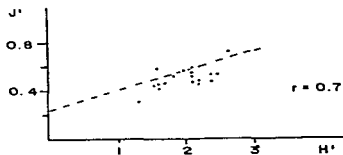


FIG. 14 CORRELACION DE LA DIVERSIDAD Y EQUITATIVIDAD (H'/J') EN LOS MUESTREOS DIURNOS Y NOCTURNOS DE LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.

Estos grupos, reflejo de la variación de la composición faunística y distribución equitativa de la abundancia, mostraron una fuerte incidencia a las variaciones estacionales de parámetros ambientales. Estos fueron:

El intervalo de temperatura en el ciclo anual fue de 23.5 a 32°C (Tabla 6). Los valores más altos de temperatura se observaron en la época de precipitación (\bar{x} = 30.2±1.5) y los más bajos en la época de tormentas de invierno (\bar{x} = 24.7±0.99). En las tres épocas la variación promedio entre las temperaturas diurnas y nocturnas fue de 4.3°C, los valores más altos se observaron durante el día y las más bajas en la noche (Fig.15).

El intervalo de salinidad en el ciclo anual fue de 25 a 33‰/op. Los valores más altos de salinidad se observaron durante la época de precipitación (\bar{x} =30.5±1.9) y los más bajos durante la época de tormentas de invierno (\bar{x} 25.8±0.7). En las tres épocas se observaron diferencias (\bar{x} =3±1.5‰/op) entre los valores diurnos y nocturnos (Tabla 6). Los valores más bajos se observaron durante la noche y los más altos durante el día (Fig.16).

La irradiancia determinada en el ciclo anual fue de 1346 a 2100 $\mu\text{Em}^2\text{seg}^{-1}$ en superficie y 323 a 1508 $\mu\text{Em}^2\text{seg}^{-1}$ en el fondo. La atenuación de los valores de irradiancia entre superficie y fondo en las tres épocas durante los muestreos fue del orden de 50 a 75%. Esta fue menor en los tres muestreos del medio día. En las tres épocas, los valores más altos se observaron durante el muestreo cercano al medio día. La irradiancia observada durante la época de precipitación mostró los valores más elevados (Fig.17).

La composición del sedimento estuvo dada predominantemente por arenas finas a lo largo del ciclo anual y fluctuó entre 70 a 87%, los limos y arcillas representaron al porcentaje restante. La diferencia entre épocas fue poco significativa ($p < 0.05$). La materia orgánica total (m.o) en sedimento alcanzó a lo largo del ciclo anual valores altos (\bar{x} = 17.6±7.9 %). En la época de precipitación se registraron los valores más elevados (27%). La constancia en el porcentaje de materia orgánica en la localidad se podría atribuir al aporte continuo de detrito de origen vegetal por epifitas y macroinvertebrados.

La densidad de frondas mostró variaciones a lo largo del ciclo anual. Los valores más altos se observaron durante los muestreos de julio con 247±10.33 frondas/m² y los más bajos durante la época de estiaje con 184±15.8 frondas/m². La densidad foliar fue constante con 1112±86.7 hojas/m². Los valores más altos se observaron durante el muestreo de julio con hojas nuevas (LT=28±11 mm) en la gran mayoría de frondas (Tabla 6).

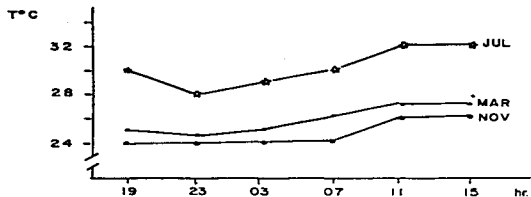


FIG. 15 VARIACIONES NICTEMERALES DE LA TEMPERATURA DE FONDO ($^{\circ}\text{C}$) A LO LARGO DE LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.

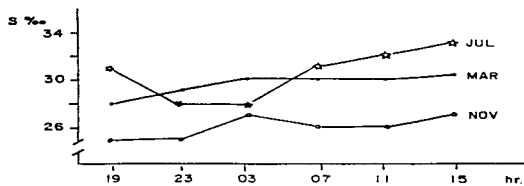


FIG. 16 VARIACIONES NICTEMERALES DE LA SALINIDAD (‰) A LO LARGO DE LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.

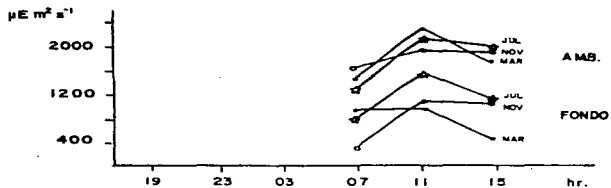


FIG. 17 VARIACIONES DIURNAS DE LA IRRADIANCIA ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) A LO LARGO DE TRES PERIODOS DE MUESTREO.

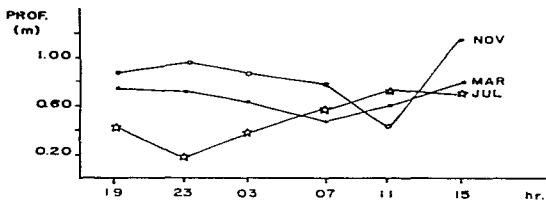


FIG. 18 VARIACIONES NICTERNALES DE LA MAREA EXPRESADA COMO PROFUNDIDAD (m) EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.

TABLA 6. VALORES PROMEDIO DE LA TEMPERATURA, SALINIDAD Y COBERTURA EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO DURANTE EL CICLO DE MUESTREO 1984.

MES	TEMP.°C	SAL. ‰	HOJAS/m ²	SUPERFICIE/m ²
MARZO	27	31	470	3.8
JULIO	31	31	520	4.2
NOVIEMBRE	25	26	450	1.8

Los parámetros salinidad y temperatura mostraron una relación directa con respecto a la variación de la marea en las tres épocas del año la cual se reflejó a la vez en la variación de la profundidad corregida por la carta de mareas. La profundidad de muestreo tuvo una diferencia promedio de 51.4*19.3 cm. La variación máxima se registró en la época de tormentas de invierno, la mínima en la época de estiaje (Fig. 18).

La interpretación de los primeros dos ejes de la gráfica del ACP a partir de la suma de varianzas (Tabla 5) en la agrupación de los muestreos fue por los gradientes ambientales y parámetros ecológicos (Fig. 19). El eje x, con una correlación $r=0.78$, se interpretó como diversidad, temperatura y número de plantas/m²; y el eje y, con una correlación $r=0.84$, correspondió a las variaciones de materia orgánica contenida en sedimento, riqueza específica y abundancia total.

El factor iluminación, expresada su variación en el eje y, permitió el reconocimiento de subgrupos en cada una de las réplicas de muestreo, en función a la hora de colecta. Este parámetro se reflejó en las variaciones de la abundancia y riqueza específica de las muestras en las tres épocas del año.

COLONIZACION Y SELECTIVIDAD DE SUSTRATO

Las observaciones de la composición faunística en los colectores indicaron la presencia de 15 especies, en las cuales una gran parte de los componentes dominantes de la comunidad Hippolyte pleuracanthus, Cymadusa compta, Pagurus duorarum, Elasmopus pocillimanus, Grandidierella bonnieroides, Thor dobkini, Ealaemonetes octaviae, Pagurus bonairensis estuvieron presentes (Tabla 7).

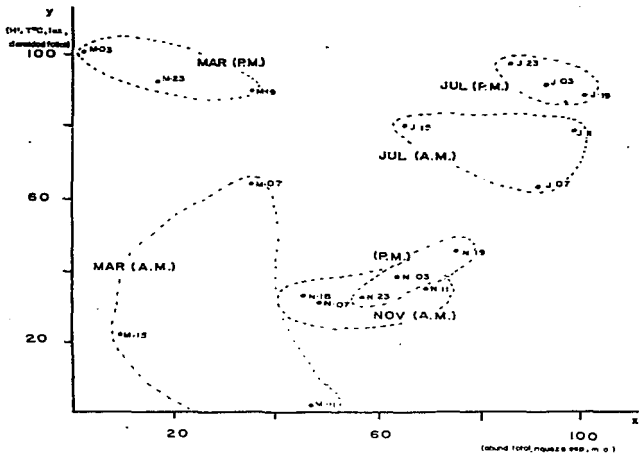


FIG. 19 GRAFICO DE ORDENACION DE LOS MUESTREOS NICTEMERALES Y ESTACIONALES.

TABLA 7. COMPOSICION FAUNISTICA DE LAS MUESTRAS OBTENIDAS EN Thalassia testudinum (PM) Y EN LOS COLECTORES (PA) INCLUIDOS LOS EXPERIMENTOS A CORTO Y LARGO PLAZO (7 Y 120 DIAS).

ESPECIES/ EPOCAS	MAR		JUL		NOV	
	PH	PA	PH	PA	PH	PA
<u>Nereis diversicolor</u>	+	+	+	+	+	+
<u>Neritina reclinata</u>	+	+	+	+	+	+
<u>Cyanea costata</u>	+	+	+	+	+	+
<u>Grandidierella bonnieroides</u>	+	+	+	+	-	-
<u>Gaeaeus sucronatus</u>	-	-	-	+	+	+
<u>Elasmopus pocillimanus</u>	-	-	-	-	+	+
<u>Penaeus duorarum</u>	+	+	+	+	+	+
<u>Palaeomonetes octaviae</u>	-	-	+	-	-	+
<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	+	+	+	+	+	+
<u>Thor dobkinsi</u>	+	+	+	+	+	-
<u>Neopanope texana</u>	+	+	+	-	-	-
<u>Pagurus bonairensis</u>	+	+	+	+	-	+
<u>Petrolisthes arcuatus</u>	-	-	+	-	-	+

Durante la época de estiaje y precipitación el número promedio de especies fue 10 (N=18) y en la época de tormentas de invierno de 7 (N=9). En las tres épocas las especies dominantes estuvieron presentes, tanto en los colectores como en las muestras testigo. El anfípodo Elasmopus pocillimanus estuvo presente durante la época de tormentas de invierno solamente. En esta misma época el anfípodo Grandidierella bonnieroides estuvo ausente.

Los valores de abundancia se diferenciaron en los experimentos a corto plazo (7 días) y los experimentos a largo plazo (120 días) y estos últimos se asociaron a muestreos testigo tomados en la localidad.

La densidad estimada a partir de la abundancia en las tres épocas de los muestreos testigo y de los colectores en el experimento a largo plazo fue semejante a la registrada anteriormente en la localidad de estudio. La abundancia, y por consiguiente, la densidad fue menor en el experimento a corto plazo (7 días).

El análisis de clasificación por experimentos mostró la presencia de dos grupos a un nivel de similitud de 0.64, y de cuatro grupos a un nivel de 0.84 (Figs. 20 y 21). A 0.64 los dos grupos reconocidos fueron (Fig. 20): Grupo I: la agrupación del experimento realizado a largo plazo (120 días) en las tres épocas, con los muestreos en la localidad llevados a cabo al inicio de cada período y después de 7 días.

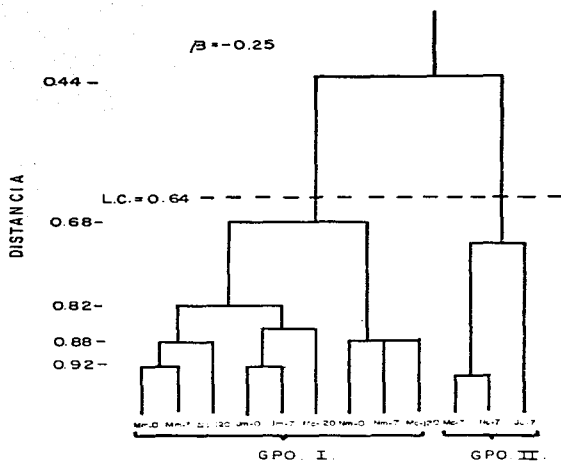


FIG. 20 DENDROGRAMA CON LOS GRUPOS RECONOCIDOS EN EL EXPERIMENTO DE SELECTIVIDAD DE SUSTRATO A UN NIVEL DE SIMILITUD DE 0.64.

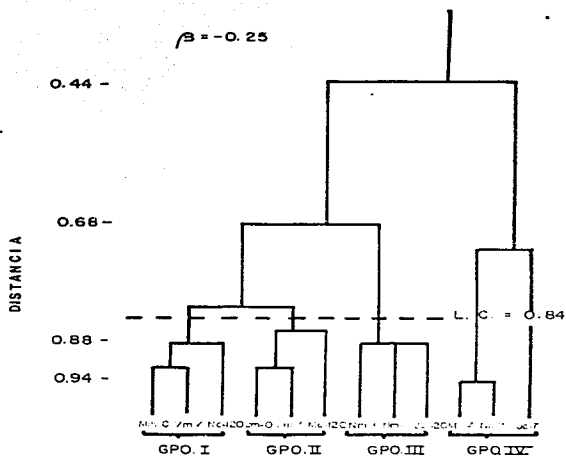


FIG. 21 DENDROGRAMA CON LOS GRUPOS RECONOCIDOS A UN NIVEL DE SIMILITUD DE 0.84.

Grupo II: correspondió al experimento a corto plazo (7 días) en las tres épocas.

A nivel de similitud de 0.84 los cuatro grupos fueron (Fig. 21):

Grupo I: la agrupación de las muestras de la época de estiaje asociadas a los colectores del experimento a largo plazo colocados en el la época de tormentas de invierno.

Grupo II: correspondió a las muestras de la época de precipitación asociadas a los colectores colocados en marzo en el experimento a largo plazo a un nivel de similitud de 0.86.

Grupo III: correspondió a las muestras de la época de tormentas de invierno, asociadas a los colectores del experimento a largo plazo colocados en la época de precipitación.

Grupo IV: correspondió a la agrupación de los colectores del experimento a corto plazo en las tres épocas del año. En este grupo las épocas de estiaje y precipitación se asociaron a un nivel de similitud de 0.94 y la época de tormentas de invierno se asoció al nivel de similitud de 0.72.

Los resultados obtenidos de un período de reclutamiento por 120 días indicó similitud a los resultados obtenidos en el momento de la colecta en la época subsecuente. Los parámetros ecológicos que determinaron la asociación fueron la composición faunística y su abundancia.

Los grupos observados por medio del análisis de clasificación fueron confirmados en el ACP (Fig.22). Estos grupos se interpretaron en los ejes 1 al 3 a los cuales se atribuyó el 84.4% de la varianza (Tabla 8).

TABLA 8. SUMA DE VARIANZA EN LOS EJES 1-3 DEL ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES.

EJE	EIGENVALOR	% EV	RAIZ CUADRADA	ESCALA
1	0.2798	57.40	0.5289	99.99
2	0.6807	13.96	0.2609	49.32
3	0.6368	13.06	0.2523	47.70
SUMA=		84.42		

Los ejes 1 (x) y 2 (y), con 71.4% de la varianza, se interpretaron como: tiempo de colonización, incremento en el

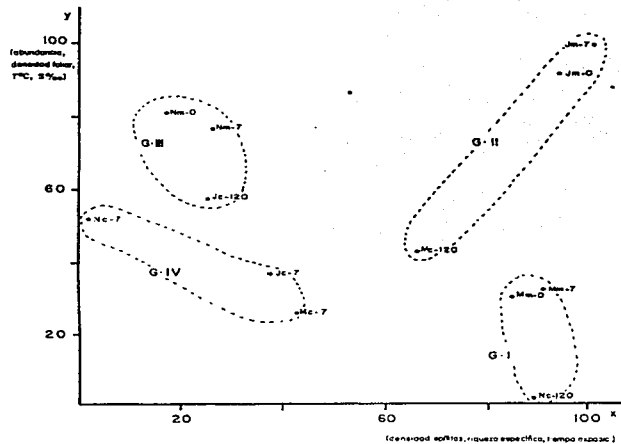


FIG. 22 GRAFICO DE ORDENACION CORRESPONDIENTE AL EXPERIMENTO DE SELECTIVIDAD DE SUSTRATO POR MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS EN EL AMBIENTE DE *Thalassia testudinum*.

número de especies y epífitas, eje x y densidad foliar, reducción de los valores de temperatura y salinidad, e incremento en los valores de abundancia, en el eje y.

Los grupos reconocidos a través del ACP (Tabla 9) permitieron definir con claridad las diferencias de las muestras en la localidad en las tres épocas con respecto a los resultados del experimento en el tiempo. Las diferencias se interpretaron a partir de la composición faunística, con base a los parámetros ambientales.

TABLA 9. GRUPOS FAUNÍSTICOS RECONOCIDOS EN EL ANÁLISIS DE ORDENACIÓN EN EL EXPERIMENTO DE COLONIZACIÓN Y SELECTIVIDAD POR SUSTRATO.

GRUPO I	GRUPO II	GRUPO III	GRUPO IV
Ma-0	Ja-0	Na-0	Mc-7
Ma-7	Ja-7	Na-7	Jc-7
Nc-120	Mc-120	Jc-120	Nc-7

Grupo I. Este grupo estuvo conformado por las muestras de la época de estiaje asociadas al colector de noviembre en el experimento a largo plazo (120 días), caracterizado por su semejanza en el análisis de clasificación al grupo II. Este grupo presentó 7 especies comunes de anélidos poliquetos, moluscos gasterópodos, anfípodos, penéidos, carideos y anomuros. En los colectores se observó un incremento en la abundancia de poliquetos y gasterópodos. El anfípodo *Elasmopus pacillimanus* junto con al anomuro *Eagurus bonariensis* fueron las especies que caracterizaron esta época por su presencia en los colectores.

Grupo II. Este grupo estuvo conformado por las muestras de la época de precipitación asociadas a los colectores colocados en marzo en el experimento a largo plazo (120 días). Se caracterizó por su abundancia elevada, condiciones euhalinas y cálidas, mayor producción autótrofica atribuida a las epífitas. Los valores de abundancia fueron semejantes entre colectores y muestras. Las especies *Grandidierella bonnieroides*, *Petrolinthes armatus*, *Paqurus bonariensis* y *Elasmometes octavian* caracterizaron los colectores de este grupo.

Grupo III. Este grupo estuvo conformado por las muestras de la época de tormentas de invierno asociadas a los colectores colocados en julio del experimento a largo plazo (120 días), se caracterizaron por riqueza específica y abundancia bajas en los colectores. Así mismo se relacionaron a un descenso de la temperatura, salinidad y de la producción de autótrofos. Caracterizó a estos colectores la presencia particular de *Elasmopus pacillimanus*.

Grupo IV. Este grupo estuvo conformado por la agrupación de colectores del experimento a corto plazo procedentes de las tres épocas. En él se distinguió una similitud entre los colectores de la época de estiaje y precipitación. En los colectores de estas épocas se observó una alta riqueza específica y abundancia semejante a las muestras de la localidad. Las especies ausentes en el colector de la época de estiaje fueron *Palaeomonetes cacteri*, *Petrolisthes armatus*, *Gammarus mucronatus* y *Elasmopus porcellimanus*, las cuales se consideraron comunes a los colectores de las otras épocas. Un factor determinante en la composición faunística del experimento fue el tiempo de colonización. A través de los colectores correspondientes al experimento a corto plazo, reunidos en el grupo IV, se pudieron reconocer las especies que colonizan tardíamente colectores y por consiguiente los fondos de pastos marinos. Los colectores del mes de noviembre mostraron una reducción notable en los valores de abundancia y riqueza específica.

El tiempo de exposición se consideró un factor importante en el número de especies que colonizaron los colectores. Siete días fue un período corto en comparación al experimento realizado a largo plazo (120 días). En el primero no se alcanzaron densidades semejantes a las de la localidad. El efecto de exposición de las estructuras se reflejó, así mismo, en los valores de abundancia los cuales se redujeron considerablemente.

En el eje x se observó una asociación fuerte entre los períodos en los cuales se recuperaron los colectores en la época de alta producción y la producción de las epifitas. Durante las épocas de estiaje y precipitación la producción fue elevada. Durante la época de tormentas de invierno está bajo notablemente. La producción primaria atribuida a epifitas es uno de los factores principales, junto con la salinidad y temperatura, que permitieron diferenciar por medio del ACP a las agrupaciones observadas en el análisis de clasificación.

ESTIMACION DEL CONTENIDO ENERGETICO.

Estructura Poblacional. La proporción hembras-machos en las especies *Ianthyopsis* sp. 1, *Cymadusa compta*, *Grandidierella bonnieroides*, *Palaeomonetes octavius*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Ihor dohikini* varió de 1:0.9 a 1: 3.1, observándose en la mayoría de las especies una distribución equitativa estacional y nocturnal (Tablas 10 a 13). La especie *Enneopus duorarum* se estudió en estadios inmaduros, de postlarva y juvenil, en intervalos de talla de 10 a 25mm, y por esta razón no fueron sexados.

El número de hembras con respecto al número de machos, y particularmente de hembras ovigeras, predominó en las

colectas con valores del 76% de la composición poblacional (Tabla 10). Se observaron variaciones estacionales de la proporción hembra:macho en las 3 especies, sin embargo las diferencias estacionales y nictemerales no fueron significativas (t-Student, $p < 0.05$).

La proporción de hembras-machos en la especie Iapthromysis sp. 1 fue constante en el ciclo anual (1:2). Se observó una diferencia notable al comparar colectas nictemerales, en las cuales el número de hembras fue mayor en el año durante las colectas nocturnas ($R = 1:2$) con respecto al período de iluminación ($R = 1:1.5$). En la composición de hembras maduras el número de hembras ovíferas (64-76%) fue elevado a lo largo del ciclo anual (Tabla 10), con los valores seis veces el valor de hembras no ovíferas. El número de juveniles fue bajo, de 2 a 12%, los valores más altos se observaron en la época de estiaje.

TABLA 10. PARAMETROS POBACIONALES DE Iapthromysis sp. 1 EN LAS TRES EPOCAS DE NUESTROS EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS

MES	COLECTA	$d' : \mu$	TALLA	Juveniles		Machos		Hembras	
			\bar{x} (mm)	%	%	%	%	Ovíferas %	
MARZO	Diurna	1:1.4	5.2	7	15	14	7	64	73
	Nocturna	1:2.0	5.1	11	12	4	7	64	73
JULIO	Diurna	1:1.3	6.2	10	15	5	7	70	76
	Nocturna	1:1.7	6.4	2	13	9	7	70	76
NOVIEMBRE	Diurna	1:1.8	5.1	0	28	10	7	64	64
	Nocturna	1:2.2	5.4	6	20	10	7	64	64

La proporción de sexos en la especie Cymadusa compta fue constante en el año. La diferencia fue significativa ($p > 0.05$) al comparar colectas del período de oscuridad e iluminación, con valores 2 veces mayores en magnitud durante la noche ($R = 1:2.7$) con respecto al período de iluminación ($R = 1:2$). La proporción hembras ovíferas con respecto al de hembras no ovíferas fue semejante en las tres épocas (Tabla 11) con un intervalo de 20 al 35%. Un número mayor de hembras ovíferas se observó durante el período de secas. La proporción de juveniles, machos y hembras no mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) en el año. Durante el período de precipitación se observó un incremento en juveniles.

TABLA 11. PARAMETROS PBLACIONALES DE Cyadusa coanta EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.

MES	COLECTA	$\sigma : \rho$	TALLA	Juveniles	Machos	Hembras	Hembras
			(mm)	%	%	%	Ovigeras %
MARZO	Diurna	1:1.0	6.1	16	25	24	35
	Nocturna	1:2.2	6.2	22	28	30	20
JULIO	Diurna	1:1.3	6.0	30	25	25	20
	Nocturna	1:3.1	6.3	28	30	20	22
NOVIEMBRE	Diurna	1:1.2	5.9	10	30	33	27
	Nocturna	1:2.8	6.9	12	34	33	21

La proporción de sexos en la especie Grandidierella bonnieroides fue constante en el año. En las colectas nocturnas de las épocas de precipitación y tormentas de invierno se apreciaron diferencias significativas de hembras:machos. La magnitud de la razón fue de dos veces la primera con respecto a la segunda. El número de hembras ovigeras excedió en seis veces al de no ovigeras, sin variaciones notorias a lo largo de las tres épocas. El número de juveniles fue reducido con valores del 3 al 8% de la composición total (Tabla 12).

TABLA 12. PARAMETROS PBLACIONALES DE Grandidierella bonnieroides EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.

MES	COLECTA	$\sigma : \rho$	TALLA	Juveniles	Machos	Hembras	Hembras
			(mm)	%	%	%	Ovigeras %
MARZO	Diurna	1:1.3	7.0	5	29	7	61
	Nocturna	1:1.6	7.4	7	17	11	65
JULIO	Diurna	1:1.2	6.6	6	12	9	73
	Nocturna	1:2.2	7.1	8	12	8	72
NOVIEMBRE	Diurna	1:1.7	6.9	4	29	9	58
	Nocturna	1:0.9	7.7	5	22	10	63

La proporción de hembras:machos en la especie Elaeomnetes octayiae mantuvo valores constantes de 1:2.3, sin diferencias significativas ($p < 0.05$) en colectas nocturnales. El número de hembras ovigeras excedió en cinco a seis veces el de no ovigeras (Tabla 13) con intervalos del 55 al 48% y del 8 al 12%. En la época de estiaje el número de juveniles disminuyó, y se apreció un incremento de éstos en los periodos de precipitación y de tormentas de invierno. Este incremento mostró una correlación alta ($r = 0.7$) con respecto al incremento de epifitas en la localidad. La

proporción de machos fue constante en la composición poblacional en las tres épocas.

La proporción de hembras:machos en la especie *Hippolyte pleuracanthus* no varió considerablemente de una distribución equitativa (1:1) a excepción de la época de precipitación (1:2.1) en la cual se duplicó el número de hembras. No se apreciaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la proporción de hembras:machos en las capturas nocturnas. La razón de hembras ovíferas con respecto a hembras maduras no ovíferas fue 6 veces mayor en magnitud (Tabla 14). La proporción de juveniles (4 a 15%) mostró una disminución en la época de precipitación y se incrementó en las épocas de tormentas de invierno y de estiaje.

TABLA 13. PARAMETROS POBLACIONALES DE *Palaemonetes octavias* EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.

MES	COLECTA	$\sigma : \rho$	TALLA \bar{x} (mm)	Juveniles	Machos	Hembras	Hembras Ovíferas
				%	%	%	%
MARZO	Diurna	1:2.6	12.2	2	20	10	68
	Nocturna	1:2.2	14.7	0	20	12	68
JULIO	Diurna	1:1.8	11.2	5	23	12	60
	Nocturna	1:2.2	12.2	8	17	10	65
NOVIEMBRE	Diurna	1:2.3	12.8	5	30	10	55
	Nocturna	1:1.9	13.7	4	28	8	60

TABLA 14. PARAMETROS POBLACIONALES DE *Hippolyte pleuracanthus* EN LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.

MES	COLECTA	$\sigma : \rho$	TALLA \bar{x} (mm)	Juveniles	Machos	Hembras	Hembras Ovíferas
				%	%	%	%
MARZO	Diurnas	1:1.0	8.3	15	42	6	37
	Nocturnas	1:1.4	9.4	12	38	11	39
JULIO	Diurnas	1:2.1	7.4	4	26	14	56
	Nocturnas	1:1.9	8.1	8	22	12	61
NOVIEMBRE	Diurnas	1:1.1	9.2	12	44	17	27
	Nocturnas	1:1.0	10.0	14	46	12	28

La proporción de sexos en la especie *Thor dobkinsi* fue constante a lo largo del ciclo anual, con un número mayor de hembras con respecto al de machos. Su intervalo fue de 1:1.5 a 1:2.2. La diferencia no fue significativa ($p < 0.05$) en las

colectas nictemerales. El número de hembras ovíferas fue mayor de noche que durante el día y en estas, el número de hembras ovíferas excedió de 2 a 4.5 veces en magnitud al número de hembras no ovíferas (Tabla 15). El número de juveniles fue reducido (1-14%), con valores mayores en la época de precipitación (7 a 9%) y de tormentas de invierno (2-14%).

TABLA 15. PARAMETROS POBLACIONALES DE *Ichor dobkini* DE LAS TRES EPOCAS DE MUESTRO EN COLECTAS DIURNAS Y NOCTURNAS.

MES	COLECTA	♂ : ♀	TALLA	Juveniles	Machos	Hembras	Hembras
			\bar{x} (mm)	%	%	%	Ovíferas %
MARZO	Diurna	1:2.0	8.4		19	15	55
	Nocturna	1:1.7	10.0	2	24	16	58
JULIO	Diurna	1:1.5	8.5	7	16	10	65
	Nocturna	1:2.2	9.5	9	12	11	68
NOVIEMBRE	Diurna	1:1.6	9.7	14	26	20	40
	Nocturna	1:1.8	11.3	2	23	25	50

Composición de Tallas. La predominancia de hembras ovíferas y no ovíferas, con intervalo de talla 4 a 20.6mm (Figs. 23 y 24) 1 a 2 veces mayor a la de los machos (3.0 a 16.8mm) determinó el promedio de talla en las poblaciones de las especies *Leptromytila* sp. 1, *Cynadusa* compta, *Grandidarella bonnieroides*, *Falsamonetes octaviani*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Ichor dobkini*. En la época de precipitación la clase de talla dominante se redujo en estas especies debido a la disminución de 0.46 en la talla de las hembras ovíferas.

En las tres épocas los peracarídeos conformaron por su talla promedio un grupo característico de organismos de tamaño menor que traspasó el intervalo de tallas de los peneidos y carideos (Fig. 25).

La diferencia entre el intervalo de talla máximo y mínimo de los peracarídeos con respecto a los carideos *Hippolyte pleuracanthus* y *Ichor dobkini* fue menor en la época de precipitación. Solamente las especies *Falsamonetes octaviani* y *Ecnasus* mostraron una diferencia significativa ($p < 0.05$) al intervalo de talla de los peracarídeos. En las otras dos épocas esta diferencia no se registró y se indicó por la coincidencia observada entre grupos (Fig. 25). El traslapamiento con límites de confianza del 95% confirmó la coexistencia de las siete especies durante los tres épocas. Este recuadro abarcó un intervalo mayor en los períodos de estiaje (A) y de tormentas de invierno (C), con respecto a la época de precipitación.

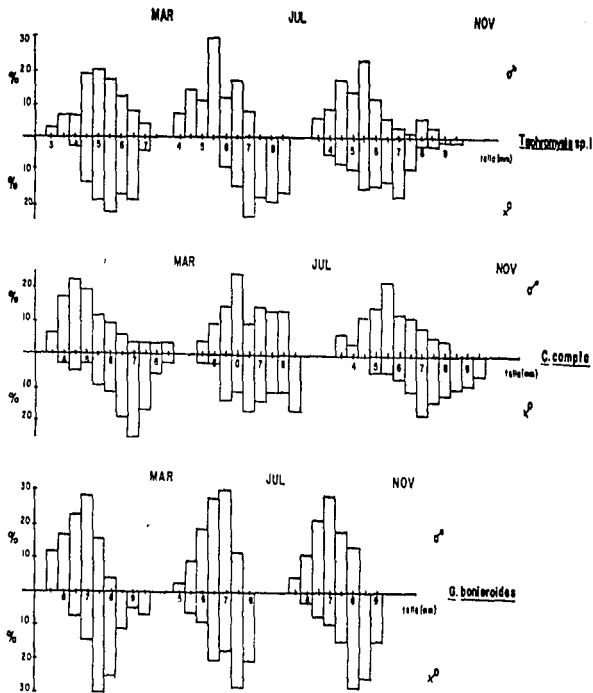


FIG. 23 DISTRIBUCION DE TALLAS EN LAS ESPECIES *Taphromysis* sp. 1; *Cymadusa compta* y *Grandidierella bonnieroides*.

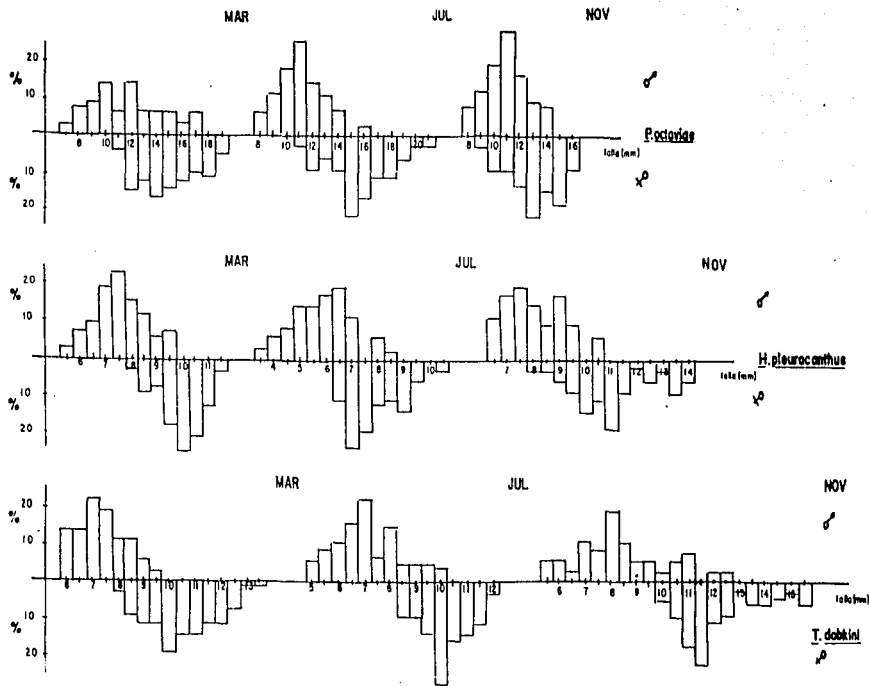


FIG. 24 DISTRIBUCION DE TALLAS EN LAS ESPECIES *Palaemonetes octaviag*, *Hippolyte pleuracanthus* Y *Thor dobkini*.

La relación entre postlarvas y juveniles de la especie *E. duorarum* fue de 1.27:8.09 dentro del intervalo de las clases analizadas en el ciclo anual (L.T. 9 a 25mm). En la época de estiaje las colectas diurnas con respecto a las nocturnas indicaron un número mayor de postlarvas con respecto a juveniles. En las épocas de precipitación y tormentas de invierno, la proporción de postlarvas fue mayor durante las colectas nocturnas. La proporción mayor de postlarvas fué 4 a 5 veces mayor en la época de precipitación con respecto a las épocas de estiaje y tormentas de invierno (Tabla 16).

La composición de tallas en la especie *E. duorarum* fue uniforme a lo largo del ciclo anual con tallas menores en los períodos de secas y parte del verano. La talla de reclutamiento (L.T. <10mm) se encontró presente en las tres épocas (Fig. 26). El promedio de tallas fue proporcional al número de postlarvas presentes en las capturas, con respecto a los juveniles (Tabla 16) y fue de 9.6 a 12.1mm. El número mayor de especímenes se ubicaron en las tallas mayores.

Se observaron organismos mayores particularmente en verano e invierno, sin embargo en este estudio se excluyeron aquellos individuos mayores a los 25mm con el objeto de realizar un análisis comparativo de un intervalo de talla mejor representado a través del arte de captura. Los resultados aquí registrados consideraron como talla máxima que delimitó el intervalo superior de *Penaeus duorarum* a la talla máxima registrada en los otros componentes epibióticos, correspondiendo a la de la especie *Palaeomonetes octaviar* (Fig. 25).

TABLA 16. PARAMETROS POBLACIONALES DE *Penaeus duorarum* EN LAS TRES ÉPOCAS DE MUESTREO.

MES	COLECTA	TALLA \bar{x} (mm)	POSTLARVAS JUVENILES	
			%	%
MARZO	Diurna	10.4+-4.8	62	39
	Nocturna	10.6+-5.4	59	41
JULIO	Diurna	9.6+-2.4	86	14
	Nocturna	11.3+-3.6	89	11
NOVIEMBRE	Diurna	11.8+-5.7	56	44
	Nocturna	12.1+-5.5	60	40

Biomasa. El intervalo de peso registrado en las especies *Iaphromysis* sp. 1, *Cymedusa compta*, *Grandidiereella bonnieroides*, *Penaeus duorarum*, *Kalanmonetes octaviar*, *Hippolyte pleurancanthus* y *Thor dohmini* expresado como peso húmedo, durante las épocas de estiaje y de tormentas de invierno fue de 3.0 a 20.7 mg. 1.4 a 2.3 veces los valores registrados en la época de precipitación. En ésta el

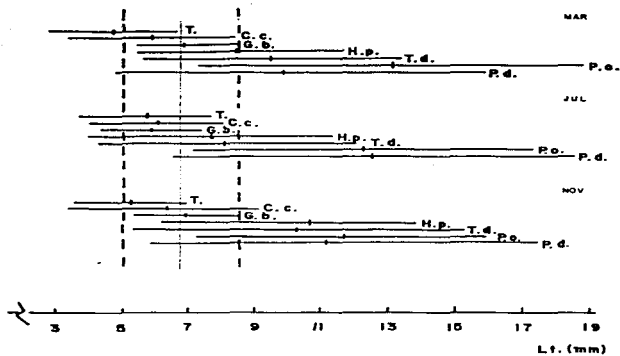


FIG. 25 INTERVALO DE TALLAS EN LAS ESPECIES *Iapbroevis* sp. 1, *Cynadusa campis*, *Grandidiarella bonnieroides*, *Penaeus duorarum*, *Palaeomonetes octaviae*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Iner debili*, EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO.

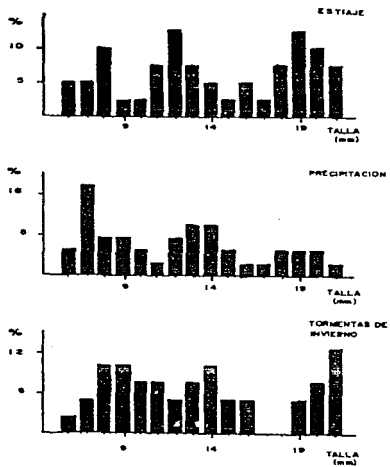


FIG. 26 DISTRIBUCION DE TALLAS EN *ZIZOCARPUS DURACULUS*.

intervalo fue de 2.7 a 20.7 mg de peso húmedo y de 0.2 a 8.6 mg de peso seco por individuo. Las diferencias de la producción expresada como promedio del incremento estimado de las colectas a lo largo del ciclo nictemeral y entre épocas no fue significativa a nivel específico ($p < 0.05$).

Por época, el intervalo de biomasa expresada en peso seco, fue de 0.03 a 0.05 g/m^2 , con una producción máxima de 0.35 g/m^2 año. En carideos el intervalo de biomasa en peso seco fue de 0.02 a 0.11 g/m^2 y una producción máxima de 0.4 g/m^2 año y voltinismo de 4.

En *Penaeus duorarum* el intervalo de biomasa por épocas fue de 0.003 a 0.014 g/m^2 y la producción estimada en las clases de 7 a <25mm fue de 0.03 g/m^2 año. El valor de producción representó una subestimación de la biomasa real aportada por esta especie en el área de estudio debido a la selección de tallas en este estudio. Este valor representó <5% de la producción y se esperaba por consiguiente tener en esta especie una producción de 0.6 g/m^2 año.

Los resultados de la estimación de biomasa expresada como peso húmedo (gr o mg), peso seco (gr o mg) y contenido energético (kcal/g de peso seco sin concha) consideraron valores de densidad máxima (Tabla 17) en cada especie en las tres épocas. La producción se expresó como promedio del incremento estimado de las colectas a lo largo del ciclo nictemeral en el ciclo anual (Tabla 18).

TABLA 17. DENSIDAD EN LAS COLECTAS DE LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO.

ESPECIE	MESES		
	MAR 1./m ²	JUL 1./m ²	NOV 1./m ²
<u>Iaphrocnysis</u> sp. 1	1.6	67.4	49.0
<u>Cynadusa</u> <u>compta</u>	17.8	37.1	14.9
<u>Grandislerella</u> <u>bonnieroides</u>	1.7	5.8	2.1
<u>Penaeus</u> <u>duorarum</u>	1.8	11.7	7.0
<u>Palaeomonetes</u> <u>octaviae</u>	0.3	0.8	3.2
<u>Hippolyte</u> <u>pleuracanthus</u>	31.0	4.2	40.0
<u>Thor</u> <u>dobkini</u>	1.3	1.8	2.1

TABLA 18. BIOMASA EXPRESADA COMO PESO HUMEDO Y PESO SECO EN μg
PARA LAS COLECTAS DE LAS TRES EPOCAS DE MUESTREO EN LA
LOCALIDAD DE EL CAYO.

ESPECIES	MESES					
	MARZO		JULIO		NOVIEMBRE	
	Peso Humedo	Peso Seco	Peso Humedo	Peso Seco	Peso Humedo	Peso Seco
<u>Taphromysis sp. 1</u>	4.7	0.4	3.3	0.2	5.1	0.5
<u>Cymadusa compta</u>	7.6	1.3	3.9	1.0	8.9	1.8
<u>Grandidierella bonnieroides</u>	3.8	0.6	2.7	0.3	4.8	0.7
<u>Penaeus duorarum</u>	11.3	1.5	9.5	1.2	15.0	1.4
<u>Palaeomonetes octaviae</u>	17.4	2.7	11.2	3.6	19.8	4.2
<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	16.1	1.5	14.5	1.4	16.7	2.1
<u>Thor dobkinsi</u>	18.6	8.6	11.3	5.3	20.7	7.6

Las regresiones de conversión entre longitud total:biomasa expresada como peso seco en hembras y machos de las especies Taphromysis sp. 1, Cymadusa compta, Grandidierella bonnieroides, Penaeus duorarum, Palaeomonetes octaviae, Hippolyte pleuracanthus y Thor dobkinsi en las tres épocas no fueron significativamente diferentes (COVA, $p < 0.05$). Así mismo no se apreciaron diferencias estacionales y el resultado fue una sola ecuación por especie en el ciclo anual (Tabla 19). El crecimiento y el aumento de peso no se consideraron proporcionales a un valor de 3 en el coeficiente b. Las especies Hippolyte pleuracanthus, Palaeomonetes octaviae y Penaeus duorarum indicaron un crecimiento mayor. El carideo Thor dobkinsi, en contraste, indicó a través de la regresión un aumento en peso, particularmente en organismos preadultos y adultos, con respecto al incremento en longitud.

TABLA 19. REGRESIONES DE LA LONGITUD TOTAL:BIOMASA EN LAS SIETE ESPECIES EN EL CICLO ANUAL 1984.

ESPECIE	$w = a + bL^3$	coef. corr.
<u>Taphromysis sp. 1</u>	$w = 7.0 E-6 L^3 + 0.000000$	r=0.95
<u>Cymadusa compta</u>	$w = 8.0 E-7 L^3 + 0.000000$	r=0.93
<u>Grandidierella bonnieroides</u>	$w = 3.4 E-6 L^3 + 0.000000$	r=0.89
<u>Penaeus duorarum</u>	$w = 6.0 E-7 L^3 + 0.000000$	r=0.96
<u>Palaeomonetes octaviae</u>	$w = 4.5 E-6 L^3 + 0.000000$	r=0.91
<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	$w = 5.7 E-6 L^3 + 0.000000$	r=0.94
<u>Thor dobkinsi</u>	$w = 3.6 E-8 L^3 + 0.000000$	r=0.93

Contenido Energético. El contenido energético individual así como la producción energética indicó una diferencia registrada en los valores a nivel inter- e intraespecífico y de tipo estacional (Tabla 20). La producción fluctuó en función a la densidad (Tabla 17). El intervalo de los valores de contenido calórico expresados en mg kcal/mg fue de 2900 y 5800. En estos se pudo apreciar una variación estacional la cual no fue significativa ($p < 0.05$), así como una variación interespecífica (Tabla 20).

El intervalo de contenido calórico en peracaridos fue de 2900 a 5200 mg kcal/mg. Los valores más bajos correspondieron a la especie *Taphromysis* sp. 1, los más elevados al anfípodo *Grandidierella bonnieroides*. Los valores calóricos correspondientes a los carideos fueron de 4100 a 5700 mg kcal/mg. En las especies *Palaeomonetes octaviani* y *Thor goblini* se observó una disminución de su contenido calórico durante el período de precipitación. En estas especies el incremento se asoció a un número mayor de hembras ovígeras durante la temporada de precipitación las cuales poseen lípidos en los huevecillos en desarrollo (Tablas 13 y 14). La diferencia observada en el contenido calórico de los diferentes taxa al parecer están asociados a la talla de cada una de estas, así como a la probable cantidad de reservas lipídicas que las hembras de las diferentes especies acumulan.

Las hembras de cada especie mostraron valores calóricos significativamente más altos con respecto a machos de la misma talla. Esta diferencia en contenido calórico se atribuyó a una mayor razón de contenido lipídico en las hembras, el cual podría ser empleado en la producción de huevecillos o en la presencia de embriones en los marsupios o pleuras abdominales. La comparación de los valores interespecíficos de organismos estuvo en función de la talla y la tasa de crecimiento. En organismos de la misma talla se apreció un contenido energético menor en los adultos comparado a estadios en crecimiento como se pudo observar en *Taphromysis* sp. 1 y *Penaeus duorarum*. La interpretación que podría dársele estaría en función de que estadios en crecimiento requieren de energía para crecimiento y su metabolismo se mantiene en un constante gasto energético.

Otra diferencia notoria en el contenido energético se apreció entre especies herbívoras (*Taphromysis* sp. 1, *Cymadusa compta* y *Grandidierella bonnieroides*), y especies carnívoras y omnívoras (*Penaeus duorarum*, *Palaeomonetes octaviani*, *Thor goblini* e *Hippolyte ricurva*). Las primeras mostraron valores reducidos en el contenido calórico, asociados directamente su talla. Sin embargo, por los valores de su abundancia, los resultados de contenido calórico en la comunidad representados por estas especies consideraron el 35% de la energía atribuida a los componentes faunísticos dominantes en la comunidad de macroinvertebrados epibénticos.

TABLA 20. CONTENIDO ENERGETICO Y PRODUCCION DE SIETE ESPECIES DOMINANTES DURANTE LAS EPOCAS DE ESTIO, PRECIPITACION Y TORMENTAS DE INVIERNO. LOS VALORES CORRESPONDEN AL INTERVALO DE TALLA DOMINANTE.

EPOCA	ESPECIE	PARAMETRO	<u>Taphrosvs sp. 1</u>	<u>C. copla</u>	<u>bonitrolas</u>	<u>P. duorum</u>	<u>P. octaviae</u>	<u>H. pleurcantius</u>	<u>L. dohni</u>	
ESTIO		Long. total	5.7	8.7	5.0	11.0	11.3	12.4	12.0	mm
		Cont. Calor.	3500	3900	5200	5400	5230	4100	5370	mcal/mg
		Prod. P.S.	7.1	135.3	6.5	13.1	24.3	7.4	497.5	gr/m ²
		Prod. Energ.	5.6	69.4	8.8	9.7	1.6	127.1	7.0	mcal/m ²
PRECIPITACION		Long. total	4.4	6.3	4.7	9.4	9.6	12.0	10.5	mm
		Cont. Calor.	2900	3300	4600	5500	5400	4900	5300	mcal/mg
		Prod. P.S.	222.4	144.7	15.7	64.4	20.3	13.0	60.9	gr/m ²
		Prod. Energ.	195.5	122.4	26.7	64.4	4.3	83.4	9.5	mcal/m ²
TORMENTAS DE INVIERNO		Long. total	5.3	9.0	6.2	10.2	10.5	13.7	11.5	mm
		Cont. Calor.	3600	4000	5000	5800	5700	4300	5700	mcal/mg
		Prod. P.S.	146.9	132.9	10.1	35.0	51.9	73.0	729.8	gr/m ²
		Prod. Energ.	176.4	59.6	10.5	40.6	18.9	184.0	12.0	mcal/m ²

ALIMENTACION EN LOS COMPONENTES COMUNITARIOS: ASPECTOS MORFOLOGICOS Y HABITOS ALIMENTICIOS.

Morfología funcional de las estructuras que intervienen en la alimentación. Los resultados obtenidos del análisis detallado de la morfología de los apéndices y estructuras que intervienen en la detección, manipulación y procesamiento del alimento se caracterizaron a partir de la forma, presencia de estructuras accesorias y funcionalidad. La descripción se realizó en las especies *Taphromysis* sp. 1, *Cymadusa compta*, *Grandidierella bonnieroides*, *Pennaeus duorarum*, *Palaeomonetes octaviana*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Thor dobkinsi*. Los apéndices y estructuras se agruparon por su funcionalidad y se describieron en las siete especies:

1. Estructuras que intervienen en la detección y selección del alimento.

Se apreciaron diferencias morfológicas y del tipo y densidad de cerdas en las siete especies. Las principales diferencias se apreciaron entre misidáceos, anfípodos y decápodos con respecto a la complejidad de toracópodos, gnatópodos y pereópodos. Esta es mayor en los grupos taxonómicos más evolucionados como lo muestran los toracópodos simples en misidáceos, gnatópodos subquelados en anfípodos y pereópodos quelados en crustáceos decápodos. El contraste morfológico que existe entre estas siete especies que se alimentan de la misma fuente nutritiva indicó procesos diferentes en la manipulación con respecto al tamaño de la presa. La presencia de cerdas simples en posición proximal y distal es común en las siete especies. Estas se agrupan en haces y su principal función es al parecer de naturaliza sensorial.

Los grupos taxonómicos más evolucionados, como los carideos y peneidos, presentaron diversificación de la morfología de las cerdas, siendo éstas aserradas, pectinadas y plumosas. La posición de este tipo de cerdas, en los extremos distales indicaron una mayor capacidad de selección del alimento. La complejidad en forma, la agrupación y posición de las cerdas indicaron respectivamente su función en la detección del alimento. Las características morfológicas de estas estructuras se resumieron como:

Toracópodos 2 a 4 (misidáceos), filiformes, con cerdas subdactilares abundantes y espinulación dactilar.
 Gnatópodos 1 y 2 (anfípodos), subquelados, con cerdas simples y cortas, denticulos y espinas localizadas en los márgenes internos del propodio.
 Pereópodos 1 a 3 (peneidos y carideos), con quelas reducidas, recubiertas con cerdas simples localizadas distal y/o proximalmente en mechones, con denticulos, crestas o espinulas y sierras en el margen interno y ápice de las quelas.

2. Estructuras que intervienen en la manipulación y procesamiento del alimento previa su ingestión: las

diferencias se establecieron a nivel de la presencia de estructuras como cerdas y espinas, la posición y densidad de las cerdas en los apéndices bucales (maxilípedos, maxilas y mandíbulas).

Las especies estudiadas, a excepción de *Grandidierella bonnieroides*, mostraron una tendencia a la reducción en el tamaño y diversificación de los tipos de cerdas. Se observó así mismo una ordenación de los denticulos y espinas en los apéndices bucales. Las cerdas se observaron en formas simples, plumosas y pectinadas. Estas se localizaron en los márgenes interiores y ápices de maxilípedos y maxilas y palpos mandibulares. Las mandíbulas presentaron palpos alargados, trisegmentados, redondeados en el ápice y con cerdas marginales elongadas. Los procesos incisivos estuvieron compuestos de varias cúspides y se consideraron simples en peneidos. En misidáceos y anfípodos los incisivos tuvieron hojas accesorias y numerosos dientes (4-8). Los molares se caracterizaron como fuertemente triturativos, masivos, con crestas y valles bien delineados, y presencia de osículos en el margen proximal interno en las 7 especies. En *Grandidierella bonnieroides* el patrón de la distribución y tamaño de las cerdas indicó la presencia de una criba que al parecer asiste a la selección y filtración de partículas alimenticias previa la ingestión.

3. Estructuras de retención y trituración del alimento en el interior del organismo.

Bajo esta categoría se consideraron las estructuras en el interior de la cámara gástrica. Como característica común de las siete especies se observó el recubrimiento interno de la cámara anterior (misidáceos, peneidos y carideos) y cámara gástrica (anfípodos) con espinas dirigidas posteriormente, las cuales tienen la función de macerar el alimento en la cámara gástrica. La densidad y talla de las espinas fue variable en cada especie (1-3 μ). Los anfípodos mostraron un número de espinas de tamaño mayor. En misidáceos, peneidos y carideos fue común la presencia de osículos quitinizados que formaron un molino gástrico en diferentes grados y fases de desarrollo.

Espectro trófico. Los contenidos alimenticios analizados aunado a observaciones en laboratorio en períodos de luz y de oscuridad reflejaron un patrón de alimentación continuo de las especies estudiadas. La razón de estómagos llenos contra vacíos, así como la composición del contenido estomacal no fue significativo (FC 0.5, ANDEVA) entre muestras obtenidas en el ciclo nictemeral. Las muestras colectadas durante el período de oscuridad con mayor abundancia de las especies permitieron obtener un número de organismos adecuado para elaborar el análisis de contenidos gástricos en las 7 especies.

Los resultados obtenidos de las observaciones de 1065 estómagos en las especies *Taphromyia* sp. 1, *Cymadusa*

compta. Grandidierella bonnieroides, Elasmodus pocillimanus, postlarvas y juveniles de Penaeus duorarum, Palaeomonetes octavias, Hippolyte pleuracanthus, Ihor bobkini y Eagurus bonnieroides permitieron reconocer 14 categorías alimenticias (Tabla 22). De estas categorías, 10 correspondieron a restos de crustáceos los cuales fueron reconocidos a nivel específico. La materia orgánica de origen vegetal fue una categoría y las epifitas que a la vez incluyeron 21 especies reconocidas (Tabla 21) se agruparon como diatomeas y algas filamentosas. Los componentes epifíticos identificados correspondieron a familias representadas en su mayor parte en el microfitorobentos y a algunos del fitoplancton.

Las diatomeas penadas fueron las más diversificadas con cuatro especies reconocidas. La composición florística estuvo compuesta en un 90% por 14 especies de epifitas (Tabla 21) las cuales fueron categorías alimenticias dominantes en Taphronsis sp. 1, Cymadusa compta, Grandidierella bonnieroides, Elasmodus pocillimanus, postlarvas de Penaeus duorarum y juveniles de Hippolyte pleuracanthus.

El espectro trófico de los peracáridos estuvo restringido a los grupos de diatomeas, algas filamentosas y detrito vegetal. Los resultados indicaron que no existe una selectividad en la ingestión de epifitas por peracáridos, carideos y peneidos inmaduros. Las especies dominantes en los contenidos alimenticios de los peracáridos fueron Bacillaria paradoxa y dos especies de diatomeas incluidas en vainas.

TABLA 21. ALGAS EPIFITAS IDENTIFICADAS EN EL CONTENIDO ALIMENTICIO DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS HABITANTES DE PASTOS MARINOS.

GENERO O GRUPO	OCURRENCIA	NO. SPP.
<u>Bacillaria paradoxa</u>	20%	1
Diatomeas en vaina	40%	2
<u>Oscillatoria</u>	11%	1
Diatomeas penadas	7%	4
<u>Nitzschia</u> (Gpo. seriata)	5%	2
<u>Pleurosvgma</u>	5%	1
Diatomeas centales	4%	3
<u>Gomphonema</u>	3%	1
<u>Lisocleba</u>	2%	1
<u>Nitzschia</u>	2%	3
<u>Thalassiotrix</u>	1%	1
<u>Gyrosygma</u>	1%	1

El espectro alimenticio fue mas amplio en peneidos, carideos y peracáridos cuyos contenidos alimenticios incluyeron componentes del metobentos de especies con un intervalo de talla de 3 a 40 μ en los cuales se reconocieron nemátodos,

anélidos, copépodos harpaticoides, foraminíferos, ostrácodos y algunas especies de anfípodos (Tabla 22). Estos, por su incidencia en los contenidos alimenticios se consideraron categorías de importancia en la dieta de los macroinvertebrados epibénticos.

Se reconocieron así mismo en un 10% de su composición restos de integrantes de la macrofauna entre los cuales se identificaron los misidáceos *Siridilla chirochta* sp., *Myxidopsis bahia* y *Taphromysis* sp. 1. Los anfípodos *Cymadusa compta*, *Elasmopus pacillimanus* y *Gammarus mucronatus*, postlarvas de *Penaeus duorarum*, los carideos *Hippolyte pleuracanthus* y *Alpheus armillatus*, y pagúridos no identificados.

Se observaron diferencias significativas ($P > 0.5$, t-Student) en el contenido alimenticio a nivel inter- e intra específico en las tres épocas del año. Estas observaciones indicaron que las especies de macroinvertebrados epibénticos habitantes de *Thalassia testudinum* tienen amplia disponibilidad de alimento a lo largo del año por lo cual, la dieta de éstos, se mantiene casi constante. Es probablemente la cantidad que exista de este alimento, la que en cierto momento aunado a la distribución poblacional, limite a una especie a alimentarse selectivamente en un perfil vertical en las frondas de *Thalassia testudinum*.

Las especies *Taphromysis* sp. 1, *Cymadusa compta*, *Grandidierella bonnieroides*, *Elasmopus pacillimanus*, postlarvas y juveniles de *Penaeus duorarum*, *Palaeomonetes octaviae*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor gobkini* y *Paucus bonairensis*, subdivididas en 23 grupos por sus tallas, se reconocieron como 12 unidades tróficas ontogenéticas y se agruparon a un nivel de similitud de 0.65 en herbívoros y omnívoros por su espectro trófico (Fig.27). Los resultados del Análisis de Componentes Principales elaborado a partir del reconocimiento de contenidos alimenticios en las especies *Taphromysis* sp. 1, *C. compta*, *G. bonnieroides*, *E. pacillimanus*, postlarvas y juveniles de *P. duorarum*, *E. octaviae*, *H. pleuracanthus*, *T. gobkini* y *P. bonairensis*, permitió reconocer categorías alimenticias y establecer la ordenación trófica de estas especies en la comunidad (Fig.28) a través de tres grupos denominados herbívoros, carnívoros y omnívoros. Los componentes faunísticos de cada categoría fueron:

Herbívoros: *Taphromysis* sp. 1, *Cymadusa compta*, *Grandidierella bonnieroides*, *Elasmopus pacillimanus*, postlarvas de *Penaeus duorarum* y juveniles de *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor gobkini* y *Palaeomonetes octaviae*.

Omnívoros: *Paucus bonairensis*.

Carnívoros: juveniles de *Penaeus duorarum*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor gobkini* y *Palaeomonetes octaviae*.

TABLA 22. COMPOSICION Y PROPORCION (%) DEL CONTENIDO ALIMENTICIO DE NUEVE COMPONENTES FAUNISTICOS HABITANTES DE PASTOS MARINOS.

ESPECIE	TALLA (mm)	algas filamentosas	diatomeas	detrito	foraminíferos	ostrácodos	conópodos harpatóctidos	neanfodos	poliquetos	misidáceos	amfipodos	carideos	postlarvas	espículas
<u>Taphromysis</u> sp. 1	< 5	50	30	20										
	> 5	50	30	20										
<u>C. compta</u>	< 5	40	30	30										
	> 5	40	20	30			10							
<u>G. bonnieroides</u>	< 5	30	40	30										
	5-10	30	30	40										
	> 10	30	30	40										
<u>E. pocillimanus</u>	< 5	30	30	40										
	5-10	30	30	40										
<u>P. duorarum</u>	< 10	30	10	30	10		20							
	10-15	30	10	20		10	20	10						
	15-20	20		20	5	15	15	5	10	6	2	1	1	
	> 20	10		20		15	20	10	10	10	4	1		
<u>P. octaviae</u>	< 10	20		44		15	20							1
	10-15			30	5	3	20	15	12	7	4	2	1	1
	15-20			30	5	2	25	19	8	5	2	2	2	1
<u>H. pleuracanthus</u>	< 10	40	10	45	5									
	10-15	30		30	5	3	20	12						
	> 15	25		36	4	2	20	13						
<u>T. dobkini</u>	< 10	30	10	40			20							
	10-15	20		35	5	1	20	5	8	3	2			1
<u>P. bonairensis</u>	< 10	25		40	15		20							
	10-15	40		10	5	10	20				5	5	2	1

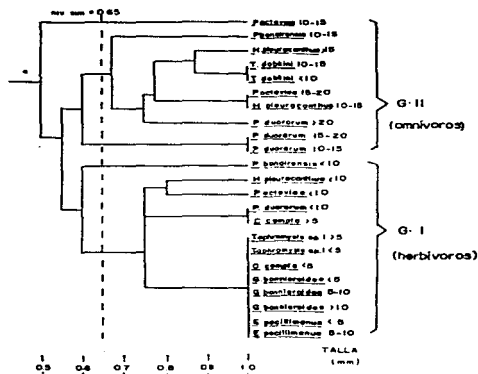


FIG. 27 DENDROGRAMA DE RECONOCIMIENTO DE LOS GRUPOS TRÓFICOS POR TALLA DE LAS ESPECIES *Iapronysia* sp. 1, *Cyrtodus* *compta*, *Grandierella* *bonnieroides*, *Peneus* *duorarum*, *Palaeomonetes* *costatus*, *Hippolyte* *rieviananthus* Y *Uca* *dobini* Y ESPECTRO TRÓFICO.

especies de anfípodos como herbívoras (Figs. 27 a 29) con valores mayores o iguales al 60% atribuidos a las categorías alimenticias de diatomeas y algas filamentosas. El porcentaje restante de la composición correspondió a detrito de origen vegetal. En la dieta de individuos mayores a 5mm de la especie La compta se encontraron copépodos harpaticoides en un 10%. En esta especie no se distinguieron unidades tróficas ontogenéticas (Fig.28) atribuidas a diferencias en la composición del espectro trófico en diferentes tallas.

La dieta de Ponaeus duorarum en organismos con un intervalo de talla de 9 a 22mm consistió en un 30 a 70% de detrito de origen vegetal. Los individuos en un intervalo de talla de 9 a 15 mm fueron herbívoros con 60 a 70% de alimento de origen vegetal en sus dietas. El complemento alimenticio de esta especie en el intervalo de talla de 9 a 15mm fue meiofauna (foraminíferos y nemátodos) en un 30 a 40%.

El espectro trófico de Ponaeus duorarum se amplió en individuos de tallas mayores a 15mm. La ingestión de componentes de la meiofauna alcanzó valores de 40 a 45%. La proporción correspondiente a alimento de origen vegetal en la dieta se redujo de 70 a 30%. Así mismo se observó la inclusión de macrofauna en la dieta a un 25%. Esta fue en su mayor parte nemátodos de 2 a 5mm y restos de misidáceos y anfípodos. La diversificación del espectro trófico en individuos de diferentes tallas se reflejó en el reconocimiento de tres unidades tróficas ontogenéticas (Fig.30). Esta especie antes de salir de la Laguna incrementa cinco veces (Alvarez, 1984) la talla registrada en este estudio, lo cual implicaría que por su dieta en esta especie podrían reconocerse unidades tróficas adicionales. Esta especie se caracterizó como herbívora en individuos con talla menor a los 15mm, por la predominancia de elementos vegetales en sus contenidos gástricos y se apreció asimismo de una complementación proteínica importante de origen animal. Los individuos de talla mayor a los 15mm y menores a 22mm estiraron como omnívoros con un 60 a 70% de incidencia de las categorías correspondientes a componentes de la meio- y macrofauna.

Las dietas de los individuos menores de 10mm en los carideos de las especies Calamionetes octaviana, Hippolyte pleurancanthus y Iher. gobleri permitieron que su incidencia a alimentos de origen vegetal en un 5 a 75% agruparan a esta talla como unidades trófica ontogenética. La dieta de estos individuos pequeños consistió así mismo de copépodos harpaticoides, nemátodos y foraminíferos en un 20%. En individuos de las tres especies con un intervalo de talla de 10 a 15 mm se apreció una disminución en la ingestión de alimento de origen vegetal (30 a 60%) y una diversificación de su espectro trófico en la cual se incluyeron componentes de la meiofauna en un 31 a 43% y de macrofauna en un 14 a 26%.

Los ejes que permitieron interpretar los tres grupos reconocidos se eligieron por medio de los valores máximos, resultado del ACP. La suma de la variancia fue de 75% (Tabla 23).

TABLA 23. ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES DE LA INCIDENCIA DE CATEGORIAS ALIMENTICIAS.

Z VAR	AC. VAR.	RAICES LAT.	VECTORES LATENTES		
			1	2	3
47.948	47.948	6.713	-0.348	-0.313	-0.433
15.172	63.120	2.120	+0.338	+0.469	+0.360
11.903	75.023	1.663	+0.352	+0.467	+0.345

El eje x en sentido (+) correspondió a la incidencia de postlarvas de camarón y de anélidos en los contenidos gástricos. En sentido (-) este eje se interpretó como la incidencia de diatomeas en la dieta. El eje y, los valores en sentido (+) correspondieron a detrito de origen vegetal y foraminíferos y en sentido (-) se interpretaron como la incidencia de copepodos harpaticoides y nemátodos en los contenidos gástricos.

Los resultados obtenidos de la evaluación de la diversidad trófica (D) indicaron un incremento de valor directamente proporcional al incremento de tallas de las especies estudiadas y del ordenamiento trófico. El intervalo de los valores de diversidad trófica fue de 1.49 a 3.14 y estuvo en función a la complejidad alimenticia de cada unidad trófica ontogenética. La proporción en que cada categoría alimenticia estuvo presente influyó en menor grado en la variación de la diversidad trófica.

Los peracáridos tuvieron un espectro trófico restringido de categorías alimenticias (3-4) con valores de diversidad entre 1.49 a 1.85. Las variaciones de la diversidad trófica estuvieron relacionados a las diferentes proporciones de incidencia de las categorías alimenticias en cada especie. Predominaron las algas filamentosas, diatomeas y el detrito de origen vegetal.

TABLA 24. DIVERSIDAD TRÓFICA (D) EN LOS COMPONENTES FAUNÍSTICOS DOMINANTES, RESULTADO DEL ANÁLISIS DE LOS CONTENIDOS GÁSTRICOS.

ESPECIE	TALLA (mm)	DIVERSIDAD TRÓFICA (D)	CATEGORÍAS ALIMENTICIAS
<u><i>Lathrognysis</i> sp. 1</u>	<5	1.49	3
	>5	1.49	3
<u><i>Cymadusa compta</i></u>	<5	1.57	3
	>5	1.85	4
<u><i>Grandidierella bonnieroides</i></u>	<5	1.57	4
	5-10	1.57	3
	>10	1.57	3
<u><i>Elaeopus ocellianus</i></u>	<5	1.57	3
	5-10	1.57	3
<u><i>Penaeus duorarum</i></u>	<10	2.17	5
	10-15	2.45	6
	15-20	3.14	12
	>20	3.08	10
<u><i>Palaeomonetes octaviae</i></u>	<10	1.93	5
	10-15	2.83	11
	15-20	2.71	11
<u><i>Hippolyte pleuracanthus</i></u>	<10	1.60	4
	10-15	2.24	6
	>15	2.18	6
<u><i>Thor dobkini</i></u>	<10	1.85	4
	10-15	2.58	10
<u><i>Pagurus bonairensis</i></u>	<10	1.90	4
	10-15	2.48	9

La riqueza alimenticia y diversidad trófica se incrementaron por nivel trófico en peneidos y carideos y cubrieron respectivamente los intervalos de 4 a 12 categorías y 1.60 a 3.14 de diversidad trófica. En carideos esta fue de 1.60 a 1.93 y de 2.17 a 3.14 en peneidos. El espectro trófico fue menor en los estadios inmaduros de los carideos y postlarvas de peneidos y se incremento a mayor talla. Los valores de diversidad trófica estuvieron en función a la complejidad de la composición y proporción de cada categoría alimenticia en los contenidos gástricos.

La dieta de *Lathrognysis* sp. 1 consistió de diatomeas y algas filamentosas en un 80% y de detrito de origen vegetal en un 20%. La dieta fue constante en individuos de diferentes tallas. Esta especie se caracterizó como herbívora por la incidencia de categorías alimenticias de origen vegetal.

El análisis de contenidos gástricos se realizó en las especies *Cymadusa compta*, *Grandidierella bonnieroides* y *Elaeopus ocellianus* en individuos menores a 5mm y mayores de 10mm. La caracterización trófica ubicó a las tres

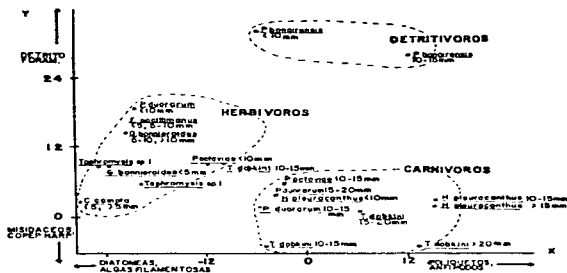


FIG. 28 GRÁFICO DE ORDENACIÓN DE LAS ESPECIES *Ipharomysis* sp. I, *Cymadusa compta*, *Scandiderella boeckleroides*, *Palaemonetes ostreatus*, *Hippolyte pleuracanthus* Y *Thor debilis*.

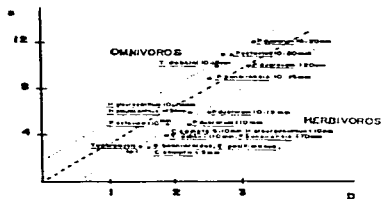


FIG. 29 CORRELACIÓN DE LA DIVERSIDAD TRÓFICA Y COMPLEJIDAD ALIMENTICIA EN LAS ESPECIES *Ipharomysis* sp. I, *Cymadusa compta*, *Scandiderella boeckleroides*, *Palaemonetes ostreatus*, *Hippolyte pleuracanthus* Y *Thor debilis*.

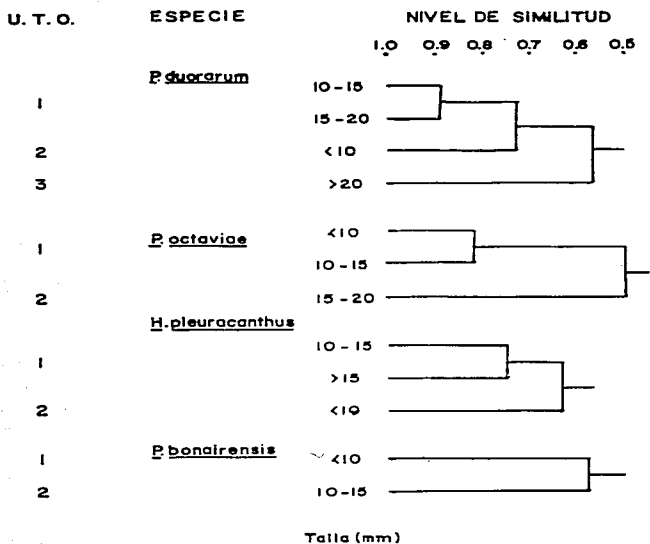


FIG. 30 RECONOCIMIENTO DE LAS UNIDADES TRÓFICAS ONTOGENÉTICAS EN Penaeus duorarum, Palaeomonetes octaviae, Hippolyte pleuracanthus y Paqurus bonairensis.

En individuos de tallas mayores a los 15mm la composición dietética fue de 30 a 56% de alimento de origen vegetal y 43 a 69% de componentes de la meio- y macrofauna. Estas tres especies de consideraron herbívoras en organismos de tallas <10mm y omnívoras en tallas >10mm. La dieta de la especie *E. octaviag* indicó una incidencia a crustáceos de la meiofauna y macrofauna (copépodos harpaticoides, misidáceos y anfípodos). En las tres especies se pudieron separar dos a tres unidades ontogenéticas.

Los resultados del análisis gástrico de *Esagurus bonairensis* mostraron una variación de la diversidad trófica en individuos de tallas diferentes. Esta se atribuyó a la ampliación del espectro trófico durante el crecimiento. En el contenido gástrico de los especímenes con tallas menores a 10mm se encontraron diatomeas, detrito de origen vegetal y componentes del meio bentos (nemátodos y foraminíferos). En los especímenes mayores a los 10mm se encontraron poliquetos, crustáceos, ostrácodos, foraminíferos y detrito.

La dieta de los individuos menores a 10mm fue de alimentos de origen vegetal en un 65%. Este valor se redujo a un 40% en individuos mayores a 10mm. Los componentes de la meio- y macrofauna contribuyeron en un 35% a la alimentación de los organismos mas pequeños, y en un 60% en los mayores con una diversificación del espectro trófico. En esta especie no se reconocieron unidades tróficas ontogenéticas. La especie se identificó por la incidencia de categorías alimenticias en su dieta como omnívora con una tendencia fuerte detritívora (Fig.29).

FLUJO DE ENERGÍA.

La composición isotópica de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en las muestras analizadas de *Ibalaxia testudinum*, detrito, epifitas y crustáceos no mostraron diferencias significativas estacionales (p < 0.05) y permitieron con valores promedio (Tabla 25) interpretar gráficamente el sentido del flujo de la energía en ambos isótopos (Figs.31 a 32). Los diagramas de flujo de energía expresaron valores de fragmentación (Δ) y confirmaron por su variabilidad que las categorías dominantes de los contenidos gástricos de cada especie contribuyen diferencialmente en la alimentación.

El flujo de la energía en los componentes faunísticos dominantes de la comunidad de macroinvertebrados epibentónicos indicó un patrón constante a lo largo del ciclo anual. Los valores isotópicos determinados en productores primarios (epifitas y *Ibalaxia testudinum*), especies herbívoras (opacaríidos y estadios inmaduros de penoides y carideos) y especies omnívoras (juveniles de penoides, adultos de carideos y anónimos) fueron similares a los registrados por otros autores en áreas costeras del Golfo de México (ver

discusión). Estos indicaron un enriquecimiento isotópico del C y N. El enriquecimiento fue de 0.4 a 1.84 ‰ en C y 0.2 a 2.4 ‰ en N.

TABLA 25. COMPOSICION ISOTOPICA. VALORES PROMEDIO DEL MATERIAL COLECTADO EN LOS TRES PERIODOS DE MUESTREO EN LA LOCALIDAD DE EL CAYO.

MATERIAL	$\delta^{13}C\text{‰}$	$\delta^{15}N\text{‰}$
<u>Thalassia testudinum</u>	-12.68	3.01±0.80
Epifitas	-13.27	3.29±0.81
Detrito	-13.30	4.09±0.63
<u>Cyaneausta conpta</u>	-12.28	2.58±0.14
<u>Peneaus duorarum</u> postlarva	-11.44	4.54±0.14
<u>Peneaus duorarum</u> juvenil	-11.90	4.60±0.43
<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	-11.45	4.05±0.76
<u>Palaeomonetes octaviae</u>	-11.79	4.97±0.53
Contenidos gastricos de postlarva de peneido	-11.80	4.07±0.73
Contenidos gastricos de juvenil de peneido	-12.15	3.52±0.45

El intervalo de fragmentación isotópica entre uno y otro nivel trófico fue de 0.51±0.76 a 1.45±0.43 C y -0.88±0.46 a 1.38±0.69 N (Tabla 26). Estos valores de fragmentación se consideraron menores a los registrados por otros autores en estudios tróficos. Esta diferencia de enriquecimiento trófico se podría explicar a partir del desconocimiento en la metabolización de los compuestos alimenticios.

Las epifitas v el pasto marino Thalassia testudinum se consideraron como los productores primarios. Los valores isotópicos de las epifitas mostraron variaciones estacionales que oscilaron en un intervalo de -2.48 a +4.10 ‰ en $\delta^{15}N$ (Tabla 25). Los valores más elevados estuvieron asociados a la colecta de invierno. La variación observada en los pastos marinos al parecer se atribuye a la obtención de nutrientes del período de tormentas de invierno. El valor de $\delta^{13}C$ fue de -13.27. Las muestras de pasto marino mostraron diferencias estacionales en el intervalo de +2.23 a +7.17 ‰ en $\delta^{15}N$ (Tabla 25). El valor más alto correspondió a la muestra tomada durante el período de invierno. Al igual que las epifitas, esta variación se podría atribuir a la obtención diferencial de los nutrientes en el área. El valor de $\delta^{13}C$ fue de -12.68. Los resultados obtenidos permitieron especular que la fijación de N_2 contribuye en ambas direcciones de la variación estacional de epifitas y pastos.

Ambos, el pasto y las epifitas, contribuyeron a la fuente de detrito. Las variaciones que los productores primarios mostraron en el ciclo anual se reflejaron en la composición del detrito (Tablas 25, 26; Figs. 31 y 32) y el valor de ^{13}C , de -13.30‰ , fue similar al registrado en epifitas de -13.27‰ . El intervalo de los registros de ^{15}N fue de $+3.46$ a $+4.72\text{‰}$ (Tabla 25).

Su origen, interpretado a partir de los valores de C y N isotópicos, se podría atribuir a una incorporación mayor en la formación de detrito y en menor proporción al aporte por el pasto. Se aprecia un empobrecimiento de -0.62 en ^{13}C (Tabla 26) de *Thalassia testudinum* hacia el detrito y de -0.3‰ en epifitas. Con respecto al ^{15}N el enriquecimiento fue de $+1.08\text{‰}$ de ^{15}N en pasto y de $+0.8$ en epifitas (Tabla 26).

TABLA 26. COMPOSICIÓN ISOTÓPICA DE LA DIETA. VALORES DE FRAGMENTACIÓN DEL $\Delta^{13}\text{C}$ Y $\Delta^{15}\text{N}$ EN LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS.

HUESTRA	DIETA	Δ^{13}	Δ^{15}
<u>Cyamadaea coepta</u>	<u>I. testudinum</u>	+0.40	-0.43
	Epifitas	+1.07	-0.71
	Detrito	+1.02	-1.51
	Valor Promedio	+0.84 ^a 0.31	-0.88 ^a 0.46
	<u>Penaeus duorarum</u> (postlarva)	<u>I. testudinum</u>	+1.24
Epifitas		+1.83	+1.25
Detrito		+1.89	+0.45
<u>C. coepta</u>		+0.84	+1.96
Valor Promedio		+1.45 ^a 0.43	+1.30 ^a 0.55
<u>Penaeus duorarum</u> (juvenil)	<u>I. testudinum</u>	+0.79	+1.60
	Epifitas	+1.37	+1.31
	Detrito	+1.40	+0.51
	<u>C. coepta</u>	+0.38	+2.02
	<u>E. duorarum</u> (p)	-0.46	-0.06
	<u>H. pleuracanthus</u>	-0.46	+0.55
Valor Promedio	+0.51 ^a 0.76	+1.00 ^a 0.69	
<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	<u>I. testudinum</u>	+1.23	+1.04
	Epifitas	+1.82	+0.76
	Detrito	+1.85	-0.04
	<u>C. coepta</u>	+0.83	+1.47
	Valor Promedio	+1.43 ^a 0.43	+0.81 ^a 0.55
<u>Palaeomonetes octavidae</u>	<u>I. testudinum</u>	+0.89	+1.97
	Epifitas	+1.48	+1.68
	Detrito	+1.51	+0.88
	<u>C. coepta</u>	+0.49	+2.39
	<u>E. duorarum</u> (p)	-0.35	+0.41
	<u>H. pleuracanthus</u>	-0.34	+0.92
Valor Promedio	+0.61 ^a 0.79	-1.38 ^a 0.69	

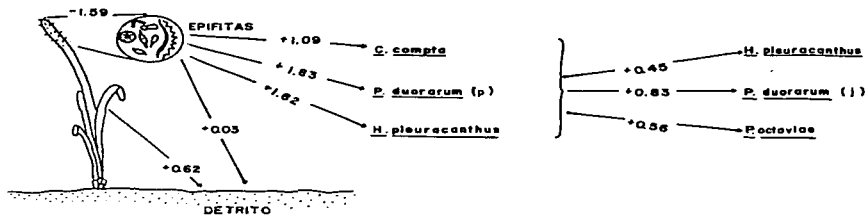


FIG. 31 FRAGMENTACION ISOTOPICA Y DIRECCION DEL FLUJO POR MEDIO DE $\delta^{13}C$.

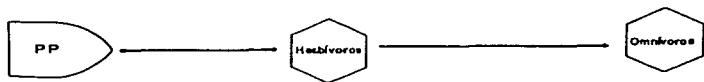
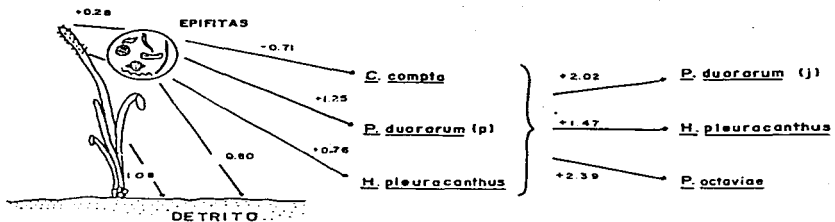


FIG. 32 FRAGMENTACION ISOTOPICA Y DIRECCION DE FLUJO POR MEDIO DE $\delta^{15}\text{N}$.

El detrito tiene su fuente de origen en el pasto, en su mayor parte, y las epifitas. El valor de delta fue similar al de las epifitas, sin embargo los procesos de descomposición del pasto intervienen en la reducción notable del valor delta con respecto al aporte principal, el pasto. La variación estacional reflejada en epifitas y detrito indicaron que el tiempo de residencia en el detrito es corto, probablemente atribuido al transporte por mareas. A la vez la variación estacional no fue significativa en epifitas y el detrito, ambos indicaron una incorporación similar de nutrientes a lo largo del año. El registro isotópico indicó la importancia que tiene la producción de epifitas e incorporación en el detrito. La gráfica de N vs. C isotópico a los productores primarios (epifitas y pasto) y detrito de origen vegetal en lo que se interpretó como el primer nivel trófico (Fig. 33).

La categoría de herbívoros consideró a las especies *Cymadusa compta*, *Penaeus duorarum* en su estadio inmaduro de postlarva e *Hippolyte pleuracanthus*. Los valores de $\delta^{13}C$ compta de ^{13}C fueron de $\delta = +0.4$ a $+1.09\text{‰}$ y de $\delta = -0.43$ a -1.51 en ^{15}N . En esta especie el isótopo de N indicó que la fuente alimenticia más probable que aportó el registro en la especie fueron las epifitas. En el caso del isótopo del C la fuente el registro fue similar a *L. testudinum* y se consideró de poca utilidad.

La fragmentación por estas especies hacia las fuentes alimenticias estuvo en un intervalo de $\delta = +0.40$ a $+1.89\text{‰}$ para ^{13}C y de $\delta = -1.51$ a $+1.53\text{‰}$ para ^{15}N . La similitud y por consiguiente probable fuente de origen del alimento correspondió a la categoría de las epifitas, con menor similitud al detrito y al pasto *Thalassia testudinum*.

En *P. duorarum* la fragmentación fue de $\delta = +1.24$ a $+1.89\text{‰}$ para ^{13}C y de $\delta = +0.43$ a $+1.53\text{‰}$ para ^{15}N . Esta fragmentación permitió reconocer las epifitas como fuente alimenticia predominante, epifitas en ambos isótopos. Como categorías alimenticias que tienen menor influencia se identificó el detrito de origen vegetal y la probable asimilación de proteína de origen animal a través de la ingestión de anfípodos y nemátodos, cuyo efecto se reflejó en los resultados del análisis isotópico.

La fragmentación de los isótopos de C y N en juveniles de la especie *H. pleuracanthus* confirmaron los hábitos herbívoros de esta especie y los resultados obtenidos la relacionaron hacia las fuentes alimenticias de origen vegetal con valores en un intervalo de $\delta = +1.23$ a $+1.85\text{‰}$ el C y de $\delta = -0.04$ a $+1.04\text{‰}$ el N. La fuente alimenticia con mayor probabilidad relacionada a través de los dos isótopos correspondió a las epifitas y al detrito de origen vegetal.

En las tres épocas de muestreo se observó una constancia en la fragmentación de los isótopos de C y N por las especies *Cymadusa compta*, *Penaeus duorarum* e *Hippolyte pleuracanthus*.

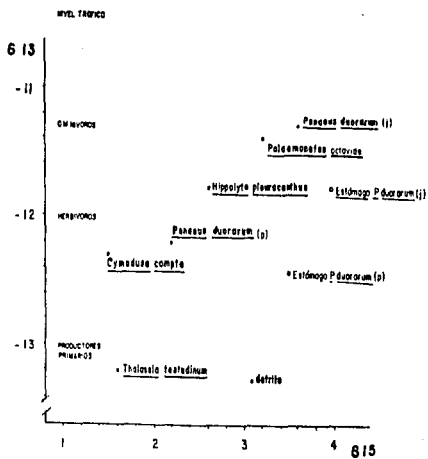


FIG. 33 RECONOCIMIENTO DE NIVELES TRÓFICOS A PARTIR DE LA RELACION ENTRE $\delta^{13}C$ Y $\delta^{15}N$.

La epifitas y el detrito de origen vegetal fueron las principales categorías alimenticias fraccionadas por estas tres especies. Como alimento accesorio se determinó la utilización de proteína de origen animal, nemátodos y anfípodos, como lo indicaron los resultados de contenidos gástricos y de fragmentación isotópica. La gráfica de C y N isotópicos caracterizó a las tres especies de crustáceos en un segundo nivel trófico por su enriquecimiento en ambos isótopos con respecto a los productores primarios (epifitas y pasto) y detrito de origen vegetal (Fig. 33).

Las fuentes principales de C y N en la comunidad de pasto, que son empleadas por la fauna en el crecimiento y producción de gónadas, son la celulosa, la quitina y los aminoácidos derivados de las proteínas del tejido animal respectivamente. En los productores primarios y detrito estos componentes se encuentran en las paredes celulares de pastos y algas y hongos respectivamente (Escobar, en preparación). El tejido de origen animal y la cutícula contienen compuestos nitrogenados que pueden ser aprovechados por los componentes faunísticos que los consumen. Los resultados aquí descritos nos indicaron una utilización diferencial de fracciones particulares de C y N.

Las especies *Panaeus duorarum* (en su estado juvenil), *Palaeomonetes octavianus* e *Hippolyte pleuracanthus* mostraron una fraccionación diferencial en sus contenidos alimenticios. La composición isotópica $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en estas especies mostraron un enriquecimiento con respecto a los resultados de productores primarios y herbívoros (Tabla 26). El intervalo de fragmentación por especie de sus probables fuentes alimenticias fue de $R = +0.83$ a $+1.26\%$ en ^{15}N y de $R = +0.45$ a 1.5% en ^{13}C .

La fragmentación en la especie *P. duorarum* fue de $+0.46$ a 1.40% en ^{13}C y de $+0.06$ a 2.02% en ^{15}N . La fuente alimenticia de esta especie interpretada a partir de la fragmentación isotópica correspondió al detrito de origen vegetal y proteína animal procedente al parecer en gran parte de anfípodos.

La fragmentación isotópica en las formas maduras de la especie *H. pleuracanthus* corroboró la ingestión y asimilación de proteína animal proveniente de anfípodos de la especie *G. acuminata* con $R = +1.47\%$ en ^{15}N . La fragmentación isotópica en C^{13} fue de $+1.85\%$ y corroboró la dominancia de epifitas en la dieta de esta especie.

La fragmentación isotópica en la especie *Palaeomonetes octavianus* fue de $R = +0.34$ a 1.5 en ^{13}C y de $R = 0.43$ a 2.59 en ^{15}N . Los resultados del análisis isotópico corroboraron la asimilación de compuestos nitrogenados por esta especie, procedentes de anfípodos y de carbohidratos obtenidos a través de detrito de origen vegetal. La elevada variación de los valores registrados expresó un intervalo amplio del espectro trófico en esta especie.

La gráfica de C y N isotópico caracterizó a las tres especies de crustáceos como componentes de un tercer nivel trófico por el enriquecimiento de los isótopos con respecto a productores primarios (epífitas y pasto), el detrito de origen vegetal y las especies herbívoras (Fig. 33).

El resultado de la determinación isotópica en los contenidos gástricos de *Penaeus duorarum* indicó valores de $\delta^{15}N = 0.4$ a 0.7‰ en N más ligeros y de 0.25 a 0.36‰ en C más pesados a los determinados en músculo. Esta diferencia se interpretó como el resultado de fragmentación de las categorías alimenticias del espectro trófico una vez asimiladas y metabolizadas por el camarón. La interpretación de los resultados indicó la existencia de una fragmentación diferencial para cada categoría alimenticia en los compuestos derivados del carbono y nitrógeno acordes a los requerimientos de cada estadio.

Lo anterior permitió asumir que en una misma especie, como en este caso postlarvas y juveniles de *E. duorarum*, se requeriría tener conocimiento del mecanismo mediante el cual cada categoría alimenticia es metabolizada. Un aspecto significativo de los resultados isotópicos obtenidos fue la diferencia de aproximadamente 3‰ en la fragmentación de los isótopos a diferentes niveles tróficos no apreciable en este análisis.

El flujo de energía en los componentes tróficos analizados se resumió en la comunidad de macroinvertebrados epibentónicos habitantes de los pastos marinos como (Fig. 33):

1. La incorporación constante de epífitas y del pasto *Thalassia testudinum* en la formación de detrito.
2. La dieta de los herbívoros (*Gammarus* spp., *Penaeus duorarum* en su estadio inmaduro de postlarvas y juveniles de *Hippolyte pleuracanthus*) proveniente de epífitas, detrito de origen vegetal y proteína animal proveniente de anfípodos y nemátodos.
3. La dieta de *Penaeus duorarum* (en su estadio juvenil), *Palaeomonetes octavian* e *Hippolyte pleuracanthus*, integrantes del compartimento de omnívoros, se corroboró a través de los isótopos de C y N en estar constituida de proteína animal aportada del consumo de anfípodos, postlarvas, carideos inmaduros y nemátodos; y un complemento dietético de carbohidratos obtenidos de la ingestión de detrito de origen vegetal y epífitas.

RESPIROMETRÍA COMO PARÁMETRO METABÓLICO.

En el área de estudio la concentración promedio de oxígeno registrada ha sido de 6.12 a 5.1 ml/l O₂ en superficie y 4.72 a 4.1 ml/l O₂ en el fondo (Bottino, 1978; Mendes, *com. pers.*).

La concentración de O_2 en ml/l en las botellas testigo de los cuatro tratamientos (combinación de iluminación y sustrato) fue de 5.82ml/l O_2 en un período de observación de 8 horas en el experimento de respirometría, como parámetro metabólico. Este valor se consideró el nivel base de captación de oxígeno (MO_2) a partir del cual se determinó la tasa respiratoria en cada especie.

Las variaciones interespecíficas en el consumo de O_2 en las especies estudiadas, *Cymadusa compta*, *Panaeus duorarum*, *Palaeomonetes octavialis*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor dobkinsi* y *Pagurus bonairensis* en el período experimental de 8 horas fueron significativas ($P < 0.05$) en el tiempo, pero en valores promedio de cada experimento (Tabla 27) la diferencia fue poco significativa ($P > 0.05$). El consumo por especie en los cuatro tratamientos, mostró dos patrones de DO los cuales estuvieron asociados a la talla de las especies estudiadas, así como a los patrones de actividad bajo condiciones de oscuridad e iluminación (Figs. 34 y 35).

TABLA 27. CONSUMO PROMEDIO DE O_2 EN ml/l/h EN 8 HORAS DE EXPERIMENTO EN SEIS ESPECIES DOMINANTES.

ESPECIE	TRATAMIENTO			
	LUZ		OSCURIDAD	
	SUSTRATO (N=12)	S/SUSTRATO (N=12)	SUSTRATO (N=12)	S/SUSTRATO (N=12)
<i>Cymadusa compta</i>	0.21±0.15	0.21±0.14	0.25±0.17	0.35±0.24
<i>Panaeus duorarum</i>	0.48±0.38	0.48±0.24	0.48±0.28	0.48±0.24
<i>Palaeomonetes octavialis</i>	0.49±0.33	0.38±0.21	0.45±0.29	0.47±0.23
<i>Hippolyte pleuracanthus</i>	0.44±0.22	0.39±0.25	0.35±0.20	0.27±0.14
<i>Thor dobkinsi</i>	0.37±0.28	0.41±0.23	0.45±0.34	0.39±0.33
<i>Pagurus bonairensis</i>	0.21±0.15	0.21±0.14	0.25±0.17	0.35±0.24

El intervalo promedio de la demanda biológica de O_2 por las 6 especies fue de 0.21 a 0.49 ml/l/h. Este correspondió al 8% del nivel base de captación. La tasa respiratoria mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) a nivel interespecífico acordes a la talla y peso de los organismos (Tablas 28 y 29) las cuales se relacionaron a la vez a efectos del sustrato y luz-oscuridad. Los valores promedio determinados en el consumo de O_2 en organismos de talla promedio menor a 10mm (*Cymadusa compta*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Pagurus bonairensis*) estuvieron en un intervalo de 0.21±0.14 a 0.40±0.26ml/l/h, en organismos de talla mayor a 10mm (*Panaeus duorarum*, *Palaeomonetes octavialis* y *Thor dobkinsi*) el intervalo fue de 0.37±0.28 a 0.48±0.28 ml/l/h.

El consumo de O_2 se incrementó en función a la talla y el peso de los organismos indistinto al tipo de tratamiento.

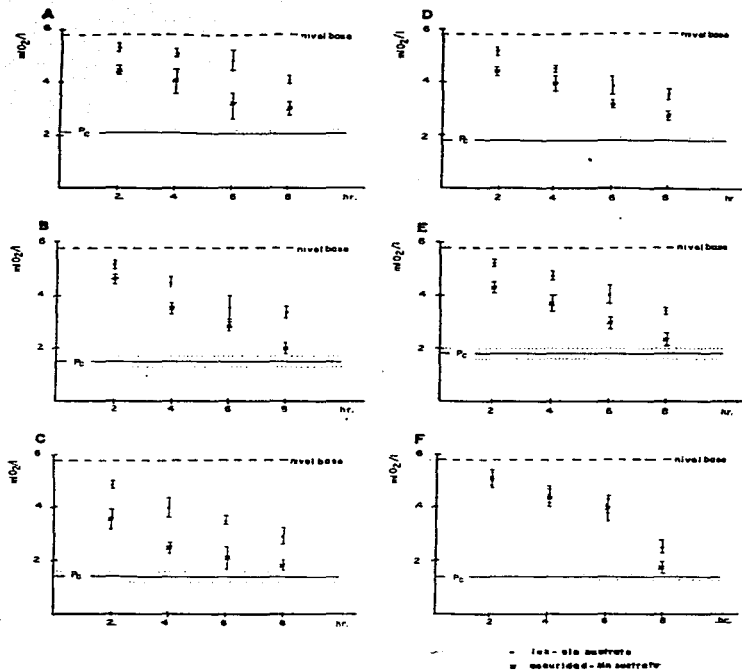


FIG. 34. CONSUMO DE OXIGENO EN EL PERIODO EXPERIMENTAL BAJO CONDICIONES DE LUZ Y OSCURIDAD EN AUSENCIA DE SUSTRATO EN A. *Cyaadusa cnepta*, B. *Penaeus duorarum*, C. *Palaemonetes octavian*, D. *Hippolyte pleuracanthus*, E. *Thor dohikini* Y F. *Pagurus bonariensis*.

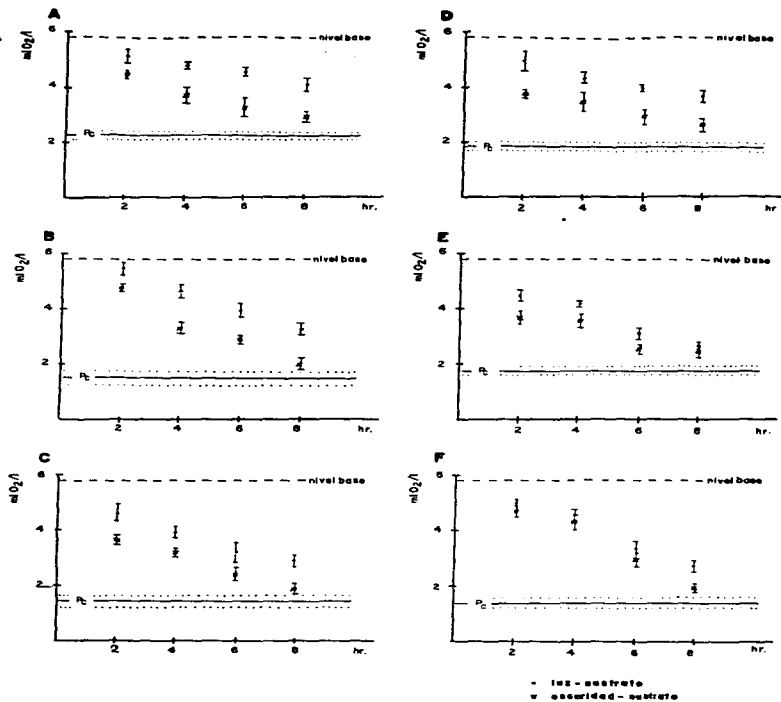


FIG. 35 CONSUMO DE OXIGENO EN EL PERIODO EXPERIMENTAL BAJO CONDICIONES DE LUZ Y OSCURIDAD EN PRESENCIA DE SUSTRATO EN A. *Cyadusa coepta*, B. *Pezomachus duorarus*, C. *Palaeomonetes octavias*, D. *Hippolyte pleuracanthus*, E. *Ichor dohikini* Y F. *Pagurus bonariensis*.

Los valores más bajos en la relación talla-peso-consumo de O_2 se observaron en el tratamiento de organismos bajo condiciones de oscuridad en presencia de sustrato con $r=0.72$. En éstas se pudo apreciar que los organismos más pequeños del experimento, representados por *C. compta* (6-9 mm) fueron 2 veces más pequeños que el grupo de organismos de mayor talla (*C. octaviae* y *E. duorarum*), en los cuales se reflejó claramente el efecto de esta proporción.

TABLA 28. TALLA Y PESO PROMEDIO DE LAS SEIS ESPECIES EMPLEADAS EN EL EXPERIMENTO DE RESPIROMETRIA.

ESPECIE	TALLA \bar{x} (mm)	PESO HUMEDO (mg)
<i>Cymadusa compta</i>	6.6	8.3
<i>Penaeus duorarum</i>	16.3	18.6
<i>Palaeomonetes octaviae</i>	14.2	19.8
<i>Hippolyte pleuracanthus</i>	9.5	15.6
<i>Thor gobhini</i>	10.6	19.2
<i>Parurus bopairensis</i>	9.7	11.6

TABLA 29. EFECTO DE LA TALLA Y EL PESO EN LAS SEIS ESPECIES SOBRE LA TASA RESPIRATORIA EN LOS CUATRO TRATAMIENTOS MEDIANTE EL COEFICIENTE DE CORRELACION DE PEARSON.

TRATAMIENTO	CORRELACION A:	
	TALLA	PESO
LUZ S/SUSTRATO	0.85	0.88
LUZ SUSTRATO	0.81	0.89
OSCURIDAD S/SUSTRATO	0.87	0.94
OSCURIDAD SUSTRATO	0.72	0.55

El intervalo de la tasa respiratoria en el anfípodo *Cymadusa compta* fue de R 0.21 a 0.35 ml/l/h. Los valores más bajos se registraron en los tratamientos bajo condiciones de iluminación (0.21±0.15 ml/l/h) y se incrementó bajo condiciones de oscuridad (0.25±0.17 ml/l/h). En presencia de sustrato se registraron los valores máximos (0.35±0.24 ml/l/h). La diferencia fue significativa $P(F)>0.05$ en la combinación oscuridad con sustrato comparativamente a los dos tratamientos bajo condiciones de iluminación (Figs. 34 y 35). Estos resultados indicaron que el gasto energético mayor se realiza bajo condiciones naturales en oscuridad. La curva de consumo de O_2 indicó en el primer período de dos horas una tasa respiratoria mayor (0.48±0.34 ml/l/h) y se abatió progresivamente a (0.14±0.09) hacia el segundo, y tercero y cuarto periodos.

La tasa respiratoria en especímenes juveniles de la especie Pomaxius duorarum osciló en un intervalo de \bar{x} 0.43 a 0.48 ml/1/h. En los cuatro tratamientos los valores fueron entre sí semejantes (0.43 \pm 0.24 a 0.48 \pm 0.28 ml/1/h). El registro del consumo inicial de O_2 fue menor en los tratamientos con sustrato (0.26 \pm 0.11 a 0.38 \pm 0.09 ml/1/h) y a lo largo del experimento indicó un incremento posterior de 50% con respecto al valor inicial (Figs. 34 y 35). El análisis de factores indicó diferencias significativas entre tratamientos a lo largo del tiempo. Las pendientes de la tasa de consumo mostraron un incremento gradual en el tiempo (Figs. 34 y 35). La actividad en esta especie, expresada por la diferencia en el consumo de O_2 , fue mayor (0.51 \pm 0.18 ml/1/h) en el periodo de oscuridad indistinta a la presencia o ausencia de sustrato. Bajo condiciones de iluminación, la actividad fue elevada (0.48 \pm 0.28 ml/1/h) en ausencia de sustrato y se redujo en presencia de sustrato (0.43 \pm 0.24 ml/1/h).

El intervalo de la tasa respiratoria en la especie Palaeomonetes octavian fue de 0.38 a 0.49 ml/1/h de O_2 similar a los valores determinados en las especies Ithor gobkini y P. duorarum. El experimento mostró diferencias significativas ($F > 0.05$) entre tratamientos con y sin sustrato bajo condiciones de iluminación. El sustrato fue un parámetro importante relacionado a la actividad de las especies. En los periodos de oscuridad e iluminación en ausencia de sustrato fue equivalente, con valores de 0.49 \pm 0.33 ml/1/h. El gasto energético máximo, estimado a partir del consumo de O_2 , fue bajo en esta especie en los tratamientos sin sustrato. La tasa de consumo en los cuatro tratamientos fue mayor (0.43 \pm 0.30 a 0.77 \pm 0.10 ml/1/h) en las primeras dos horas del experimento con una reducción subsiguiente (0.15 \pm 0.11 a 0.42 ml/1/h) como lo mostraron las curvas de consumo (Figs. 34 y 35).

El intervalo de consumo de O_2 en Hippolyte pleuracanthus fue de \bar{x} 0.27 a 0.44 ml/1/h de O_2 , y se consideró menor al intervalo observado en las otras dos especies de carideos. La diferencia fue significativa ($F > 0.05$) entre los tratamientos de luz y oscuridad y la interacción con el sustrato (Figs. 34 y 35). El consumo de O_2 en las fases de luz y oscuridad en ausencia de sustrato fue elevado (0.35 a 0.39 ml/1/h). Este resultado se atribuyó a la actividad que realizan los organismos en búsqueda de alimento y/o reproducción por fotoperíodos. En el caso del tratamiento con luz y sin sustrato el resultado se explicó por la necesidad de encontrar refugio. La tasa respiratoria inicial en los tratamientos bajo condiciones e iluminación fue elevada (hasta 0.71 \pm 0.19 ml/1/h) y se redujo en el transcurso del experimento (0.26 \pm 0.11 ml/1/h). En los tratamientos bajo condiciones de oscuridad la tasa respiratoria inicial fue de 0.39 \pm 0.11 a 0.47 \pm 0.06 ml/1/h y decreció posteriormente a 0.13 a 0.26 ml/1/h en presencia y ausencia de sustrato respectivamente (Figs. 34 y 35).

El intervalo de los resultados en la tasa respiratoria de *Thor gobbius*, fue de 0.90 a 0.93 ml/1/h. Las diferencias entre tratamientos no fueron estadísticamente significativas $P(F < 0.05)$. Los valores más elevados se determinaron durante el período inicial del experimento en los cuatro tratamientos. El consumo de O_2 tuvo dos máximos a lo largo del período experimental. El primer máximo se llevó a cabo al inicio, y se atribuyó a excitación de los especímenes por manipulación. El segundo máximo, de menor magnitud ocurrió a la mitad del período (Figs. 34 y 35). La tasa respiratoria fue elevada (0.37 ± 0.29 ml/1/h) en presencia de luz y carencia de sustrato. Esta se interpretó en función a la actividad desarrollada por el organismo. La presencia de sustrato en condiciones de iluminación indicó la posibilidad de reducir la actividad por enterramiento en el sustrato y reduciendo así el gasto energético por consumo de O_2 a 0.33 ± 0.21 ml/1/h (Fig. 35). El consumo fue elevado (0.39 ± 0.33 a 0.45 ± 0.34 ml/1/h) en los tratamientos de oscuridad y permitió interpretarlos con actividad nocturna relacionada a la alimentación y reproducción. La presencia de sustrato se correlacionó a una reducción en el consumo de energía a través del proceso de respiración.

El intervalo en la tasa respiratoria en *Eagurus bonariensis* fue de 0.17 a 0.81 ml/1/h. Se observaron diferencias significativas entre tratamientos $P(F < 0.05)$ con un consumo de O_2 mayor (0.35 ± 0.24 ml/1/h) en el tratamiento de oscuridad con sustrato (Figs. 34 y 35). Este resultado se podría atribuir a una relación directa entre las horas de actividad de la especie con el incremento de la tasa respiratoria. Los valores más elevados se determinaron en la segunda mitad del período experimental. En los cuatro tratamientos con valores de 0.51 a 0.81 ml/1/h. El consumo inicial de O_2 fue bajo, 0.22 a 0.43 ml/1/h. Las diferencias entre tratamientos no fueron significativas (Figs. 34 y 35).

Tasa de Consumo y Niveles Letales. Los niveles letales calculados en las especies *Cymadusa compta*, *Penacus durarum*, *Palaeomonas setivus*, *Hippolyte* *flavescans* y *Thor gobbius* y *Eagurus bonariensis* se estimaron en un intervalo de 24.1 al 37.8 % a partir del nivel base MO_2 : 5.82 ml/l y fueron equivalentes a 1.4 a 2.2 ml/l O_2 . La variación del intervalo de los valores letales está en función del peso de cada especie.

El consumo total de O_2 expresado en % a lo largo del período experimental en las seis especies con respecto al nivel base de O_2 indicó que ninguna especie estuvo a lo largo del experimento bajo condiciones de tensión por concentración baja de O_2 (Figs. 34 y 35). El intervalo del consumo total (promedio) de O_2 en los componentes de la macrofauna epibéntica fue de 28.9 a 36.9% en el tratamiento luz sin sustrato, de 30 a 38.1% en oscuridad sin sustrato, de 29.2 a 36.2% en el tratamiento luz con sustrato, de 36 a 58.5% en oscuridad con sustrato (Tabla 29). En condiciones de oscuridad y presencia de sustrato se apreció en las especies

una actividad elevada reflejada en el consumo de O_2 (0.27 ± 0.14 a 0.43 ± 0.24 ml/l/h) sin embargo el consumo total en el experimento no expuso a los individuos a condiciones de anoxia (Fig. 35).

TABLA 30. CONSUMO TOTAL DE O_2 EN 8 HORAS EN LAS SEIS ESPECIES DOMINANTES A PARTIR DEL NIVEL BASE. VALORES EXPRESADOS EN PORCIENTO.

ESPECIE	PESO HUMEDO \bar{x} mg	TRATAMIENTO			
		SUSTRATO S/LUZ	LUZ	S/SUSTRATO S/LUZ	LUZ
<u>Cymadusa compta</u>	1.8	41.1	29.2	30.1	28.9
<u>Penaeus duorarum</u>	3.4	58.5	56.2	58.2	56.9
<u>Palaeomonetes octaviae</u>	3.6	58.1	52.4	58.0	49.1
<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	2.1	36.4	52.1	42.1	56.4
<u>Thor dobkinsi</u>	5.2	53.9	56.2	58.2	51.0
<u>Paqurus bonariensis</u>	2.1	52.4	53.9	51.9	56.7

DIAGRAMA DE LA ESTRUCTURA TROFICA EN LA COMUNIDAD.

El diagrama de estructura trófica de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos en el ambiente de pasto marino *Thalassia testudinum* consideró la existencia de cuatro compartimentos (herbívoros, omnívoros a y b, y detritívoros) correspondientes a tres niveles tróficos y en los cuales se agruparon las unidades tróficas ontogenéticas de las 9 especies dominantes, *Laphromysis* sp. 1, *Cymadusa compta*, *Elasmopus pectillimanus*, *Grandidicerella bonnieroides*, *Penaeus duorarum*, *Palaeomonetes octaviae*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor dobkinsi* y *Paqurus bonariensis* (Fig. 36). La ubicación de estas especies en los cuatro compartimentos (Tabla 31) se estableció a partir del reconocimiento del espectro trófico, la huella de los isótopos estables de C y N de cada especie y un modelo de simulación de flujo, ajustado a las observaciones realizadas.

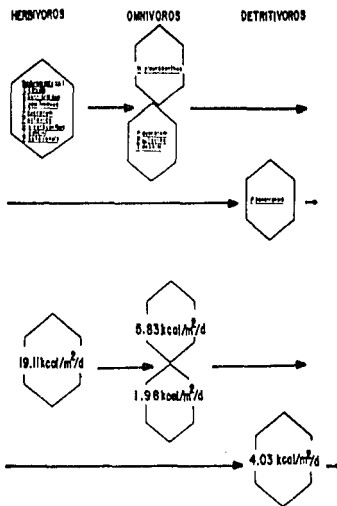


FIG. 36 DIAGRAMA DE FLUJO Y RECONOCIMIENTO DE LOS COMPONENTES FAUNISTICOS EN LOS COMPARTIMIENTOS DE LA ESTRUCTURA TROPICA DE LA COMUNIDAD DE MA CROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS.

TABLA 31. COMPARTIEMENTOS DE LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE LOS COMPONENTES FAUNÍSTICOS DOMINANTES EN LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPÍBENTOS DEL AMBIENTE DE PASTO, Thalassia testudinum, EN LAGUNA DE TERMINOS.

HERBIVOROS	OMNIVOROS PREDOM. HERBIVOROS	PREDOM. CARNIVOROS	DETRITIVOROS
<u>Taphrocytis</u> sp.1	<u>H. pleuracanthus</u>	<u>P. duorarum</u>	<u>E. bonairensis</u>
<u>C. coepta</u>		<u>P. octaviae</u>	
<u>G. bonnieroides</u>		<u>I. dobkini</u>	
<u>E. guillimanus</u>			
<u>P. duorarum</u>			
<u>P. octaviae</u>			
<u>H. pleuracanthus</u>			
<u>I. dobkini</u>			
<u>E. bonairensis</u>			

El nivel de consumidores primarios estuvo compuesto por un compartimiento de herbívoros el cual agrupó a las nueve especies. Las cuatro correspondientes a los paracáridos estuvieron representadas por el 100% de la población. Las otras cinco especies, peneído, carideos y anomuro, se agruparon en este compartimiento como unidades tróficas ontogénicas correspondientes a postlarvas y juveniles en una proporción poblacional de 4 a 69.7414.8%. El material de origen vegetal en la composición del espectro trófico en las nueve especies estuvo en una proporción de 64 a 100%. La diferencia se atribuyó al complemento dietético de proteína animal (2 al 35%) representado por componentes de la micro- y meiofauna (foraminíferos, copépodos harpaticoides y nemátodos) de peneídos, carideos y anomuros.

La proporción herbívora de E. duorarum varió a lo largo del ciclo anual. Se apreció en las épocas de precipitación y tormentas de invierno un incremento de herbívoros en esta especie el cual se redujo en la época de estiaje. La ingestión de epífitas y detrito de origen vegetal alcanzó valores del 70% de la composición del espectro trófico en esta especie, y se registró un complemento importante de origen animal proporcionado en un 30% por nemátodos y foraminíferos.

La especie H. pleuracanthus, representada en un 15.6% de la población total (juveniles), mostró una preferencia mayor (93%) en ingestión de epífitas y detrito de origen vegetal. La proporción de la población correspondiente a juveniles (83 y 67.4 respectivamente) en las especies P. octaviae y I. dobkini, tuvo en el espectro trófico epífitas y detrito de origen vegetal en un intervalo de 64 a 80%. El complemento de origen animal aportado por nemátodos, foraminíferos y copépodos harpaticoides fue del 36 y 20% respectivamente.

Como omnívoros se reconocieron 4 especies (Tabla 31): *E. duorarum*, *E. octaviani*, *H. pleuracanthus* y *I. dohrni*. La primera estuvo presente únicamente como juvenil y las tres restantes como adultos cuya dieta se fundamentó en la obtención de proteína animal, registrada en una proporción de 39 a 70%. La especie *H. pleuracanthus* tuvo un consumo menor de restos animales (3%) con respecto a las tres especies anteriores. Debido a la elevada proporción (60.9%) en el complemento de origen vegetal de esta especie, *H. pleuracanthus*, se ubicó a ésta en un compartimiento que se nombró omnívoro cuyo complemento dietético fue aportado por proteína de origen animal. Las otras tres especies se agruparon en el compartimiento de omnívoros cuyo complemento dietético lo dió la materia orgánica de origen vegetal.

En el compartimiento de detritívoros se identificó al 96% de la población adulta de la especie *E. bonariensis* con una ingestión de detrito del 40%. En su dieta no se apreciaron restos de epifitas, pasto u hojas de mangle y aunado a meiofauna se registró en su espectro trófico la ingestión de detrito en un 40%.

El esquema de la estructuración trófica considerado en el primer nivel (herbívoros) al 100% de la población de los peracáridos *Lophomyia* sp. 1, *Gynaduta* sp. 1, *Elasmodon acillimanus* y *Grandidorella bonariensis* con un intervalo de tallas de 3 a 10mm longitud total, y un consumo predominante de epifitas y detrito vegetal. Se agrupó en el compartimiento de este nivel el 60.2+27% de la población de las especies *Penaeus duorarum*, *Palaeomonetes octaviani*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Iher dohrni* y *Lequeus bonariensis*, juveniles de talla 1.1-1.4mm las cuales tuvieron un consumo importante de epifitas y detrito vegetal. Su dieta incluyó asimismo proteína de origen animal a través del consumo de meiofauna.

El segundo nivel (omnívoros) comprendió el 81.2+26% de la población de las especies *Penaeus duorarum*, *Palaeomonetes octaviani*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Iher dohrni* y *Lequeus bonariensis*. Estas, presentes como especímenes adultos en un intervalo de talla de 10 a 22.5mm, se dividieron por la naturaleza del complemento alimenticio en la dieta (vegetal o animal) en dos compartimientos. En uno se identificó a la especie *H. pleuracanthus* por la utilización mayor de epifitas y detrito de origen vegetal. En el segundo compartimiento se agruparon las especies *Penaeus duorarum*, *Palaeomonetes octaviani* y *Iher dohrni* con una proporción mayor de proteína de origen animal en su dieta. El compartimiento de detritívoros estuvo representado por el 96% de la población de adultos de la especie *E. bonariensis* en un intervalo de talla de 10 a 16mm. Esta especie se caracterizó por su elevado consumo de detrito (Tabla 31).

Transferencia Energética. El contenido de energía expresado como kcal/m²/día en el modelo de la estructura trófica de la comunidad de macroinvertebrados epibióticos del ambiente de

pastos marinos se registró como valores mayores determinados en el compartimiento de herbívoros y disminuyó conforme se incrementó el nivel trófico (omnívoros y detritívoros). El contenido energético registrado en el compartimiento de herbívoros fue de 19.11 kcal/m²/día, en el compartimiento de omnívoros de 7.81 kcal/m²/día y de 4.03 kcal/m²/día en el de detritívoros.

En el compartimiento de herbívoros el aporte energético mayor lo proporcionó la especie *Taphromysis* sp. 1 con un 46.8% del contenido total. En grado menor contribuyeron las especies *Cymadusa compta* y *Penaeus duorarum* con 31% y 10.65% del total respectivamente.

En el compartimiento conjunto de omnívoros el aporte energético mayor se atribuyó a la especie *Hippolyte pleuracanthus* con el 82% del contenidos total. En grado inmediato contribuyó a la especie *E. duorarum* con un 10% del contenido energético total.

La contribución energética al compartimiento de detritívoros fue única, aportada por la especie *E. bonairensis* con 4.03 kcal/m²/día. El gasto energético por respiración varió en cada compartimiento. La energía consumida en la respiración fue del 82.4% en el primer nivel, de 52.5% en el segundo y 4.4% en el compartimiento de detritívoros. En el compartimiento de herbívoros el consumo mayor de energía se determinó en las especies *Taphromysis* sp. 1 y *E. compta* con 4.33 y 2.38 kcal/m²/día respectivamente. Las 7 especies restantes tuvieron un gasto energético menor a 1kcal/m²/día. En los compartimientos de omnívoros el consumo mayor por respiración se registró en la especie *H. pleuracanthus* con un valor de 1.87 kcal/m²/día. Las otras tres especies tuvieron valores menores a 0.5 kcal/m²/día. En *Edurus bonairensis*, componente único del compartimiento de detritívoros el gasto energético por respiración fue de 4.4% del contenido energético total.

En la estimación de la transferencia y asimilación de energía en cada compartimiento se consideraron las epítidas y el detrito en un compartimiento adicional de productores primarios de detrito. Este se denominó el primer nivel trófico de la trama alimenticia en el ambiente de pastos. Los valores energéticos de estos componentes fueron de 5.47 kcal/m²/día para las microfítas (Day et al., 1982) y 33.84 kcal/m²/día para el detrito, respectivamente. El valor calórico del detrito se obtuvo a partir del valor promedio de bacterias heterótrofas en sedimento superficial (Lizárraga et al., en prensa).

La energía aportada al compartimiento de herbívoros fue mayor vía detrito (10.15 a 16.92 kcal/m²/día) con respecto a las epítidas (1.09 a 3.83 kcal/m²/día) ingeridas en una proporción de 30-50 y 20-70% respectivamente en la dieta. El contenido energético total correspondiente al compartimiento de productores primarios fue de 45.197 kcal/m²/día. Este

incluyó los valores del aporte por mangla, pasto, fitoplancton, epifitas y detrito de origen vegetal. La transferencia energética entre el nivel de productores primarios y los herbívoros fue del 42.26% de la energía en el primer nivel trófico. A la vez, gran parte del material vegetal se incorpora al detrito. La cantidad de energía perdida en la formación de detrito ocupó el 74.87% de la productividad primaria en el área de estudio.

Las tres especies con consumo mayor de detrito y epifitas en el compartimiento de herbívoros fueron *Iphomysis* sp. 1, *Cymadusa compta* e *Hippolyte pleuracanthus* las cuales registraron una asimilación de la materia de origen vegetal equivalente a 12-17.6%. Las otras seis especies mostraron tener una asimilación menor, 0-9.4%.

Las especies de los compartimientos de omnívoros tuvieron una diversidad trófica mayor ($D=2.24-3.14$) con respecto a las herbívoras ($D=1.42$ a 2.17). La disponibilidad de fuentes energéticas fue por consiguiente más amplia. Los compartimientos de omnívoros representaron en conjunto el 40.87% del contenido energético del compartimiento de herbívoros. Organismos pertenecientes a la micro y meiofauna (foraminíferos, ostrácodos, copépodos harpacticoides, nemátodos y anélidos) fueron consumidos en 40 a 60% del espectro trófico de cada unidad trófica ontogenética de las especies de este compartimiento. El desconocimiento del contenido energético de esta fracción trófica para el área de estudio implicó se considerara la información registrada para otras áreas costeras en el Golfo de México, 26.98 kcal/m²/día (Bell, *et al.*, 1984).

La especie con diversificación trófica mayor en este compartimiento fue *Paranus dueracum* ($D=2.45-3.14$), cuya incorporación máxima de energía provino de la meiofauna (10.79kcal/m²/día) seguida por el detrito (6.77 kcal/m²/día). En *Palaeomonetes octavius* ($D=2.71-2.83$) la incorporación mayor de energía provino asimismo de la ingestión de meiofauna (15.65kcal/m²/día) seguida por detrito (10.15kcal/m²/día). La especie *Ibor dobkinsi* ($D=2.58$) incorporó mayor contenido energético a partir del detrito (12.52kcal/m²/día), seguida por componentes de la meiofauna (10.52kcal/m²/día). En este compartimiento la especie con menor diversidad trófica (2.18- 2.24) y con aporte energético mayor al nivel trófico, fue *H. pleuracanthus*. La incorporación de energía provino en mayor cantidad del detrito (10.15kcal/m²/día) seguida por la energía aportada por la meiofauna en la dieta (9.71kcal/m²/día).

En las cuatro especies la energía aportada por componentes de la macrofauna (misidáceos, anfípodos, carideos y postlarvas) fue menor a 1kcal/m²/día. La transferencia de energía entre el compartimiento de herbívoros y el de omnívoros fue de 7.3 a 13.3%, los valores más bajos registrados en las especies con complementación de proteína

animal. El valor más alto correspondió a la especie H. pleuracanthus.

El compartimiento de detritívoros representó un 20% del contenido energético del compartimiento de herbívoros y 52.4% el de omnívoros. Este estuvo representado por Pagurus bonairensis de diversidad trófica $D=2.48$, tuvo una incorporación energética mayor proveniente del detrito (14kcal/m²/día), seguida de la energía proporcionada por la meiofauna (12.14kcal/m²/día). La ingestión de macroinvertebrados (anfipodos, carideos y postlarvas) proporcionó energía (9.5kcal/m²/día (Tabla 32).

TABLA 32. CONTENIDO ENERGÉTICO EN LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE LOS COMPONENTES FAUNÍSTICOS DOMINANTES DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS EN EL AMBIENTE DE PASTOS.

ESPECIE	NIVEL TRÓFICO	POBLACION REPRESENTADA %	ESTADIO	CONTENIDO ENERGÉTICO kcal/m ² /día
<u>Taphromysis</u> sp. 1	HERB	100.0	juv/adul	9.02
<u>Cyadusa</u> <u>compta</u>	HERB	100.0	juv/adul	5.32
<u>Elasmopus</u> <u>pocillimanus</u>	HERB	100.0	juv/adul	0.77
<u>Grandidierella</u> <u>bonnieroides</u>	HERB	100.0	juv/adul	0.96
<u>Panaeus</u> <u>duorarum</u>	HERB	68.7*14.8	postl.	1.81
<u>Palaeomonetes</u> <u>octaviae</u>	HERB	6.0* 3.0	juv.	0.06
<u>Hippolyte</u> <u>pleuracanthus</u>	HERB	15.1* 6.0	juv.	0.98
<u>Thor</u> <u>dobkini</u>	HERB	6.0* 4.0	juv.	0.03
<u>Pagurus</u> <u>bonairensis</u>	HERB	4.0	juv.	0.16
<u>Panaeus</u> <u>duorarum</u>	OMNI	31.3*14.3	juv.	0.86
<u>Palaeomonetes</u> <u>octaviae</u>	OMNI	95.2* 2.3	adul.	0.67
<u>Hippolyte</u> <u>pleuracanthus</u>	OMNI	89.2* 4.1	adul.	5.83
<u>Thor</u> <u>dobkini</u>	OMNI	94.2* 5.1	adul.	0.45
<u>Pagurus</u> <u>bonairensis</u>	DETR	96.0	adul.	4.03

En el esquema que representó a los componentes faunísticos de cada compartimiento en los niveles tróficos mencionados anteriormente se registraron valores de asimilación de 76% por lo herbívoros, de 49.87% para los omnívoros y de 51.6% para los detritívoros si la fuente de energía fueron los omnívoros y de 20% si la fuente correspondió a los herbívoros. En el compartimiento de herbívoros la transferencia de energía por los componentes fue de 30.51% por H. pleuracanthus y de 20.4% por el conjunto de P. duorarum, E. octaviae y T. dobkini. Estos resultados fueron elevados con respecto a los valores de asimilación y de eficiencia ecológica aportados por la teoría de cadenas alimenticias. La razón de esta diferencia es la parcialidad

de este estudio con respecto al ecosistema de pastos marinos.

Producción Secundaria aportada por el Necton. Con el objeto de estimar la transferencia energética con apego mayor a la composición faunística del ecosistema de pastos marinos en el ambiente lagunar se llevó a cabo la inclusión de necton. En el área de estudio esta información se registró por Yáñez et al. (1980) como valores de producción (biomasa en peso húmedo) ubicados en tres niveles tróficos. Estos fueron transformados en este estudio en contenido energético a partir de las constantes de Gorecki (1975) y las proporciones de Corripio (1985). Posteriormente fueron ubicados en los compartimientos de herbívoros y omnívoros previamente establecidos para los componentes faunísticos dominantes. Se consideró un compartimento nuevo en el cual se agruparon los consumidores de tercer orden (carnívoros). Los resultados de la inclusión del necton a los cálculos de los componentes faunísticos dominantes de la comunidad de macroinvertebrados epibentónicos indicaron transferencia de energía en cuatro niveles tróficos (Fig. 37). Las deficiencias reconocidas en la elaboración de este esquema trófico que incluye el necton se resumieron como:

1. El desconocimiento del espectro trófico y contenido energético en unidades tróficas ontogenéticas de los componentes del necton, distribución, transferencia y asimilación en los niveles tróficos.
2. La carencia de información similar de otros macroinvertebrados, habitantes del ambiente de pastos que se obtienen con otros métodos de captura.
3. El empleo de información proveniente de áreas costeras del N del Golfo de México con el objeto de evaluar la incorporación y transferencia de energía proveniente de la meiofauna.

La longitud de la trama trófica interpretada a partir de la inclusión del necton consideró cuatro niveles tróficos y seis compartimentos. Estos se designaron:

Nivel 1 Compartimiento 1: Productores primarios (mangle, pasto, fitoplancton, eófitas) con $45.197 \text{ kcal/m}^2/\text{día}$

Subcompartimiento 1a: Detrito (materia orgánica de origen vegetal, bacterias heterótrofas en sedimento) con $33.84 \text{ kcal/m}^2/\text{día}$

Nivel 2 Compartimiento 2: Herbívoros (*Taphromysis* sp. 1, *Cymadusa* compta, *Elasmopus* *pacillimanus*, *Grandidierella* *bonniereoides*, *Penaeus* *duorarum*, *Palaeomonetes* *octavidae*, *Hippolyte* *pleuracanthus*, *Ihor* *dobkini*, *Penaeus* *bonairensis* y cuatro especies de peces) con $19.22 \text{ kcal/m}^2/\text{día}$

Nivel 3 Compartimiento 3: Omnívoros (*Hippolyte* *pleuracanthus*) con $5.83 \text{ kcal/m}^2/\text{día}$

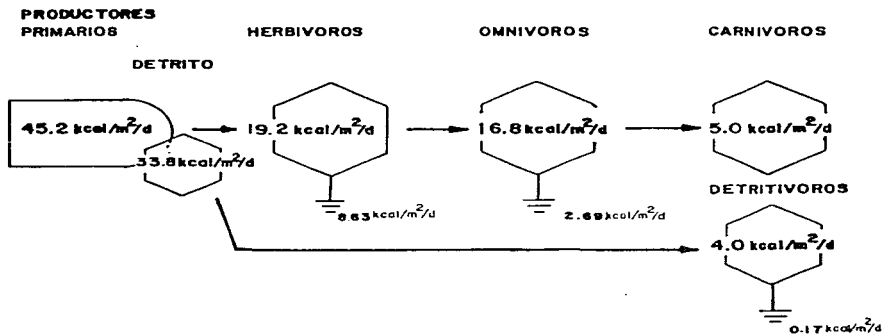


FIG. 37 DIAGRAMA DE TRANSFERENCIA Y UTILIZACION DEL CONTENIDO DE ENERGIA EN LOS COMPARTIMIENTOS DE LA TRAMA TROFICA RECONOCIDA A PARTIR DE LA ESTIMACION ENERGETICA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS Y LA PRODUCCION EN EL NECTON.

Compartimiento 4: Omnívoros (*Equus duorarum*, *Palaeomonetes setiferus*, *Theca dohikini* y 17 especies de peces) con 10.98kcal/m²/día

Compartimiento 5: Detritívoros (*Equus bonairensis*) con 4.03kcal/m²/día

Nivel 4: Compartimiento 6: Consumidores de Tercer Orden (10 especies de peces) con 5.04kcal/m²/día

La eficiencia de transformación energética estimada entre cada nivel trófico se resume en cinco vías (Tabla 33). La transferencia de uno a otro nivel no correspondió al valor teórico de 10%. El intervalo fue de 11.91 a 42.28%. La eficiencia mayor observada en los primeros niveles tróficos y decreció hacia los niveles tróficos mayores.

TABLA 33. EFICIENCIA DEL FLUJO ENTRE NIVELES TRÓFICOS CON VALORES DEL NECTON INCLUIDOS.

COMPARTIMIENTO INICIAL	COMPARTIMIENTO FINAL	EFICIENCIA DE FLUJO (%)	ENERGIA MANTENIMIENTO (%)
Productores Primarios	Herbívoros	42.28	57.72
Productores Primarios	Detrito	74.13	
Herbívoros	Omnívoros	40.87	59.13
Omnívoros	Carnívoros	37.50	
Detrito	Detritívoros	11.91	89.09

La estructura trófica y el flujo de energía en la comunidad de macroinvertebrados epibentónicos del ambiente de pastos marinos fue simple y siguió un esquema establecido de tramas tróficas con omnívoros y compartimentación en tres niveles. La inclusión del necton en la trama trófica permitió reconocer la capacidad de los productores primarios a sostener un nivel trófico más y carnívoros con una eficiencia ecológica entre niveles aún elevada (40%). La presencia de omnívoros en la trama, de flujo cruzado entre los niveles: detritívoros-consumidores de tercer orden y la compartimentación en el nivel de omnívoros indicó el seguimiento de un patrón ramificado de la estructura trófica a la cual pertenecen los macroinvertebrados epibentónicos en el ambiente de pastos marinos. El patrón ramificado se apega a nivel específico, a un esquema lineal clásico de tramas tróficas, donde la eficiencia ecológica entre cada especie varía en función del nivel trófico que proporcionó el contenido energético (Tabla 34).

TABLA 34. EFICIENCIAS ECOLOGICAS A NIVEL ESPECIFICO BAJO CONDICIONES
VARIABLES DE FUENTE ENERGETICA.

FUENTE DE ENERGIA kcal/m ² /día	ESPECIE	NIVEL TROFICO	EFIC. ECOL. N ₁ (%)	EFIC. ECOL. N ₂ (%)	EFIC. ECOL. TOTAL (%)
AUTOTROFOS (45.197)	<u>Taphromysis</u> sp.1	HERB	19.96		19.96
	<u>C. coapta</u>	HERB	11.77		11.77
	<u>G. occillimanus</u>	HERB	1.70		1.70
	<u>G. bonnieroides</u>	HERB	2.12		2.12
	<u>P. duorarua</u>	HERB,OMNI	4.00	1.90	5.90
	<u>P. octaviae</u>	HERB,OMNI	0.13	1.48	1.61
	<u>H. pleuracanthus</u>	HERB,OMNI	2.17	12.89	15.06
	<u>I. dobkini</u>	HERB,OMNI	0.07	0.99	1.06
<u>P. bonairensis</u>	HERB,DETR	0.35	8.92	9.27	
DETRITO HETEROTROFAS (33.84)	<u>Taphromysis</u> sp.1	HERB	26.65		26.65
	<u>C. coapta</u>	HERB	15.72		15.72
	<u>G. occillimanus</u>	HERB	2.28		2.28
	<u>G. bonnieroides</u>	HERB	2.84		2.84
	<u>P. duorarua</u>	HERB,OMNI	5.35	22.58	22.58
	<u>P. octaviae</u>	HERB,OMNI	0.18	2.72	2.72
	<u>H. pleuracanthus</u>	HERB,OMNI	2.90	4.88	4.88
	<u>I. dobkini</u>	HERB,OMNI	0.90	1.42	1.42
<u>P. bonairensis</u>	HERB,OMNI	0.47	12.38	12.38	
MICRO- MEIOFAUNA (26.94)	<u>P. duorarua</u>	HERB,OMNI	6.72	3.19	9.91
	<u>P. octaviae</u>	HERB,OMNI	0.48	2.49	2.97
	<u>H. pleuracanthus</u>	HERB,OMNI	8.05	21.64	29.69
	<u>I. dobkini</u>	HERB,OMNI	0.11	1.67	1.78
	<u>P. bonairensis</u>	HERB,DETR	0.01	14.96	14.97
MACROFAUNA (19.11)	<u>P. duorarua</u>	HERB,OMNI		15.97	15.97
	<u>P. octaviae</u>	HERB,OMNI		3.81	3.81
	<u>H. pleuracanthus</u>	HERB,OMNI		30.51	30.51
	<u>I. dobkini</u>	HERB,OMNI		2.51	2.51
	<u>P. bonairensis</u>	HERB,DETR		21.09	21.09

Bajo condiciones en las cuales la fuente energética fueron los autotrofos, la eficiencia ecológica total en el nivel de herbívoros fue de 1.06 a 19.96%. El valor de mayor eficiencia correspondió a la especie Taphromysis sp. 1, el menor a I. dobkini. En las especies cuyo 100% de la población fue herbívora G. bonnieroides y G. occillimanus tuvieron valores de 1.7 y 2.12 respectivamente. En las especies H. pleuracanthus, P. bonairensis y P. duorarua cuya población considero unidades tróficas ontogenéticas reconocidas como herbívoros, la dieta se complementó con proteína de origen animal. En estas la eficiencia ecológica alcanzó valores de 15.06, 9.27 y 5.90%.

DISCUSION

COMPOSICION FAUNISTICA DE LA COMUNIDAD Y SELECTIVIDAD POR EL SUSTRATO.

Estructura Comunitaria.

La epifauna que habita los pastos marinos en el Cayo estuvo dominada numéricamente por 10 especies, las cuales representaron 97.4% de la abundancia total. Las especies dominantes fueron *Cymadusa* *compta*, *Grandidierella* *bonniacoides*, *Elassopus* *ocellimanus*, *Lathronyxis* sp. 1, *Bowmaniella* *flacidiana*, *Penaeus* *dugesi*, *Salpomonetes* *octovius*, *Hippolyte* *alucaganthus*, *Urechis* *dobkii* y *Caparus* *bonariensis*. Estas pertenecieron a los taxa de anfipodos, misidáceos, carideos, peneidos y pagúridos los cuales han sido previamente reconocidos como componentes faunísticos dominantes por otros autores en áreas costeras de Florida (Heck, 1976; Hooks et al., 1976; Gore et al., 1981; Greening y Livingston, 1982), Puerto Rico (Bauer, 1985a) y Panamá (Heck y Wetstone, 1977) en los cuales el grupo numéricamente dominante de macroinvertebrados estuvo representado así mismo por crustáceos.

En el área de estudio el número mayor de organismos estuvo representado por especies raras, patrón comúnmente reconocido en los ambientes de pastos (Heck y Wetstone, 1977) con una elevada diversificación de invertebrados. Sin embargo, de ellas únicamente 10 representaron más del 95% de la abundancia total. En estos ambientes un número reducido de especies, 2 ó 3 aportan valores hasta del 60% de la abundancia total.

Aunque la especies dominantes del ambiente de pastos marinos son similares en diversas áreas geográficas, los valores de la abundancia y composición dependen de la dimensión y complejidad estructural de la vegetación sumergida. A ésta se asocian diversos componentes faunísticos que denotan cambios estacionales. La diferencia en las dimensiones y complejidad estructural de los pastos es latitudinal (Heck, 1977), atribuidas a la duración estacional de la vegetación. En el área de estudio los manchones de pasto se caracterizaron por su perennidad y la escasa explotación estacional (Cells como pasto). Los pastos estuvieron físicamente adaptados a las zonas tropicales, cuyas características están documentadas por Durako y Maffler (1985) y Williams (1985).

Las variaciones estacionales de comunidades asociadas a pastos marinos han sido referidas a la densidad de la vegetación en zonas templadas (Hooks et al., 1976; Orth y Heck, 1980) y a la complejidad estructural en los ambientes tropicales (Heck, 1976; Heck y Wetstone, 1977). Los cambios estacionales de la riqueza específica y la abundancia en los componentes faunísticos

dominantes del área de estudio se atribuyeron a factores estacionales como la densidad del perifiton y epifitas, y la presión de depredación ejercida por componentes tróficos de niveles superiores a lo largo del año. Sus cambios estacionales tuvieron un efecto significativo en la estructura y función de la trama trófica como lo indicaron los resultados de contenidos alimenticios de los componentes faunísticos dominantes. La temperatura, salinidad y luz influyeron en las variaciones estacionales de la abundancia.

Con excepción de *Hippelyte pleuracanthus* el patrón estacional de abundancia en las especies dominantes indicó que los valores máximos ocurrieron en el período de precipitación relacionados al incremento de materia orgánica producida por epifitas y pasto. Estos se redujeron en la mayoría de las especies en el período de tormentas de invierno por cambios en la temperatura y accesos ocasionales de turbidez por turbulencia. En el período de estiaje se registró la abundancia más baja del año. En las especies frecuentes y dominantes el patrón de la abundancia fue de tipo unimodal con retención de éstas en los tres períodos, a diferencia de los registrados en los ambientes templados y subtropicales (Heck, 1979; Gore et al., 1981; Greening y Livingston, 1982).

La complejidad de la vegetación sumergida junto con la depredación por la ictiofauna actúan en la regulación de la densidad de poblaciones de la epifauna. Numéricamente la ictiofauna del área de estudio estuvo dominada por juveniles de las familias Gerridae, Pomadasidae, Tetraodontidae y Sciaenidae (Alvarez et al., en preparación). Las especies de estas familias se han registrado como omnívoros y carnívoros (Vargas Maldonado et al., 1981; Mallard Colmenero et al., 1982; Aguirre Leon et al., 1982) cuyos estadios cambian sus hábitos alimenticios a lo largo del ciclo de vida (Livingston, 1982). Esta composición de depredadores fue similar a la registrada en zonas costeras en el Norte del Golfo de México (Livingston, 1976) y a la composición observada en zonas tropicales (Heck y Wetstene, 1977).

La depredación por peces en las zonas tropicales es constante a lo largo del ciclo anual (Heck, 1979) a diferencia de las zonas templadas donde los máximos de abundancia se atribuyen a la presencia de refugios estacionales. En ambientes subtropicales y templados se ha planteado la alternativa de una disminución de la epifauna debida a patrones migratorios estacionales disparados por cambios de temperatura (Livingston, 1975). En ambientes tropicales los resultados de este estudio permitieron reconocer la permanencia de las especies dominantes a lo largo del ciclo anual.

Independiente de la latitud, los habitats de estructura similar sostienen un número equivalente de especies, con variaciones no significativas en la diversidad, equitatividad, riqueza específica y abundancia (Maurer et al., 1979). Las fluctuaciones

en estos parámetros están regulados únicamente por la complejidad estructural del ambiente.

En el área de estudio se apreciaron variaciones nictemerales en un 96% de los macroinvertebrados epibénticos de la comunidad. En éstos se reflejó una predominancia nocturna de la abundancia, la cual se interpretó por patrones de los hábitos alimenticios y de reproducción. El uso de métodos de colecta diferentes a aquellos empleados en otras áreas geográficas ha hecho difícil la comparación entre ambientes tropicales y templados. Las variaciones observadas particularmente de la abundancia se atribuyen a la baja compatibilidad de los registros. Los factores conductuales de búsqueda, detección, manipulación, ingestión del alimento y reproducción en las especies dominantes fueron importantes en la definición de la estructura trófica y la función de la comunidad en el ambiente de pastos.

Los anfípodos dominantes estuvieron representados por las especies *Cymadusa compta*, *Grandidierella benicoides* y *Elasmopus pacillimanus*, las cuales contribuyeron con 23.9% de la abundancia total. Los anfípodos fueron significativamente abundantes en el ambiente de peces. Registros de estas especies en zonas templadas y tropicales son semejantes (Orth, 1973; Young et al., 1976; Young y Young, 1978; Barber et al., 1979). Su importancia, junto con la de tanarécidos en ambientes con influencia fluvial mayor (Nelson 1979 a, b; Nelson et al., 1980) se ha atribuido al papel que tienen en la transferencia de energía en la trama trófica (Stoner, 1983). Estas especies son altamente susceptibles a la depredación por peces y crustáceos decápodos (Nelson et al., 1981).

El incremento de la abundancia de los anfípodos en el tiempo se atribuyó a un cambio iniciado en la composición de nutrientes y por la colonización de epifitas sobre las frondas de *Thalassia testudinum* en la época de estiaje. En este período se registraron cambios importantes de salinidad y temperatura. El patrón de sucesión tuvo una duración de un año, como lo indican la composición faunística de estudios en macroinvertebrados del ambiente de pastos de El Cayo (Escobar, 1984; Fernández, 1985). La importancia que los anfípodos y otros peracaridos tienen en el crecimiento de los pastos marinos ha sido documentado por (van Montfrans et al., 1984).

El aumento en la densidad de la vegetación se observó a finales de la primavera en zonas templadas, precedido en el verano por una disminución marcada de los anfípodos y otros macroinvertebrados dominantes, la cual fue ocasionada por un incremento en las especies de peces y crustáceos depredadores (Gore et al., 1981; Eiseman et al., 1974; Nelson 1979 a, b) e interpretados como un patrón estacional de abundancia inverso al suplemento de alimento. La depredación en anfípodos atribuida a *Leagodon chameides* es bien reconocida (Jones et al., 1975).

A diferencia de las zonas templadas y subtropicales, donde la existencia de pasto está restringida a un período estacional, las zonas tropicales con vegetación permanente en el año retienen su fauna dominante. La regulación de ésta se atribuyó por los resultados de este estudio:

1. a la constante disponibilidad de alimentos cuyos cambios en el ciclo anual permitieron establecer un patrón de sucesión.
2. La elevada tasa de reproducción en peracáridos y carideos, la cual estableció los patrones de producción por especie particularmente en el período de precipitación.
3. La estructura poblacional de las especies dominantes de la comunidad, en la cual se apreciaron estadios inmaduros en proporción mayor durante los períodos de estiaje y precipitación, y que definieron los patrones de selectividad en la depredación por peces y crustáceos.
4. La disponibilidad energética constante en el ciclo anual, debida al balance estacional en la abundancia y contenido energético entre hembras ovígeras y juveniles.
5. La densidad de refugios por la complejidad de la vegetación sumergida (combinación algas, perifiton y frondas).

La variación estacional comparativa entre las especies de anfipodos y los peces dominantes en la localidad de estudio (*Archosargus rhomboidalis*, *Raizdiella chrysaea*, *Spherooides testudinicus* y *Eucinostomus gula*) mostró una correlación inversa de la abundancia ($r = -0.7$). A estas especies se les atribuyó, según el análisis de los estudios de Vargas Maldonado et al., (1981), Mailard Colmenero et al., (1982), Aguirre León et al., (1982) y Chavancz et al., (1984), la función de reguladores significativos de la epifauna de pastos marinos (*Halassia testudinum*) en las zonas tropicales, a manera similar que *L. rhomboides* tuvo un efecto significativo en la depredación en zonas templadas (Young et al., 1976; Young y Young, 1977, 1978; Virnstein, 1978).

La variación nictemeral de las especies dominantes de anfipodos se relacionó a los cambios luminicos asociados a patrones conductuales específicos de movimientos verticales en la columna de agua con fines reproductivos (Schaffner, comp. pers) y de alimentación. Los resultados de Yañez Arancibia y Lara Domínguez (1983) en capturas de peces realizadas en la Boca de Estero Fargó indicaron que en estos componentes faunísticos existió un patrón nictemeral. El patrón de actividad fue similar al de los macroinvertebrados.

Los misidáceos se han considerado organismos importantes en la dieta de diversas especies comerciales de peces de la zona costera (Foulds y Mann, 1978; Morgan, 1980). Estos, considerados diversos (Grattagard, 1973 a, b; 1973, 1974 a, b) y abundantes (Hopkins, 1965) en las comunidades costeras tienen una elevada contribución en el flujo de energía del ecosistema (Fulton, 1982).

Las especies *Taphromysis* sp. 1 y *Howmaniella floridana* contribuyeron a lo largo del ciclo anual con 36.4% de la abundancia total de la epifita de la localidad de El Cervo. Estas especies mostraron variaciones estacionales y nictemerales significativas. Variaciones de abundancia referidas a factores de iluminación han sido ampliamente reconocidos en otras localidades (Tattersal y Tattersal, 1951; Brattegaard, 1970b; Price, 1982). Su presencia en los tractos digestivos de otros macroinvertebrados (*Palaeomonetes* spp., *Limulus* spp. y *Thor* spp.) indicaron su importancia como fuente de alimentación en la localidad. El tipo de alimentación de estas especies indicó una regulación del crecimiento del pasto y repoblación de las epifitas. Las variaciones estacionales indicaron que, al igual que en las otras especies dominantes, crustáceos decápodos y peces depredadores regulan su densidad poblacional.

En un análisis de las cinco especies de micróscos registrados en la localidad de El Cervo se reconoció que la contribución energética mayor en la comunidad correspondió a *Taphromysis* sp. 1, cuya abundancia fue máxima durante el período de precipitación. Cuando la abundancia de esta especie se redujo, las especies *Howmaniella floridana*, *Myidopsis* sp. 1 y *Sirigilla chierchiae* manifestaron un incremento de sus valores en una magnitud de 6 a 80 veces. La regulación de los micróscos se interpretó como un reflejo de la selectividad por depredadores y resistencia ecológica de la comunidad.

Las variaciones estacionales de *Howmaniella floridana* y *Taphromysis* sp. 1 son similares a las observadas en norte del Golfo de México (Price, 1982) con máximos en las épocas de secas y precipitación. Este patrón se interpretó como un desplazamiento de especies en el tiempo causadas por depredación selectiva y el aprovechamiento diferencial de los diferentes especies de epifitas (y fuentes de nitrógeno) en un patrón de sucesión y aprovechamiento de los recursos. Las diferencias han sido atribuidas a migraciones verticales en la columna de agua durante la noche y a la permanencia (enterramiento) en el sedimento durante el día, las cuales son apoyadas en observaciones realizadas en el campo (Brattegaard 1970 a, b) y laboratorio (Foulds y Mann, 1978; Price, 1982).

Las migraciones se han asociado a la conducta reproductiva (Tattersal y Tattersal, 1951) así como a cambio en el tipo de alimentación (Adams y Angelevics, 1970; Foulds y Mann, 1978). En el sustrato los micróscos se alimentan del detrito y algas epifitas y en la columna de agua filtran partículas orgánicas en suspensión (Lesoby y Langford, 1977). La razón por la cual existe un patrón diferencial en su conducta alimenticia no ha sido establecido aún con detalle.

La depredación por peces sobre los micróscos en el área de estudio no fue significativa. Esta fue el resultado de la inclusión de diferentes especies como crustáceos. Sin embargo se conoce que las especies de peces característicos de pastos

ingieren misidáceos en función de la densidad de éstos (Morgan 1980; Livingston, 1982). En estudios, particularmente en los de estructuración trófica, es necesario llevar a cabo la identificación del material contenido a nivel específico, con el objeto de evitar enmascaramientos de la función que cada especie tiene en la comunidad. En el área de estudio los tanalidáceos al parecer son la fuente principal de alimento de diferentes especies de peces (Vargas Maldonado et al., 1981; Mallard Colmenero et al., 1982; Aquirre León et al., 1982 y Chavance et al., 1984). Estos son, sin embargo, un componente raro en la Laguna y en el ambiente de pastos en el Cayo (Escobar, 1984). Es probable que su inclusión como peracaridos fuera mas correcta. La corroboración de las categorías alimenticias de las especies de peces sería una solución.

En el orden Decápoda los carideos contribuyeron con 29.7% de la abundancia total a lo largo del ciclo anual. Estos fueron *Hippolyte pleurancanthus*, *Ihor doblini* y *Calappaonetes octaviae*. Las especies *Penaeus duorarum* (penéido) y *Pagurus bonariensis* (pagúrido) contribuyeron así mismo con 7.5 y 0.5% respectivamente.

Los carideos, los penéidos y los pagúridos han mostrado ser taxa cuya dominancia es común en ambientes costeros, templados (Heck y Orth, 1980) y tropicales (Godfrey, 1970; Ihayer et al., 1975; Bauer, 1985a, b). La abundancia de las diferentes especies representadas varía latitudinalmente y está relacionada al alcance geográfico de cada especie. En el Golfo de México (Hooks et al., 1976; Heck, 1977; Greening y Livingston, 1982) así como en el Caribe (Heck y Wetstone, 1977; Bauer, 1984, 1985a) éstas definieron el funcionamiento de la comunidad a través de su papel en la cadena trófica los ambientes de *Ihalassia testudinum*.

La abundancia de los decápodos arriba citados varió a lo largo del ciclo nictemeral. Las capturas fueron mayores durante los muestreos nocturnos. Estos resultados se atribuyeron a patrones de actividad por alimento y al arrujo de post-larvas por el movimiento de la marea. Este último se ha reconocido en otras áreas de estudio como el factor principal de patrones de ocurrencia en un ciclo diurno (Caillouet et al., 1968).

Los resultados de las capturas nictemerales en el área de estudio fue mayor en la noche al igual que en las observaciones realizadas en especies dominantes particularmente en otras localidades por diversos autores (Caillouet et al., 1968; Heck y Orth, 1980b; Bauer 1984, 1985a, b). La ausencia de altas densidades de estas especies durante el día se atribuyó a patrones de actividad (Bauer, 1985a) y reposo con enterramiento en el sustrato (Caillouet et al., 1968; Heck y Orth, 1980b) como estrategia de refugio contra depredadores y ahorro en el gasto energético (Moshiri et al., 1969). La técnica de colecta participó así mismo en la variación nictemeral de los valores de abundancia. Muestras realizadas con bombas de succión en

períodos de luz y oscuridad dieron capturas similares (trabajo actualmente en desarrollo).

Los factores principales que regulan las variaciones en composición y abundancia en la comunidad de macroinvertebrados epibénticos fueron la disponibilidad de alimento a herbívoros, la densidad foliar con fines de protección y la depredación entre peces y crustáceos.

A lo largo del Golfo de México y del Mar Caribe extensas áreas de aguas someras costeras se encuentran cubiertas por pastos marinos y especies de algas macroscópicas y microscópicas asociadas. En términos de cobertura y biomasa *Thalassia testudinum* ha sido considerada una especie dominante (Paine, 1974). Esta es sustrato a algas epifitas que colonizan las frondas a lo largo del ciclo anual. Su degradación provee a organismos detritívoros de alimento y a la cadena trófica le da el aporte principal de nitrógeno.

La determinación de materia orgánica en sedimento y evaluación de la biomasa de epifitas sobre las hojas de *Thalassia testudinum* permitió reconocer la elevada producción que ésta tiene en el área de estudio (Wetzel y Moore, en preparación). La biomasa de vegetación sumergida ha sido considerado como un indicador de la complejidad estructural (Hick y Wetstone, 1977) de la trama trófica en la cual participan diversos macroinvertebrados epibénticos. Esta provee a los organismos de espacios habitables de fuente nutritiva y resguardo. Diversas especies de alfilesos y porcelánidos junto con los anteriormente citados encuentran resguardo en fondos densamente cubiertos por pasto. La literatura contiene numerosos ejemplos en ambientes templados (Hooks et al., 1976) y tropicales (Hick, 1974; Bauer, 1984, 1985). Las hipótesis de depredación y de perturbación y conformación de asociaciones apoyan los patrones descritos de variación en la riqueza específica y abundancia.

La primera permite predecir el incremento de la riqueza específica a través de la acción que los depredadores llevan a cabo en el ambiente de pastos, con respecto a las especies dominantes (Paine, 1966). Las fluctuaciones en la densidad de una especie dominante, permiten la coexistencia e inmigración de otras especies, y la riqueza específica se ve diversificada. Este punto se ejemplificó en los misidáceos en el área de estudio. El ingreso de especies se ha considerado constante en los fondos cubiertos por *Thalassia testudinum*, donde el recurso es elevado (Day et al., 1982).

La observación de unas cuantas especies dominantes y el elevado número de especies raras y estacionales registradas en el área de estudio confirman el aporte continuo de materia al sistema y las funciones de elasticidad y resistencia ecológica en la comunidad.

La segunda hipótesis se basa en la disponibilidad constante de nuevos habitats (Levin, 1974). Las especies consideradas presa

fácil se mantienen en la comunidad al adoptar una estrategia de especies evasivas en constante migración. Esta condición persiste en especies con ciclos anuales de vida a través de repetidas secuencias de colonización y explotación a corto plazo en los manchones de pasto.

Las especies raras, caracterizaron habitats marginales (canales de arena, manglares, pantanos, arrecifes). Estas especies no necesariamente se consideraron residentes del ambiente de pastos, sino especies transitorias. La complejidad de las relaciones existentes en el ambiente de pasto involucra parásitos copríidos con palemonidos; especies asociadas, *Exocoellana tigrornis* con esponjas) explica la complejidad de la comunidad en estudio.

Estructura Poblacional.

La proporción de sexos en cada una de las 4 especies analizadas, *Cymadusa compta*, *Grandidierella bonnieroides*, *Lophonyx sp. 1*, *Palaeomonetes oltavias*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Thor dohrni* no mostró un patrón estacional o nocturnal significativo. La distribución fue desigual con un número mayor de hembras con respecto al número de machos. De las primeras, una proporción elevada (20-74%) correspondió a hembras ovígeras. En capturas diurnas y nocturnas la proporción se mantuvo no obstante la variación de la abundancia. A nivel estacional el único factor que cambió significativamente fue la talla de las hembras ovígeras. Esta estuvo asociada a una disminución (20-35%) en la proporción de adultos y un incremento de juveniles (50%). La talla promedio de las hembras ovígeras disminuyó en los períodos de estiaje y precipitación en un 30%. En el período de tormentas de invierno la talla de las hembras fue mayor y el número de hembras ovígeras se redujo en 10%; no obstante la proporción de adultos fue elevada con respecto a los juveniles.

Una revisión exhaustiva de los registros de estructura poblacional en peracáridos y carideos indicó la existencia reducida de información sobre este tema, tanto en las zonas templadas, subtropicales y tropicales. Fue evidente que los estudios en estos organismos se han realizado en zonas templadas de las diferentes áreas y por consiguiente al ser éstas otras, no permitió realizar un análisis comparativo.

En ambientes templados y tropicales predominaron las hembras ovígeras en anfípodos (90%, Fredette y Diaz, 1986a, b), misidáceos (Stuck et al., 1979) y decápodos (Dugan, 1983). Estas están relacionadas a patrones estacionales de reproducción los cuales han sido (Little, 1968) reconocidos en zonas templadas (Fredette y Diaz, 1985a) y subtropicales (Brattegard, 1970; Dugan, 1983). La predominancia de hembras ovígeras en estos ambientes se registró en los meses de marzo a octubre en *Palaeomonetes pugio*, *Hippolyte pleuracanthus* (Dugan, 1983) y en primavera y verano en *Gammarus mucronatus* (Fredette y Diaz, 1986).

La composición nictemeral de sovos reflejó un patrón estacional en *Lophomyxia bowmani* y *L. louisianae* (Price, 1982), *Rowmaniaella floridana* y *Siriella chierchiae* (Brattegard, 1970). Esta se atribuyó a movimientos migratorios, en la columna de agua con fines reproductivos y de alimentación.

Las poblaciones estudiadas de especies relacionadas al mismo género mostraron en ambientes templados y subtropicales un máximo en la estrategia reproductora durante los períodos de estiaje y precipitación en los cuales se apreció la influencia de la temperatura y disponibilidad de alimento. Las diferencias apreciables en la estrategia reproductora como un patrón continuo de reproducción. La disponibilidad de alimento en estos ambientes persiste a lo largo del ciclo anual, aunque la calidad se ve deteriorada (Okuchi y Perda, 1977).

Latitudinalmente la temperatura define, en las zonas templadas y tropicales, la aparición de los pastos y de las comunidades asociadas. De igual forma se aprecia una sucesión entre la renovación de nutrientes y producción de epifitas en un intervalo de tiempo correspondiente al estiaje y verano. En la zona tropical la variación de la temperatura no tuvo un efecto significativo en la aparición y estofación de los pastos. El reclutamiento en estos ambientes fue continuo al igual que la disponibilidad de materia orgánica. Un cambio de 10°C en la salinidad, asociado a una variación de temperatura de 2 a 4°C en el período de verano permitió, en conjunto con la concentración de nutrientes, incrementar la densidad de epifitas. Estos establecieron las características alimenticias que permitieran un alza en la tasa reproductiva y de crecimiento, como suministro para las fases inmaduras reclutadas.

Composición de Tallas. Los registros de estructura poblacional en crustáceos, están predominantemente referidos a especies de importancia comercial (Sánchez, 1981; Alvarez, 1984; Aguilar, 1985). Sin embargo en ambientes templados y subtropicales existe información de especies dominantes de importancia en la transformación y transferencia de energía en la cadena alimenticia (Duqan, 1983; Fredette y Diaz, 1986a, b).

La talla en las especies *Cymadusa dompta*, *Grandidorella bonieroides*, *Lophomyxia* sp. 1, *Eopacus duorarum*, *Ealaemnetes octavias*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Thor dohlni* estuvo en un intervalo de 3 a 22 mm. Las siete especies mostraron un transplase en el rango de sus tallas. Este transplase implicó la convivencia bajo condiciones semejantes de depredación y obtención de alimento (tamaño similar de las partículas) en un período de la vida de cada especie. La convivencia implicó que ante la disponibilidad del tipo y calidad de alimento, la obtención de éste consideraría patrones de competencia y depredación.

El considerar desde un punto comparativo si existió diferencia entre la composición de tallas, con respecto a la información de

otras localidades, solamente sería factible en registros de la misma especie. Las tallas registradas para especies de los mismos géneros estuvieron en el intervalo determinado en este estudio. En miridáceos, *Taphromys* se le mostró una similitud (3 a 9mm) a los registros para otras especies de ambientes subtropicales (Compton, 1977; Stuck et al., 1979) y tropicales (Erattegard, 1973, 1974 a, b). En arácnidos, los valores determinados correspondieron a los de los holotipos descritos por Chevreux y Faac (1925) y Myers (1970).

La talla promedio de los corideos *Halacometes* *calaviag*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Iberodolina* no mostró diferencias significativas latitudinales comparado a los registros de ambientes subtropicales (Dugan, 1983) y tropicales (Griales, 1984). En éstas se apreciaron cambios estacionales relacionadas a la composición de la estructura poblacional en cada período en función de la tasa reproductiva. Durante los períodos de sequía y precipitación se registraron tallas menores ocasionadas por un incremento de juveniles y la reducción en la talla de las hembras ovíferas.

Las diferencias apreciadas con respecto en el área de estudio fueron poco significativas (p < 0.05). Un patrón común a ambientes subtropicales y tropicales fue la reducción de tallas durante el verano. Esta reducción fue así mismo registrada en las otras especies dominantes. La reducción de tallas se atribuyó al inicio de reproducción temprana asociado a un reclutamiento masivo para el aprovechamiento del alimento. Esta hipótesis se apoyó en las observaciones de la producción y tasa de colonización de las epifitas sobre hojas de *Thalassia testudinum* en períodos a corto y largo plazo.

La variación estacional de la composición de tallas se fundamentó en los factores a continuación citados:

1. Los cambios estacionales de temperatura.

La temperatura activó la respuesta fisiológica de la madurez temprana apreciada en la reducción de tallas en ambientes templados (Fredette y Diaz, 1986a) y subtropicales (Dugan, 1983). La temperatura ha sido considerada un factor inhibitorio del crecimiento y la supervivencia en ambientes subtropicales. En áreas tropicales, estas variaciones han sido atribuidas a la historia biológica de cada especie, velocidad de reclutamiento (Bauer, 1985b) y presión de depredación. Diferencias en talla se han así mismo atribuido a la selectividad del arte de captura, enfocado a la abertura de malla.

En los ambientes tropicales la disponibilidad y tipo de alimento tuvo un peso mayor con respecto a la temperatura. Observaciones en la densidad y naturaleza de Aufwuchs (Brown, 1962) en hojas de pasto natural y sustrato artificial, indicaron cambios cuali- y cuantitativos estacionales relacionados a cambios en la composición faunística. La reducción en la asimilación del alimento debida a alimentación superficial está bien documentada (Cushing y Yucetic, 1963) en ambientes donde la producción excede

notablemente la ingestión. Esta va a estar relacionada a un incremento menor en la talla y tendrá una conducta oportunista. La existencia de alimento en exceso permitió adaptaciones inmediatas de ingestión (Fryer, 1968; Lovener, 1974; Mayzaud y Paulist, 1975) con incrementos que sobrepasan la ingestión del 100% de la biomasa individual al día. La alimentación superficial ha sido considerada como el factor principal (Grahame, 1983) del proceso de fragmentación de partículas orgánicas que conllevan a una degradación acelerada del detrito en el ambiente de pastos.

2. La producción y aprovechamiento de alimento.

Bajo condiciones en las cuales el alimento no es el adecuado para el crecimiento de la especie, éste es ingerido indiscriminadamente, y pobremente asimilado (Abora, 1975; Porter, 1976). El alimento debe contener un nivel elevado de proteína, hasta del 50% (Dall y Moriarty, 1983), para el óptimo crecimiento; y estar combinado con carbohidratos (Tanazawa et al., 1970; Andrews y Sick, 1972; Sick y Andrews, 1973), y lípidos como fuente de energía (Pravacoli y DiGostino, 1969; Deshayar y Kurori, 1975). La tasa de crecimiento en crustáceos varía así mismo en función de la calidad química de la dieta (Vassallo y Steele, 1980; Valiella et al., 1984). Las dietas que promueven un crecimiento rápido ocasionan la madurez de los organismos a tallas menores. La maduración temprana se relaciona así mismo a cambios estacionales de la naturaleza de alimentos.

3. La complejidad y constancia del pasto. A pesar de la variación estacional de tallas en las siete especies se consideró que el hábitat proporcionado por el pasto marino, en los ambientes tropicales, es utilizado a lo largo del año, a diferencia de las localidades templadas y subtropicales. Variaciones de los valores de densidad se apreciaron en todas las especies. Por consiguiente, las variaciones de la talla no estuvieron ligadas a la presencia estacional de vegetación como en las zonas templadas. El secuestro de nutrientes alimenticios por los crustáceos ha sido así mismo propuesto (Fredette y Diaz, 1986a) como una razón que explica la variación en la composición poblacional de tallas.

4. La depredación por peces y otros crustáceos. Incrementos en la abundancia de la ictiofauna (Yaños Arancibia y Anescau Lineros, 1979; Lara Domínguez et al., 1981; Yáñez Arancibia et al., 1983; Chavance et al., 1984), y de los crustáceos (Sánchez, 1981; Alvarez, 1984; Escobar, 1984; Escobar et al., 1984) en El Cayo durante los períodos en los cuales la abundancia de los herbívoros incrementó han sido documentados. Estos sugieren la existencia de un patrón estacional en la depredación sobre los componentes dominantes de los macrocrustáceos epibentónicos. En los ambientes de pastos de la costa este del Atlántico subtropical y tropical ésta se ha considerado un factor importante en la regulación de los crustáceos en sistemas estuarinos (Livingston, 1975; Zimmerman y Livingston, 1976; Heck y Weinstein, 1977; Helson 1977; Bugan, 1983; Fredette y Diaz, 1985).

La evasión de la depredación selectiva se consideró el factor regulador de la reducción en la talla promedio de *Cymadusa comata*, *Grandidierella bonnieroides*, *Elasmopus pusillimanus*, *Tachronyctes* sp. l., *Romanoella floridana*, *Penaeus duorarum*, *Palaemonetes octavias*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor gobkini* y *Equurus bonaiirensis* durante el período de precipitación. La protandria retardó la necesidad de un crecimiento mayor como se ha registrado en ambientes similares en misidáceos (Brattegard, 1970), en anfípodos (Cooper, 1965; Brillund, 1977; Mair y Anger, 1979; Stoner, 1980; Fredette y Diaz, 1986a) y carideos (Wood, 1967; Dugan, 1983). Los experimentos de depredación realizados con signífidos y anfípodos indicaron una selectividad de tallas entre la velocidad de captura-evasión del depredador y la presa (Ryer, comp. pers.). La existencia de un proceso de naturaleza fisiológica, metabolismo, relacionada a la reducción de tallas ha sido así mismo discutido (Fredette y Diaz, 1986b).

5. Respuestas fisiológicas evolutivas. La talla de maduración, de estar controlada fisiológicamente puede atribuirse a una respuesta de tipo co-evolutivo asociada a los depredadores. Depredadores dominantes alimentados exclusivamente de organismos mayores permiten programar una maduración temprana durante los períodos de máxima depredación (Southwood, 1976). La tasa intrínseca del crecimiento poblacional (r) alcanza el máximo al reducir el tiempo de generaciones con respecto a un incremento en la fecundidad. De aquí que la presión de depredación pueda ser en última instancia responsable del proceso evolutivo de reducción de tallas de los adultos en el Cayo en el área de estudio, como ha sido registrado en ambientes templados y subtropicales. En tiempo ecológico, el proceso evolutivo de depredación y evasión puede estar unido en forma inevitablemente a la fisiología.

La correlación entre factores como el origen del alimento, tipo de habitat, arquitectura vegetal y la complejidad de las relaciones entre los componentes faunísticos en el ambiente de pastos han sido citadas (Stoner y Lewis, 1985). Los resultados obtenidos en El Cayo reconocieron una interacción competitiva entre carideos y anfípodos con un desplazamiento de tallas hacia microhabitats. En los ambientes subtropicales y templados este desplazamiento se lleva a cabo hacia ambientes marinos o canales de mayor profundidad en los diferentes períodos hasta la renovación del ciclo (Naglo, 1968; Heck y Wetstone, 1977; Coen et al., 1981).

La especie *Penaeus duorarum* mostró un reclutamiento continuo a lo largo del ciclo anual con tallas pequeñas (< 1mm L.T.) colectadas en los tres períodos, observación confirmada en los trabajos de Sánchez (1981) y Alvarez (1984). Este estudio de interacciones tróficas en El Cayo consideró en *P. duorarum* como talla máxima 22mm, como valor máximo registrado en carideos dominantes. El límite se estableció con base a la capacidad de compartir y competir en categorías alimenticias de talla similar.

Biomasa. Los registros de biomasa en crustáceos en ambientes costeros y sus variaciones en el tiempo son escasos. De los registros existentes se reconoció información estacional (Sheridan y Livingston, 1983) y de flujo de energía (Damo y Verbergh, 1982). En su mayoría los estudios agrupan a las especies en compartimientos por talla, por su caracterización trófica, por su posición en el ambiente o por su talla. Los registros de biomasa agrupados en compartimientos no fueron comparativos.

El cambio de biomasa en el tiempo se ha definido como la producción (Crisp, 1971) estimada a partir del crecimiento y la tasa de reproducción en poblaciones o comunidades (Rainer, 1982). Los resultados son generalmente expresados como peso húmedo, peso seco o peso seco sin ceniza. Estos valores, del primero al tercero, esperan mayor realismo por la proporción que los organismos puedan tener de agua, minerales y sales en sus tejidos. El peso seco sin ceniza permite el cálculo del contenido de carbón y de energía contenido en la materia viva.

En las especies *Eurytemora affinis*, *Scandigerella borealis*, *Lathrognathus* sp. 1, *Eurytemora affinis*, *Halimemones affinis*, *Hippolyte pleuracanthus* y *Ibor dohrni* la biomasa expresada como peso húmedo indicó que 15 a 65% de este correspondió al contenido de agua. Los valores más bajos correspondieron a paracáridos y los mayores a carideos. Estos valores mostraron variaciones estacionales atribuidas a:

1. Variaciones inherentes de la población en el tiempo (proporción de hembras ovigeras, número de huevecillos por hembra, talla)
2. Asimilación de la fuente alimenticia y naturaleza química de ésta (en relación con la tasa de crecimiento).

El factor de variaciones inherentes a la población está en función a la proporción de estadíos (juveniles, adultos y hembras ovigeras). Estos poseen proporciones diferentes de agua, proteína, lípidos y carbohidratos, las cuales proporcionan el contenido energético de cada fase.

A continuación se presenta un análisis de los valores de biomasa expresada como peso seco y contenido energético comparado a los registros de otros autores.

La biomasa expresada como peso seco en cada una de las siete especies no mostró diferencias significativas estacionales. Los resultados obtenidos mostraron que la relación longitud total-peso fue directa en las siete especies. Los adultos de las especies *E. affinis*, *G. borealis*, *Lathrognathus* sp. 1, *H. affinis*, *H. pleuracanthus* y *I. dohrni* indicaron una disminución en la tasa de crecimiento. En el caso de *Eurytemora affinis* el seguimiento hasta el estadio de paracáridos muestra una tasa de crecimiento elevada similar a la registrada por Sánchez (1981); Álvarez (1984) y Aguilar (1987). Las poblaciones obtenidas reflejaron un patrón en el cual se distinguieron paracáridos de

carididos y peneidos. Los primeros correspondieron a especies que alcanzaron la fase adulta en tiempo menor a los carididos y cuyo alimento se fundamentó en materia orgánica de origen vegetal. En el segundo grupo el crecimiento fue mayor al incremento de peso.

Cambios de la biomasa a nivel latitudinal y estacional han sido bien documentados (Brook, 1977; Bay et al., 1975; Waters y Hokenstrom, 1980; Venables, 1981; Fredette y Diaz, 1986a). Un análisis comparativo de los resultados de este estudio con los de los registros obtenidos en otros ambientes templados y subtropicales permitieron concluir que las diferencias a nivel latitudinal y estacionales se atribuyeron en su mayor parte a las variaciones de las proporciones de la estructura poblacional.

En valores de biomasa por área las diferencias se atribuyeron a la densidad de cada grupo en diversas localidades. Estas, reguladas por factores como disponibilidad de alimento, cobertura y complejidad estructural de la vegetación sumergida y depredación han mostrado estar reguladas de forma similar a otras localidades (Brook, 1977; Heck y Wetstone, 1977; Nelson, 1979a; Coen et al., 1981; Stoner y Lewis, 1985).

El desconocimiento de los ciclos de vida de los invertebrados en zonas someras tropicales ha impedido la estimación real de la producción secundaria. Existe la necesidad de reconocer a través de la elaboración de modelos matemáticos las fluctuaciones poblacionales a corto y largo plazo y reconocer los factores asociados que las ocasionan.

Asociaciones Faunísticas y Selectividad por Sustrato.

Los resultados indican que de 40 especies de macroinvertebrados epibénticos identificadas en El Cayo solamente la especies fueron reconocidas en los muestreos benthic y en las estructuras artificiales. El número de especies fue significativamente menor (90.0%) con respecto a las estructuras realizadas con ras de víg. (Álvarez et al., en preparación) y de patío (October, 1984; Fernández, 1985) en el Cayo.

La riqueza específica en el experimento a largo plazo (30 días) no mostró diferencias entre muestreos benthic y las estructuras artificiales, caracterizadas por cada una de las tres épocas. En el experimento a corto plazo (7 días) se observó una disminución de los valores de densidad.

Tres fueron las causas reconocidas a las cuales se atribuyó la diferencia en composición faunística y abundancia y se descartó la complejidad estructural de los patios, cause o factor reconocido por diferentes autores (Heck y Beth, 1980b; Beth y Beck, 1980; Bell et al., 1985) como causa, debido a que fue considerado en la elaboración de las estructuras artificiales.

Primera causa: El tamaño del área de barrido en muestreos benthic y estructuras artificiales comparado con el área cubierta con redes de arrastre Colman-Bourcove y de víg. de Centro.

Las áreas mayores tienden a sustener un número elevado de especies (Ortiz y Beck, 1980) como lo sugiere la relación de la curva especies-área (Gray, 1981). La evidencia a este enunciado se observó en las curvas de reconocimiento a la eficiencia de un muestreador en las cuales con el objeto de establecer la representatividad adecuada de una comunidad, se compararon el número de réplicas contra el número acumulativo de especies. La estratificación de muestras, dictada por los patrones de dispersión de la fauna en el sedimento, se consideró un factor relacionado. Al respecto la composición faunística estuvo asociada a muestras con área de barrido mayor (Alvarez *et al.*, en preparación). Los trabajos con colectas de 50 y 75m² fueron la base de comparación con la composición faunística y abundancia de los colectores (0.09 m²).

Segunda causa: El tiempo de presencia de colonización por macroinvertebrados epifaíticos provenientes de áreas cercanas inmediatas en las estructuras artificiales (Barber *et al.* (1979)). La diferencia en valores de riqueza específica y abundancia observados entre el ambiente natural y el artificial indicaron que la selectividad de los organismos a los sustratos debe ser considerada, aun en un período a largo plazo (8 semanas). Esta selectividad se atribuyó a variaciones en los factores físicos en la exclusión parcial de algunos componentes faunísticos dominantes de la comunidad como lo fue observado en otras localidades (Barber *et al.*, 1979).

El experimento a largo plazo tuvo una duración de 20 días y mantuvo una composición faunística semejante a los ambientes festivos. El período implicó así mismo el reconocimiento de las estructuras artificiales por epifaítas en concentraciones similares a las naturales y por lo tanto promovieron la colonización de las especies en períodos prolongados. Las estructuras correspondientes al experimento a largo plazo aportaron refugio y alimento en forma similar a los manchones de pasto.

Tercera causa: El tiempo de colonización por epifaítas sobre las estructuras artificiales como fuente de alimento para los elementos de la comunidad. La importancia que se ha dado a las epifaítas de los pastos marinos se relaciona a la utilización alimenticia que aporta a los macroinvertebrados (Berthelin *et al.*, 1977; Berthelin *et al.* en documento, Guevara, 1982; Jones, 1977; Espinal, 1977; Vaughan, 1982; Murray, 1982; Laing, 1984 y Guzmán *et al.* 1983). Se ha reconocido una elevada producción (22%) relativa a la producción de los pastos marinos en comunidades tropicales de *Thalassia testudinum* (Ortiz *et al.*, 1983) sin embargo la composición estructural y química que permite la autoorganización selectiva de las epifaítas aún no se ha reconocido.

Las especies que llevan a cabo consumo de epifaítas se pueden reconocer a través de sus contenidos alimenticios, sin embargo la interacción que existe entre herbívoros, epifaítas y su

selectividad a lo largo de una sucesión y zonación vertical no son bien conocidas. Es notoria esta sucesión a través de los resultados de la composición específica y abundancia en los experimentos a corto y largo plazo. En un período de colonización menor por parte de las epifitas, el número de especies es menor, al igual que sus abundancias y, por consiguiente, los elementos que representan los niveles tróficos inmediatos.

Factores Asociados a Patrones de Dispersión.

La dispersión en los componentes faunísticos que habitan los pastos marinos se atribuyó a agregaciones de los individuos como una respuesta conductual transitoria (Schoener, 1975) a los patrones de alimentación (Peres, 1982).

En la literatura se han documentado los factores de la distribución en parches de los organismos que habitan en los pastos marinos. Entre otros se ha considerado el reclutamiento de organismos del plancton al benthos (Middleton et al., 1984; Bell et al., 1985) y en menor proporción las de otra procedencia. Los mecanismos de retención y exportación de las larvas en los estuarios han sido reconocidos ampliamente (Wolf, 1974; Reicourt, 1982; Strathmann, 1982) a través de análisis de las especies dominantes y de importancia comercial. El conocimiento detallado de los ciclos de vida de las especies dominantes de macroinvertebrados epibénticos en *Thalassia testudinum* permitió reconocer que a excepción de *Egnaea dukerum*, las especies de peracáridos y carideos representados en este estudio tienen larvas lecitotróficas no pelágicas.

En individuos procedentes del plancton, las estructuras artificiales pueden tener la capacidad de atraer una cantidad considerable de fauna en períodos de tiempo cortos. Si éstas estructuras son colocadas en el momento preciso de reclutamiento de las larvas (Bell et al., 1985) los resultados a nivel experimental serán favorables con alta similitud entre el ambiente. En organismos cuya procedencia no es el plancton, la colonización se debió a un desplazamiento horizontal procedente de manchones de pasto inmediatos.

Una de las condiciones principales para una colonización exitosa fue la fuente alimenticia disponible y el tipo de refugio, similar al manchón de procedencia.

Tasa de Colonización. La colonización en estructuras artificiales está en función del tiempo en que estas adquieren las condiciones del pasto en el ambiente natural. En períodos reducidos de colonización (7 días) el recubrimiento por epifitas no fue total. El resultado fue una riqueza específica baja, atribuido a una escasa fuente alimenticia.

En la mayoría de las comunidades estuarinas los pastos son un importante sustrato temporal (zonas templadas) o a lo largo de todo el año (zonas tropicales). Estos proveen a los organismos de alimento y refugio como ha sido previamente reconocido en otras

localidades (Heck y Wetstone, 1977; Heck 1979; Heck y Orth, 1980b).

Dentro de las fuentes alimenticias de mayor importancia para los organismos que habitan los pastos marinos se registran algas epifitas, hongos, bacterias y componentes de la meio- y macrofauna, así como fragmentos de materia orgánica no identificable de origen diverso (Kitting, 1984), la cual proporciona las fuentes principales de carbono y nitrógeno en la dieta. Las hojas de los pastos proveen un gradiente vertical y temporal de especies de epifitas y fauna intersticial (predominantemente micro- y meiofauna) que se considera alimento de alta calidad para los organismos en estados transitorios o a lo largo de su ciclo de vida.

Las epifitas tienen estrategias de sucesión en su colonización, relacionadas a la proporción de nutrientes en el ambiente (Kitting *et al.*, 1984; van Montfrans *et al.*, 1984). Este patrón depende de la vida media de cada hoja. Estas son consumidas constantemente por los herbívoros impidiendo que la acumulación sea tal que afecte a la hoja (Morgan y Kitting, 1984a, b). Esta sucesión en los aspectos cuali- cuantitativos y de tiempo fue semejante en hojas artificiales (material: polipropileno).

La existencia de una selectividad hacia determinado tipo de epifitas por parte de los herbívoros se apreció en un cambio estacional en proporción de las especies presentes de un período a otro y la composición en el ciclo anual. En los herbívoros que coexisten en *Thalassia testudinum* en un área similar se presentaron diferencias morfológicas de los apéndices asociados con la manipulación e ingestión del alimento.

La existencia de diversidad mayor en epifitas permitió que los herbívoros con requerimientos nutricionales diferentes se incorporaran del ambiente de pasto a las estructuras artificiales y por consiguiente se asociaron especies de otros niveles tróficos. Esta diversificación se alcanzó después de un período prolongado de permanencia (3 a 4 meses) en el campo. La composición de la fauna capturada en el experimento a largo plazo fue semejante a la de la localidad.

Especies Dominantes. Las especies dominantes reconocidas en la comunidad del ambiente de pasto se presentaron en proporción similar en los experimentos de selección por sustrato. En forma comparativa, *Cypridina compta* fue la única especie registrada dominante en otros experimentos con estructuras artificiales (Barber *et al.*, 1979). La especie es abundante en pastos marinos a lo largo del Atlántico occidental como lo indican los resultados de Marsh (1973) y Orth (1973).

Las especies de importancia en la fase experimental fueron *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor dohikoi*, *Eponagus duorarum*, *Grandidierella bonacerradus* y *Kalappaenetus intermedius* y fueron componentes dominantes y característicos de las comunidades de

pastos en el área de estudio, así como lo han registrado en ambientes templados y subtropicales otros autores (Young y Young 1978; Heck y Orth, 1980b; Greening y Livingston, 1982; Bauer, 1984; 1985a, b).

Las estructuras artificiales que simulan *Thalassia testudinum*, al igual que todo tipo de mecanismos de muestreo tienen ventajas y desventajas. Desde el punto de vista experimental presenta grandes ventajas ya que permite colocar la estructura en localidades seleccionadas y la oportunidad de llevar a cabo observaciones a corto y largo plazo, sin extravío y bajo condiciones controladas de tiempo de colonización que establecen un patrón de sucesión. Otra ventaja es el tamaño uniforme de los cuadrantes y la facilidad de llevar a cabo estudios de tipo cuantitativo de las asociaciones.

La principal desventaja es el área de barrido reducida. Esta puede ampliarse, sin embargo el esfuerzo de colocación, manipulación y recuperación en el campo tiende a incrementarse al igual que el tiempo de separación y cuantificación del material.

El potencial que este tipo de estructuras presentan en el área de estudio es importante desde un punto de vista ecológico. En los estudios de pastos marinos en zonas tropicales, particularmente en Laguna de Términos, se adolece de información tal como el reconocimiento de los patrones de sucesión en la colonización y zonación de las epifitas. Estas estructuras podrían emplearse para determinar las interacciones entre factores físicos, valores de producción, la relación especies herbívoras-epifitas y la transición de los elementos de la comunidad bajo un registro continuo de corte a largo plazo.

ESPECTRO TRÓFICO Y ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS ASOCIADAS A LA ALIMENTACION

A través de los resultados obtenidos de la observación de apéndices asociados a la alimentación se estableció la utilización de diferentes hábitats alimenticias correlacionadas a la morfología de estructuras. La conducta alimenticia de las especies estudiadas (*Lophomytilus* sp. 1, *Brachidicella bonnirostris*, *Elasmopus oscillimanus*, *Cyathoda compta*, *Ecarrus duorarum*, *Palaeomonetes octavianus*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor dohrni* y *Ecarrus bonnirostris*), caracterizada a partir de apéndices cefálicos y estructura de la cámara bucal se clasificó en tácticas de pastoreo, de rapaña y de depredación conforme la clasificación de tácticas de alimentación para crustáceos por McLaughlin (1982) incluidos en niveles tróficos de herbívoros, omnívoros y detritívoros. La primera se observó en las especies predominantemente herbívoras (*Lophomytilus* sp. 1, *B. bonnirostris*, *E. oscillimanus*, *E. compta*, postlarvas de *E. duorarum* y juveniles *H. pleuracanthus*), la segunda y tercera en especies omnívoras

(juveniles de *E. duorarum*, *E. octaviae*, *H. pleuracanthus*, *I. dobkini* y *E. bonnieroides*).

En un grupo de especies íntimamente ligadas entre sí, como lo son los macrocrustáceos de este estudio, por la predominancia de una categoría común de alimento en el ambiente de pastos se esperaría encontrar una sola modalidad de conducta alimenticia. Esto es, ante el predominio de epifitas y material de origen vegetal, herbívoro o detritívoro. Sin embargo, a partir de una modalidad primitiva, los crustáceos han desarrollado diferenciación de los apéndices lo cual permitió la evolución en tácticas (Mankon, 1977). La preferencia hacia un tipo de alimento conllevó a la evolución de apéndices en el tiempo con el objeto de maximizar dicha función (Caine, 1973). En una misma especie se apreciaron cambios alimenticios en tallas diferentes; sin embargo, estos cambios estuvieron asociados a la talla con modificaciones significativas en los apéndices asociados.

Las variaciones en la morfología de apéndices de los macroinvertebrados han sido ampliamente citadas (Mills, 1967; Caine, 1974; Schaffner, 1980; McLaughlin, 1982; Felgenhauer y Abele, 1982), así como la diferenciación y modificaciones internas del tracto digestivo y las glándulas y estructuras asociadas a la alimentación (Caine, 1973; McLaughlin, 1982). Esta se ha correlacionado positivamente hacia la conducta alimenticia. De ésta se deriva, en parte, el reconocimiento de unidades tróficas ontogénicas, determinada, por la capacidad de manipulación de tipos de alimento y requerimientos nutricionales a ciertas tallas. A la fecha este tipo de estudios ha sido conducido solamente en peces (Livingston, 1982).

Este estudio permitió realizar un reconocimiento de unidades tróficas con el objeto de establecer la estructura y flujo de energía en la comunidad de macroinvertebrados epibéntico. Estas se registraron en postlarvas y juveniles de *E. duorarum*, y juveniles y adultos de *E. octaviae*, *H. pleuracanthus*, *I. dobkini* y *E. bonnieroides*. En los paracáridos *Fabroniopsis* sp. 1, *G. bonnieroides*, *E. pecillimanus*, *C. cempta* el cambio morfológico no fue significativo entre estadios y se reflejó en la dieta común a diferentes tallas.

Las características principales que señalaron la selectividad alimenticia en estadios diferentes fueron: el tipo, densidad y tamaño de las cordas de apéndices cefálicos y complejidad de las estructuras filtradoras y moledoras en la porción anterior del tracto digestivo. Los apéndices asociados a la detección y selección del alimento (antenas, quatrópodos y pereópodos) mostraron variación de la densidad y longitud de cordas y grado de desarrollo de quelas.

Las especies que indicaron tener una asociación mayor hacia el sustrato en la obtención de su alimento fueron *E. bonnieroides*, *E. pecillimanus*, *C. cempta* y *E. duorarum*. En estas se apreciaron dos tipos de adaptación en la detección y obtención del alimento

a partir de la morfología de las estructuras empleadas. Estas se resumen como la elongación mayor de los dos pares de antenas y la ubicación apical de setas en pereopodos. También la densidad de cerdas en las estructuras bucales se incluyó. Estas variaciones se atribuyeron a un incremento en la percepción de las marcas químicas en el sustrato y creación de corrientes que permiten la captura de partículas nutritivas.

Las especies *P. octavian*, *H. pluracanthus* y *I. dobkini* son tres carideos con antenas de talla menor con respecto a las nombradas anteriormente. La cerdación de los pereopodos es mayor y se podría apreciar una selectividad en el tamaño del alimento al emplear éstas como filtros, previa su ingestión. La especie *I. dobkini* tiene el exópodo de la anténula engrosado y con una cerdación notoria. Este apéndice lo mantiene en el ambiente en posición vertical y realiza con él movimientos circulares, lo cual permite presuponer que tiene una función de suspensión para la obtención de partículas alimenticias. Las quelas, reducidas, poseen cerdas de talla pequeña localizadas apicalmente.

En crustáceos, observaciones de éstas dos estructuras han permitido establecer la existencia de una radiación adaptativa (Mills, 1967) las formas y estructuras de los apéndices que permiten el reconocimiento de la posición del alimento en el sustrato y el tamaño de la partícula. Las antenas 1 y 2 se han asociado a la creación de corrientes circulares en cercanas al sustrato. Existe en ellas una tendencia hacia filtración en función a la longitud y grado de cerdación (Caine, 1974) y selectividad de partículas (Morton, 1960; Mc Laughlin, 1982).

Las variaciones morfológicas, la presencia de estructuras sobre los márgenes internos de los pereopodos y gnatópodos (cepillas, cerdas, quillas, crestas y dentición) determinaron las características físicas de la dieta (Caine, 1975; Maurer et al., 1979 y Schaffner, 1980). Estos, con una función múltiple de detección, captura, manipulación del alimento y limpieza corporal y embrionaria (Felgenhauer y Abeltz, 1981) muestran patrones en la posición y tipo de cerdas modificadas, las cuales tienen funciones específicas en diversas especies de crustáceos en la quimio- y meciorrecepción durante la búsqueda, filtrado y raspado del alimento.

En las especies *Iantheopsis* sp. 1, *Grandidierella bonnieroides*, *Elaeopus ocellimanus*, *Cymadusa compta* se distinguió un patrón de soporte y trabajo del alimento por medio de los palpos de las estructuras bucales, que permitieron descartar materia orgánica del sedimento. De las especies estudiadas, aquellas cuya manipulación y procesamiento del material ingerido en cierto grado tóxicas filtradoras, previa la ingestión, mostraron una cerdación elevada de los gnatópodos, maxilípedos y maxilas. Las canastas filtradoras fueron características. En este grupo se ubicaron *Grandidierella bonnieroides* y *Elaeopus ocellimanus*.

En las especies *Cymadusa compta*, *Penaeus duorarum*, *Palaeomonetes pugio*, *Stomatopoda* y *Alpheidae pleuracanthus* se llevó a cabo una reducción en la densidad y talla de las cerdas y una subsecuente aparición de espinas. *Thor dobbskii* mostró una reducción en el tamaño de las antenas con incremento en densidad y talla de las cerdas antenulares y la reducción de las quelas. Las estructuras que caracterizaron la filtración se redujeron y se apreció un incremento en la selectividad hacia algas adheridas y la película de materia orgánica en el sedimento.

El grado de desarrollo de las mandíbulas se correlacionó con tácticas de depredación y hábitos omnívoros. Se asoció a un intervalo amplio de habitats y una composición heterogénea del sedimento. La presencia de especies de poca semejanza en adaptaciones alimenticias como *Taphromysis* sp. 1, *G. bonnieroides*, *E. poecillimanus*, *C. compta*, *E. duorarum*, *E. octavianus*, *H. pleuracanthus*, *I. dobbskii* y *E. bonnierensis* permitió considerar a través de su similitud de la dieta en ciertos estadios, la existencia de repartición del habitat expresada a través de asociaciones de anfípodos (Schäffner, 1980), peneidos (Walters, 1976) y carideos (Maurer et al., 1979).

Los hábitos alimenticios de los macrocrustáceos habitantes del ambiente de pastos no estuvieron restringidos exclusivamente al período de iluminación o de oscuridad. Las especies estudiadas *Taphromysis* sp. 1, *G. bonnieroides*, *E. poecillimanus*, *C. compta*, *E. duorarum*, *E. octavianus*, *H. pleuracanthus*, *I. dobbskii* y *E. bonnierensis* se agruparon en herbívoros y omnívoros por su dieta. Estos últimos incluyeron depredación y recuperación de material orgánico del sustrato.

La presencia de alimento en los tractos digestivos y la similitud en la composición del contenido gástrico, a lo largo del ciclo nictemeral, permitieron sugerir la existencia de un patrón alimenticio continuo en las 9 especies. Las referencias con respecto a un horario alimenticio en macrocrustáceos son escasas. En las especies estudiadas los patrones de alimentación con respecto a la variación nictemeral fueron dos. A partir de la abundancia de las capturas en las capturas nocturnas se propuso que la máxima actividad se lleva a cabo durante el período de oscuridad y un segundo, con actividad menor, durante el día.

Las tasas de ingestión de epifitas en *Palaeomonetes pugio* medidas bajo condiciones experimentales no mostraron diferencias significativas con luz y oscuridad (Morgan, 1980). Sin embargo algunas especies, como los misidáceos, juegan un papel dual en la relación trófica del ecosistema a partir de sus abundancias. *Myia relicta* cambió sus hábitos alimenticios nictemeralmente (Larsenby y Langford, 1973) con predilección al detrito durante el día y por medio de depredación por la noche. El movimiento vertical en la columna de agua modificó los patrones de agregación de componentes del zooplankton y por consiguiente de las especies depredadoras (Bowers y Grossnickle, 1979).

El patrón de alimentación de las 9 especies en el área de estudio no mostró diferencias nictotermales significativas. La abundancia nocturna y este patrón continuo de alimentación se interpretaron como el resultado de una fuente alimenticia diversa y rica, disponible a los macrocrustáceos. La materia orgánica disponible no esta restringida al sustrato. Esto se extiende a las hojas de *Thalassia testudinum* sobre las cuales crecen densas agrupaciones de epifitas. La tictica mas común de recuperación de la materia orgánica es a partir de una continua remoción de la película coloidal de los granos de arena (Larsenby y Langford, 1973). Otra tictica considera la selección y discriminación de partículas alimenticias por medio de órganos quimiosensoriales ubicados en las porciones terminales de los pereopódos (Hindley y Alexander, 1978) y antenas (Mills, 1967). Existe así mismo la capacidad de seleccionar las partículas por talla a través de tamizado por cerdas de los apéndices bucales (Caine, 1974; Schatiner, 1980) o crestas y comisuras en los dedos de las quelas (Hindley y Alexander, 1978).

Se presentaron patrones de captura de componentes de la meio- y macrofauna por *E. duorarum*, *E. octaviae*, *H. pleuracanthus*, *I. gobkini* y *E. bonariensis*. La disponibilidad de presas en el ambiente de pastos está en función a la capacidad de captura del depredador y depende de la velocidad de evasión en función a la talla, probabilidad de encuentro por densidad y hábitos de la presa (Icely y Nott, 1983). El proceso de captura de la presa en macrocrustáceos se inicia por un movimiento súbito de la presa. En ocasiones la captura es exitosa, en otros la presa, debilitada en un primer encuentro, incrementa su probabilidad de captura en encuentros subsecuentes.

Las observaciones realizadas en las especies *Iphrosoma* sp. 1, *E. bonariensis*, *E. pacillimanus*, *E. spanta*, *E. duorarum*, *E. octaviae*, *H. pleuracanthus*, *I. gobkini* y *E. bonariensis* permitieron reconocer cuatro fuentes predominantes de alimentos: detrito, epifitas, meiofauna y macroinvertebrados; entre los cuales se reconocieron 14 categorías alimenticia. Estas, a la vez, estuvieron diversificadas por su ocurrencia en el ambiente, posición vertical en la columna de agua, frondas y sustrato, y la variación en el tiempo.

Los resultados indicaron que los pereopódos ingirieron epifitas en una proporción mayor (60-80%) que detrito (20 a 40%). En carideos, peneidos y anomuros la composición de epifitas y detrito sumo 50% a 30%. La proporción mayor se registró en postlarvas y juveniles, la menor en adultos. La ingestión de meiofauna, copepodos harpaticoides, nemátodos, ostrácodos y foraminíferos tuvo registros hasta de 50% en adultos. Los componentes de macrofauna epibiótica comprendieron 5 a 25% y se registraron en adultos principalmente.

En la literatura relacionada a los ambientes de pastos se ha dado importancia al detrito (Tenore, 1983) y a las epifitas (Gleason y Zimmerman, 1984; Kitting, 1984) como fuente alimenticia principal

de los macroinvertebrados. Valores de contenido calórico de epifitas no fueron registrados en este estudio. El contenido calórico de éste, registrado en la literatura (Tenore, 1983) permite su uso nutritivo potencial por parte de los macroinvertebrados. La cantidad disponible de epifitas y detrito en el área de estudio en el verano permite sostener a través del contenido de C y N varios niveles tróficos (5) por su diversificación y contenido nutricional y el grado de eficiencia ecológica registrado. La tasa de ingestión promedio en el cual el camarón de 9 a 30mm, es de 0.19mg epifitas/mg/hora (Morgan 1980). Los resultados obtenidos en el área de estudio registraron que la ingestión de epifitas varía en estados diferentes.

Existe información a partir de la cual se puede reconocer que las epifitas cubren las demandas dietéticas de las postlarvas de camarón (Gleason y Zimmerman, 1984) y carideos (Morgan, 1980) y proporcionan tasas significativas de crecimiento. El balance e incremento en la calidad alimenticia, lo logran las especies a partir de la ingestión de C proveniente de fitodios (Pizzasoli y Dagostino, 1969; Yoshimaru y Iuchi, 1975) y particularmente de carbohidratos (Kanazawa et al., 1970; Andrews y Sick, 1972; Sick y Andrews, 1973) así como del N contenido en la proteína animal proporcionada por bacterias (Gray, 1931), meiofauna (Herman et al., 1984a) y macrofauna (Morgan, 1980) y detrito rico en nitrógeno. En ocasiones algunas epifitas, a pesar de su dominancia, no son ingeridas como lo es el caso de las diatomeas (Hopkins, 1985). El recubrimiento gelatinoso impide la penetración y aprovechamiento por parte de los macrocrustáceos (Porter, 1976). El balance nutricional acelera el crecimiento y permite la maduración y reproducción de la población.

El hecho que el consumo de las epifitas sea pronunciado en organismos de talla menor (postlarvas de postlarvas y juveniles de penéidos, carideos y anónuros) con respecto a los de talla mayor se podría atribuir, por una parte, a la incapacidad de manipular objetos pequeños por los adultos (Hindley y Alexander, 1978) así como al requerimiento nutricional en estados diferentes (Foreman, 1983).

En los crustáceos los componentes alimenticios se han definido en función de su utilización por diferentes estadios. Durante el crecimiento, las fases inmaduras emplean componentes denominados esenciales, y durante la maduración y reproducción, los componentes requeridos (Dall y Moriarty, 1983). Las epifitas y el detrito tienen la capacidad de aportar componentes esenciales. Una dieta mixta aporta otros componentes adicionales.

Los resultados experimentales han mostrado que la asimilación de epifitas como alimento único alcanza valores del 70 al 83% con una tasa positiva de crecimiento en misidáceos (Lassenby y Langford, 1978), camarones (Levinton et al., 1984) y carideos (Morgan, 1980). Las diferencias en contenido calórico y de concentración de nitrógeno han sido consideradas limitantes en el crecimiento en ingestión menor al 50% (Dall y Moriarty, 1983).

El reconocimiento quimiosensorial en crustáceos permite elegir entre elementos nutricionales. Las algas ricas en nitrógeno contribuyen, a través de los aminoácidos (Pro, Try, Lys, Met), al crecimiento poblacional. Se ha atribuido la capacidad de seleccionar componentes esenciales o requeridos. Como evidencia a esta hipótesis se podrían considerar patrones de atracción de parches ricos en algas registrados en el campo por macrocrustáceos (Robertson y Newel, 1982). Esto explicaría, en cierta forma, las agregaciones faunísticas.

La abundancia del detrito es elevada en el área de estudio, lo cual le permitiría cubrir algunos de los requerimientos alimenticios de las especies. Aunado a lo anterior, la presencia de detrito de origen vegetal en la dieta de *Tappromyia* sp. 1, *G. bonnieroides*, *E. pacificum*, *G. compta*, *E. duracum*, *E. setaceus*, *H. blanchardii*, *E. dolium* y *E. hawaiiensis*, le confiere a este una importancia nutritiva en el ambiente de pastos. El contenido nutritivo del detrito es alto (Gray, 1981), por su contenido calórico (Levinton et al., 1984) y de N (Harrison, 1982). Su ausencia en dietas combinadas ha sugerido la reducción de las tasas de crecimiento en postlarvas y juveniles de camarones (Venkaramiah et al., 1975) y la de asimilación de proteínas (Gleason y Zimmerman, 1984).

La calidad química de este detrito varía conforme éste es degradado. Estos cambios químicos son detectados por los consumidores a través de la concentración de fenoles solubles (ac. fenólico), polímeros húmicos y lignina, y la consecuente disminución de proteínas (Rice, 1982). El consumo de este detrito empobrecido disminuye. El detrito con concentración elevada de N soluble y proteínas promueve la ingestión y se refleja en el crecimiento (Valiela et al., 1984).

En la dinámica trófica las bacterias han jugado un papel importante y a la vez indefinido, como fuente nutritiva aprovechada en el consumo de detrito (Teal, 1962; Johannes y Satomi, 1966; Wiebe y Pomeroy, 1973), sin embargo, resultados experimentales han mostrado que su consumo no es nutricional. Bajo una dieta restringida a bacterias heterótrofas la tasa de crecimiento se reduce significativamente (Jensen y Sleggsund, 1980; Levinton y Bianchi, 1981). Por esta razón la proporción de nitrógeno disponible a macroinvertebrados es variable en el tiempo y la ingestión de microorganismos se ha considerado casual, a través de su asociación con partículas alimenticias (López y Levinton, 1978) y es promovida a través de la remoción en el tracto digestivo (Lopez y Kofoid, 1980).

La abundancia de materia orgánica particulada en el sedimento y la asimilación de detrito crustáceos (Adams y Angelovic, 1970; Escobar y Ryer, en preparación) son consideradas como razones que invalidan a las bacterias como fuente alimenticia (Levinton et al., 1984).

La importancia de ambas categorías alimenticias (epifitas y detrito) es evidente por su abundancia en el ambiente de pastos, el valor calórico y contenido de nitrógeno. Su ingestión está en función a los requerimientos nutritivos de cada especie y estadio. Cada estudio les ha conferido importancia a diferentes aspectos en función a los resultados registrados de la composición alimenticia (Moriarty y Barclay, 1981) y abundancia en el ambiente por su producción (Weinstein, 1979). Los experimentos de asimilación que consideraron detrito o algas (Hughes y Sherr, 1983) registran aportes nutricionales variables (Zigman, 1975). Este es un efecto del planteamiento y desarrollo del experimento. Para aseverar dichos resultados es necesario que se lleven a cabo estudios detallados y multifactoriales que corroboren el crecimiento en períodos prolongados de tiempo y condiciones apropiadas al campo.

El consumo de meiofauna ocupó la jerarquía inmediata en la dieta de macroinvertebrados en el ambiente de pastos. La proporción (considerada e categorías) varió entre peracaridos (10%), peneidos y anómuros (25-50%). Esta fracción aportó proteína animal en la promoción de crecimiento en los organismos. Se aportaron así mismo lípidos, los cuales aportaron la mayor concentración energética de componentes requeridos. Los grupos taxonómicos y abundancias registradas de meiofauna en los contenidos alimenticios de los peneidos, carideos y anómuros fueron un reflejo de la proporción existente en el ambiente de pastos, sedimento, hojas y columna de agua. Con incidencia mayor se registraron nemátodos, copépodos harpaticoides, ostrácodos y foraminíferos correspondientes a los taxa más abundantes en sedimento y hojas de pasto (Coull y Bell, 1979; Bell et al., 1984 a,b).

La relación trófica de estos taxa en algunos ecosistemas ha sido establecida claramente (Gibert et al., 1977; Alheit y Scheibel, 1982; Hicks y Coull, 1983), no así en el ambiente de pastos marinos tropicales. El conocimiento está restringido a zonas templadas y subtropicales (Tietjen, 1969; Dennis, 1981; Sogard, 1982). La relación de los patrones de abundancia de estos taxa en ambientes tropicales, así como la competencia por el recurso alimenticio (epifitas) y efecto de la depredación sobre ellos por parte de la macrofauna aún es desconocida.

En el área de estudio se pudo apreciar la importancia de la meiofauna como fuente de alimento, por su abundancia en el ambiente y en los contenidos alimenticios de juveniles y adultos de peneidos y carideos. Los dos grupos dominantes de la meiofauna (copépodos harpaticoides y nemátodos) han sido considerados en ambientes costeros, organismos con una producción secundaria elevada, $1.91\text{g m}^{-2} \cdot 3.8\text{ mg } 10\text{cm}^{-2}$ peso seco (Herman y Heip, 1985; Heip et al., 1985), la cual sostiene y complementa las dietas de los componentes faunísticos.

Las dietas de macroinvertebrados en ambientes de pastos son conocidas a través de las especies dominantes de las comunidades

(Kikuchi y Perez, 1977; Morgan, 1980 y Odgen 1980). La proporción de macrofauna se une en aspectos nutricionales a la fracción de meiofauna por la complementación en la dieta de proteína animal. Su presencia en dietas restringida en el área de estudio a los juveniles de penéidos y adultos de carideos y paguridos, estuvo representada por misidáceos, anfípodos, carideos y poliquetos. En los estudios conductuales, resulta la dispersión constante de la información de un área de estudio a otra. Esto podría atribuirse a la hora de muestreo y hábitos conductuales de alimentación y actividad en el depredador y la presa, apreciados en la composición y abundancia de los organismos. El arte de captura influyó comparativamente en los resultados, ya que de otra forma diversos depredadores hubieran tenido disponibles ciertas presas o densidades de éstas. Los resultados de cadenas alimenticias pueden verse deformados si no se toman las medidas adecuadas en la forma de obtención del material.

Observaciones de laboratorio (Subrahmanyam, 1976) muestran que los crustáceos permanecen durante el día enterrados en el sedimento o escondidos entre las bases de las frondas. Este comportamiento se podría atribuir al manejo e inadaptación a las condiciones experimentales por parte de los organismos como se apreció en la fase experimental de respirometría de este estudio. Observaciones directas por medio de fotografía remota indicaron que especies elusivas permanecen alimentándose de epifitas sobre las frondas de pasto en las horas de iluminación (Fitting, 1984). Así mismo, los experimentos de depredación de crustáceos por peces (Ryer, en prensa) no exhiben patrones diferentes por variaciones en la iluminación. Los dos puntos de vista presentados tienen su interpretación, sin embargo, las capturas diurnas aparecen empobrecidas en abundancia y composición con respecto a las nocturnas. Estas variaciones se atribuyeron por la composición poblacional a patrones de reproducción y alimentación. Sería conveniente realizar detecciones minuciosas de la variación de concentración de oxígeno entre otros factores para puntualizar la causa de este patrón.

En carideos la ingestión de anfípodos y misidáceos ha sido significativa en organismos de talla mayor a 15mm (Morgan, 1980 y Nelson, 1981). Resultados experimentales en zonas subtropicales muestran que la ingestión de proteína animal tiene preferencia con respecto a la procedente de epifitas (Moriarty y Barclay, 1981; Farman, 1982). Los poliquetos, anfípodos y misidáceos han sido reconocidos como componentes tróficos importantes para las cadenas tróficas en ambientes de pastos (Brook, 1977). Los resultados obtenidos en este estudio permiten atribuirles importancia dietética para macroinvertebrados epibénticos de talla mayor a 10mm.

La estructura trófica está compuesta por especies que tienen hábitos conductuales y alimenticios diferenciados asociados a la tasa de crecimiento de cada estudio. En el área de estudio se apreció que una misma especie tiende a establecer variaciones en la dieta en función a sus requerimientos alimenticios. Este tipo

de diversificación del alimento ha sido reconocido a través de registros de unidades tróficas ontogenéticas (Livingston, 1982) en peces del ambiente de pastos. Se establecieron por diversidad trófica y riqueza de las categorías alimenticias, unidades tróficas ontogenéticas en las especies *E. quercum*, *E. scholzei*, *H. blunckianus* y *E. bonairensis*. Los patrones observados fueron: el incremento en la riqueza de categorías alimenticias y de la diversidad trófica a talla mayor.

Variaciones de la dieta y requerimientos alimenticios han sido reconocidos con fines de acuicultura, así como la potencialidad de un alimento en particular a nivel experimental (Marte, 1980, 1982; Gleason y Zimmerman, 1983). En otras especies no se ha llevado el reconocimiento de estas variaciones en la dieta. Los resultados de este estudio permitieron delimitar grupos que compiten por la repartición del recurso y reconocer la proporción a la cual éstos son ingeridos por tallas mayores.

ESTIMACION DEL CONTENIDO ENERGETICO

Desde el inicio del Programa Biológico Internacional se ha consagrado un esfuerzo científico considerable al estudio de la productividad en el medio marino (Herman et al., 1984a). Estos estudios se han enfocado en principio a la descripción de producción y transferencia de material (Fossum, 1984) entre compartimientos de modelos de cajas negras (Odum, 1971). El objetivo final del estudio energético es el conocimiento integral del ecosistema desde un punto de vista energético a través de la interpretación de la dinámica en el tiempo.

El valor calórico de los organismos, ligado a la constitución específica y combinada al estado y condiciones nutritivas particulares ha permitido apreciar los cambios que pudieran estar asociados a los niveles poblacional y estacional. El contenido energético en las especies *Lepidomysia* sp. 1, *S. bonnieroides*, *G. costae*, *Rennulus dorsalis*, *E. craxius*, *H. blunckianus* y *L. dobini* fue notablemente homogéneo con valores que oscilaron entre 2900 y 5800 mg kcal/mg peso seco libre de ceniza.

Estos valores estuvieron en el rango de los valores que por diversos autores han sido registrados en organismos bentónicos (Slobodkin y Richman, 1961; Paine, 1964; Cummins y Wuycheck, 1971; Tyler, 1973; Massini et al., 1973; Fryer et al., 1975; Strong y Daborn, 1977; Duarte et al., 1980). La evaluación del contenido calórico medida a partir del valor de peso seco se atribuyó como una variación de tipo estacional. La diferencia entre estos dos valores alcanzó proporciones entre 43 a 51% de contenido de ceniza. Esta ha sido atribuida por diversos autores (Golley, 1961; Duarte et al., 1980) a exosqueletos calcáreos con valores de 36 al 52%.

Los valores de energía por área (cal/m²) indicaron variaciones estacionales no significativas. Estas se asociaron a la variación

de la biomasa expresada en peso seco en la clase mejor representada para cada período y las variaciones de la densidad. El contenido energético por grupo trófico indicó variaciones notables entre herbívoros y carnívoros, los cuales se atribuyeron a las tasas de depredación en diversas épocas.

Las variaciones estacionales se expresaron como cambios los cuales se sucedieron a cambios en la composición química estacional de los tejidos de los organismos. Los datos de Brody (1945) Vide Crisp (1971) indicaron en los lípidos valores elevados de contenido energético (\bar{x} = 9.45 kcal/g), y menor en proteínas y carbohidratos (respectivamente: \bar{x} = 5.65 kcal/g; \bar{x} = 4.1 kcal/g).

Consecuentemente, los organismos con reservas considerables en forma de grasa tienen contenidos calóricos altos, al igual que los estadios que acumulan lípidos como los huevecillos, larvas lecitotróficas pelágicas y no pelágicas (Vance, 1973), hembras con huevecillos y adultos invernantes (Crisp, 1971). La presencia de estos estadios y su proporción en la población de cada especie ocasionaron las variaciones estacionales de su contenido energético.

En el área de estudio los valores homogéneos de contenido energético se atribuyeron a la constancia de hembras ovígeras con larvas de desarrollo lecitotrófico no pelágico en las especies estudiadas. La predominancia de estas indicó una adaptación de las especies habitantes de los fondos con *Thalassia testudinum* en la estrategia de reproducción y alimentación. *Paragus duracum* fue la excepción a esta observación debido a su patrón de desarrollo en el ambiente lagunar.

La variación de tallas estuvo correlacionada fuertemente a la variación en peso seco (0.96). Los valores estacionales menores de contenido calórico se atribuyeron a hembras de menor talla, con un número menor de huevecillos. El contenido lipídico fue menor por una consiguiente reducción en el número de huevecillos, lo cual a la vez le atribuyó un valor energético menor a cada individuo. Sin embargo, un incremento en la densidad permitió registrar valores puntuales de contenido independientes a las variaciones estacionales.

La producción de huevecillos es dependiente de la talla de las hembras (Fredette y Diaz, 1966a). Se han apreciado variaciones estacionales en el tamaño de éstos (Steele y Steele, 1975). El tamaño de éstos mostró, a la vez, variaciones estacionales (Steele y Steele, 1975). Latitudinalmente se ha apreciado un gradiente en la producción correlacionado más con el aumento en latitud (van Dolah y Bird, 1980). En latitudes mayores éstas tienen un número mayor de huevecillos con respecto a las poblaciones de latitudes menores. Sin embargo en el área de estudio únicamente la talla determinó significativamente el número de huevecillos por hembra ovígera.

Diferencias estacionales en el desarrollo embrionario y la talla de los huevecillos reflejan variaciones en el contenido calórico (Borowsky, 1980; Clarke, 1982; Berthon, 1985). Los huevecillos de talla menor representan un desarrollo acelerado en comparación a los huevecillos de tallas mayores. Este desarrollo se asocia a los cambios en temperatura en ambientes templados y subtropicales. En el área de estudio, la protándria mostró un efecto estacional significativo.

La composición de la estructura poblacional estableció así mismo las variaciones en contenido energético, con cambios estacionales. Una atenuación de las diferencias estacionales en los valores de energía fue atribuido a la densidad, variable estacionalmente.

Los resultados obtenidos en este estudio indicaron estrategias de crecimiento y reproducción diferentes para los tres períodos de muestreo. Un análisis de valores obtenidos de la literatura (Fredette y Diaz, 1985; 1986) indicó la existencia de un gradiente de variaciones en talla, número de huevecillos, velocidad de desarrollo y contenido energético asociados a la temperatura.

Las estrategias reproductivas en invertebrados bentónicos han sido relacionadas por diversos autores (Vance, 1973; Berthon, 1985; Fredette y Diaz, en prensa) a factores reguladores entre los cuales se encuentran la naturaleza y disponibilidad elevada de alimento en los fondos de *Halodule wrightii* y a la presión de depredación. En la zona estudiada se observaron estrategias fisiológicas y poblacionales. Estas estuvieron representadas por el incremento del número de hembras ovíparas con larvas de desarrollo lecitotrófico no pelágico a lo largo del ciclo anual, el contenido energético menor en el verano con respecto a las épocas de nortes y secas y la asociación de tallas menores a una estrategia de reproducción temprana con menor número de huevecillos. La estrategia su atribuyó a la presión por depredación. *Penaeus duorarum* quedó excluido en este análisis por su ciclo de vida en el ambiente lacunar.

Las medidas del flujo de energía permiten en última instancia evaluar tanto la presión de pastoreo en los primeros niveles tróficos así como determinar la cantidad de energía y material disponible a niveles tróficos superiores. La cuantificación y evidencias de la existencia de competencia en diversas relaciones del tipo depredador-presa son aún desconocidas en su totalidad, como lo son: el pastoreo sobre la microflora por parte de la meiofauna, la depredación del epibentos sobre la meiofauna y la depredación en la meiofauna. Las relaciones entre la macrofauna y sus fuentes alimenticias han sido ampliamente documentadas como se citó anteriormente. En el ambiente de pastos, donde el aporte nutricional es diverso y rico, los resultados de los contenidos alimenticios entre localidades implican cambios dietéticos poco convincentes (Kitting, 1984).

Dirección del Flujo.

En niveles tróficos de sistemas biológicos el flujo de energía puede ser trazado a partir de la variación de la abundancia natural de los isótopos estables (C, N, H y S). Estos son útiles como trazadores debido a la diferencia en composición isotópica que existe entre las fuentes de nutrientes inorgánicos y compuestos orgánicos de la trama trófica (Fry y Sherr, 1984). Su aplicación en el estudio de la bioenergética de ecosistemas estuarinos y marinos ha sido exitosa en los últimos años (Estep y Vigg, 1985). La reconstrucción de cadenas alimenticias a partir de la evidencia aportada por el C isotópico formula interrogantes debido que las fuentes alimenticias pueden estar enmascaradas (Swinghamer, et al., 1983), no distinguirse isotópicamente de otras fuentes (Macko et al., 1982) o la dieta cambiar durante el crecimiento. La proporción de isótopos estables de nitrógeno provee información en forma paralela al carbono.

Los trabajos realizados por Fry y Parker (1979) y Fry et al. (en prensa) han mostrado la utilidad de los métodos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en la detección de fuentes de C y N asimilado en las cadenas alimenticias del ambiente de pastos. La composición isotópica (C y N) de los animales es casi idéntica a la fijada por el material vegetal o animal que asimila (Fry y Arnold, 1982; Kitting et al., 1984) en la cual es posible apreciar una sustitución y cambio del valor $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por metabolización. Los resultados de este estudio indicaron un enriquecimiento isotópico de 0.4 a 1.89‰/‰ en C y de 2.4‰/‰ en N y una fragmentación de 0.51 ± 0.76 a 1.45 ± 0.43 y -0.88 ± 0.46 a 1.38 ± 0.69 respectivamente.

Tanto el enriquecimiento como la fragmentación se consideraron menores a los registrados por otros autores (3‰/‰) en estudios tróficos (Smith y Epstein, 1971; Virginia y Dolwiche, 1982; Morgan y Kitting, 1984a, b; Estep y Vigg, 1985). Esta diferencia en el enriquecimiento trófico se podría explicar a partir del desconocimiento que se tiene actualmente con respecto a la metabolización de los compuestos alimenticios (Fogel, comp. pers.).

La fraccionación isotópica del C en cadenas tróficas ha sido ampliamente citada en la literatura (Mills et al., 1984; Stephenson et al., 1984). Sin embargo se carece de información de variaciones de la abundancia natural de ^{15}N en estuarios (Owens, 1985). La fraccionación del N isotópico ha sido citado únicamente en estudios experimentales de alimentación (Macko, et al., 1982; Fry et al., en prensa) en los cuales se relacionan a los procesos de mineralización del nitrógeno orgánico con el enriquecimiento del nitrógeno refractario.

La fuente primaria de la cadena trófica estuvo representada por las epifitas y pasto cuyos valores mostraron variaciones estacionales referidas a los procesos de nitrificación y producción en el ambiente. Variaciones estacionales en los isótopos de macrofitas han sido atribuidas a la fraccionación

durante el proceso de metabolización por vías bioquímicas específicas (Smith y Epstein, 1971) las cuales son reflejadas en la composición de C y N isotópicos. En el área de estudio esta diferencia estacional se interpretó como una asimilación variable atribuida a los nutrimentos y transferencia de carbono (planta-microbios) a través del proceso de respiración en el área, entre otros.

Los valores registrados en nitratos fueron de 0.3 a 34.1 $\mu\text{g-at/l}$; de amonía 0.8 a 57.4 $\mu\text{g-at/l}$ (Lev-Lov, 1979) los cuales fueron selectivamente utilizados.

Las epifitas y el pasto se incorporan al sedimento como detrito con valores respectivos de 0.93 y 0.62‰ en C y 0.74 y 1.08‰ en N. En el caso del N, el enriquecimiento registrado de 3.46 a 4.72‰ en el detrito se atribuyó en parte a inmovilización del N en la capa aeróbica del sedimento durante el proceso de degradación por heterótrofos. Este elemento indicó también que las fuentes dominantes fueron el pasto y las algas. La variación estacional en la composición isotópica de las epifitas y detrito indicaron un proceso de utilización y degradación rápida en comparación de la variación observada entre detrito y pasto donde se apreció un tiempo de residencia mayor. La composición química del detrito es crítica para el decaimiento y modificada por procesos ecológicos.

La variación isotópica de C y N en los compartimientos herbívoros y omnívoros registró valores de enriquecimiento significativamente diferente entre nivel trófico de la dieta y el del consumidor. Para la interpretación se consideró como componente principal de asimilación aquella categoría cuyo valor de fraccionamiento fuera el más elevado. Sin embargo el valor se ve deformado por la combinación de la dieta, que fue evidente en el análisis de contenidos gástricos.

El metabolismo de proteínas es una fuente significativa de energía para crecimiento, como ha sido registrado para camarones en el ambiente natural (Foreman, 1983). El análisis previo de la asimilación del detrito y las epifitas permitieron reconocer su potencial calórico y factibilidad de asimilación por diferentes macrocrustáceos.

El reconocimiento de dietas por tallas en función a las tasas de crecimiento que tiene cada estadio es un factor importante. Los estadios de postlarvas y juveniles tienen una tasa mayor de crecimiento que los adultos. El requerimiento de la fracción C/N, al igual que otros parámetros metabólicos (respiración, asimilación de C y N) se relaciona directamente a la tasa de crecimiento y refleja el costo de mantenimiento. La incorporación diaria de N para crecimiento tiende a superar notablemente la pérdida expresada en la excreción de nitrógeno orgánico disuelto (NOD) y amonio, con valores respectivos de 72 a 83% y 8 a 15% en las primeras y 39 a 55% y 27 a 43% en los segundos (Foreman, 1983). Estos valores nos sugieren que las fases inmaduras tienen

una asimilación elevada con respecto a sus desechos, no así los adultos.

La proporción de oxígeno consumido/N metabolizado es un parámetro que ha sido empleado para establecer los requerimientos dietéticos en crustáceos (Ikeda, 1977). La metabolización de proteínas da tasas bajas de oxígeno consumido/N metabolizado. La inclusión de lípidos y carbohidratos en la dieta incrementa esta tasa al triple. El catabolismo de una dieta restringida a carbohidratos dispararía la tasa al infinito (Clifford y Brick, 1983).

De aquí se puede interpretar que las dietas deben contener proporciones de las diferentes categorías. Las formas inmaduras requieren por lo mismo una dieta elevada en proteína que le permita alcanzar la talla de producción. Esta proteína como se discutirá antes le proporcionan detrito, enfitas y metofauna. Conforme tiene la capacidad de capturar organismos de talla mayor, puede depredar componentes de la macrofauna.

La utilización de las diferentes fuentes de N en el ambiente, en función de la metabolización de proteínas, requeriría de una caracterización y análisis isotópico de aminoácidos individuales (Gaebler et al., 1963) los cuales permitieran establecer qué fracción de enriquecimiento es aportado por cada categoría alimenticia. Las fraccionación isotópica dependería también de la capacidad que tiene cada especie en metabolizar un mismo alimento (Gaebler et al., 1966). De esta forma se interpretaron los valores diferentes de fraccionación apreciados en una fuente común entre dos especies. El valor de abundancia total fue similar en ambas especies. Este registro explica el enmascaramiento comúnmente observado por medio de la tasa isotópica de un sólo elemento. El enriquecimiento indica los procesos biogeoquímicos más complejos de la transferencia (Teeri y Schoeler, 1979) y metabolización en carbono y nitrógeno.

RESPIROMETRIA COMO TASA METABOLICA

En los últimos años se ha apreciado un interés creciente en el conocimiento de la bioenergética de los crustáceos (Stanholler, 1973; Nilsson, 1974). La respiración es un componente importante en el cálculo del presupuesto energético. La documentación actual acerca de la relación que existe entre la respiración y la ecología de crustáceos es en aumento (Verborg, 1983). Se ha podido establecer que factores exógenos y endógenos tienen una influencia significativa sobre la respuesta respiratoria y que en la formulación de modelos energéticos deben ser considerados. Estos factores son, temperatura, salinidad, tensión de oxígeno, presión hidrostática, luz, alcalinidad, pH y parámetros bióticos diversos como actividad y reposo, alimentación, parasitismo, estacionalidad, ritmos circadianos y mareales y presencia de pigmentos respiratorios con sus características respectivas.

Los estudios existentes de presupuestos energéticos han considerado la respiración a nivel comunitario (Pamatmat, 1968; Coull y Vernberg, 1979; Smith et al., 1972, 1973; Warwick y Price, 1979). En estos trabajos se subdivide el consumo en compartimientos de microflora, meio- y macrofauna. En cambio, a nivel individual existen pocos estudios de metabolismo en términos energéticos (Subrahmanyam, 1962; 1976; Dame y Vernberg, 1982; Foreman, 1983; Herman et al., 1984a; Herman y Heip, 1985).

Los resultados obtenidos en este estudio en las especies *Gymnadia compta*, *Penaeus duorarum*, *Edogamoa octaxia*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Libinia dubiani* y *Paquetus bonariensis* aportaron valores a nivel individual, los cuales permitieron evaluar, a través de cuatro tratamientos, las tasas respiratorias en función a actividad y reposo. La demanda biológica en las seis especies fue de 0.21 a 0.49ml/l/h y correspondió al 32 del nivel base de captación, siendo éste de 5.82mlO₂/l.

El contenido de oxígeno en el agua ha sido considerado un factor limitante para la existencia de los organismos inmaduros de los estuarios. En ambientes tropicales la solubilidad del oxígeno es del 6% con respecto a las zonas templada y fría (Cameron y Mangum, 1983). Una reducción en la viscosidad del agua a esta temperatura reduce el costo energético de ventilación aunque el ritmo se incrementa. En estos ambientes, debido a las variaciones nocturnales de producción-respiración, la concentración de oxígeno es crítica. En ambientes someros como las zonas de pastos marinos la concentración puede reducirse considerablemente por acción de las olas y las fuertes corrientes generadas en los crustáceos son de dos tipos: conductuales y fisiológicos (Vernberg, 1983). La respuesta hacia el predominio de condiciones desfavorables de intercambio gaseoso conlleva al desplazamiento de organismos en el ambiente o a adaptaciones de los sistemas circulatorio (producción o incremento estacional en los plómeros respiratorios) y de ventilación (Cameron y Mangum, 1983).

El consumo por especie, en los cuatro tratamientos, mostró dos patrones asociados a la talla, peso y actividad. La demanda de oxígeno fue proporcional a la talla y el peso de los organismos. *G. compta*, *H. pleuracanthus* y *E. bonariensis*, con talla menor a los 10mm tuvieron un consumo de 48 a 78% el valor registrado para *E. duorarum*, *E. octaxia* y *L. dubiani* con talla mayor a 10mm, distinto al tratamiento. Relaciones positivas lineares y exponenciales del consumo total de oxígeno por unidad de tiempo han sido registradas en función a la talla y peso de los organismos (Subrahmanyam, 1962, 1976, Dame y Vernberg, 1982) con tasas metabólicas inversas y una reducción del 75% en el consumo de los más pequeños a los más grandes. En formas inmaduras el consumo de oxígeno varió directamente en 0.85 exponencial como respuesta al peso en sistemas tropicales (Schlander, 1953). De aquí que en el área de estudio se comen en agua los juveniles de tención de oxígeno por especie. Los organismos de talla pequeña tuvieron niveles letales menores a los de los más grandes. En

peneidos este cambio fue hasta tres veces (Subrahmanyam, 1962) mayor en camarones de 10mg con respecto a los de 0.6mg.

La combinación de los cuatro tratamientos permitió evaluar el consumo bajo condiciones de actividad y reposo los cuales se interpretaron con base a ritmos circadianos (patrón de abundancia en los tres períodos de muestreo) de los hábitos de búsqueda e ingestión de alimento y reproducción. A nivel energético los organismos en reposo tuvieron eficiencias de asimilación mayores con respecto a camarones en actividad. En ambos casos el aprovechamiento y gasto para crecimiento fue el mismo, como lo indicaron los valores de contenido energético y los patrones de dieta.

Los resultados experimentales indicaron que las tasas respiratorias expresaron pérdida de energía mayor en organismos activos. Datos experimentales de las tasas de crecimiento, ingestión y muda se consideraron menores en organismos en reposo (Foreman, 1983). La ganancia neta quedó representada en ciclos últimos.

En el tratamiento de oscuridad los organismos mostraron valores elevados de consumo que podrían interpretarse a un patrón nocturno de alimentación o reproducción. Sin embargo, bajo condiciones de iluminación en ausencia de sustrato, los valores reflejaron un consumo elevado de oxígeno. Estos se interpretaron como una predominancia de actividad que simuló migración vertical en la columna de agua así como el impedimento a enterrarse ante la manipulación experimental. A través de este resultado se ha reconocido que el nivel de actividad corporal es importante en la determinación de tasas metabólicas. El nivel de consumo puede incrementarse hasta 10 veces (Froster, 1973) durante la actividad e incrementa insignificadamente el costo energético al hablar de migración vertical (Cameron y Magnus, 1983).

La variación del consumo de oxígeno, asociada a la alimentación y ciclos metabólicos, puede ser el mejor indicador de actividad sin necesidad de tener apreciación de movimientos musculares. Las especies de movilidad baja muestran tasas respiratorias consistentes a su reducido nivel de actividad (Coudl y Verberg, 1970). Esta relación entre tasa metabólica y actividad ha sido reconocida en especies diferentes de crustáceos (Moshiri et al., 1969), asociada a la ausencia de sustrato (Verberg et al., 1977) y con variaciones debidas a patrones marcales de iluminación y naturaleza del sustrato (Verberg, 1983).

En este estudio se apreció que la variación de tasas respiratorias podrían actuar a manera de un mecanismo de protección contra la pérdida de energía metabólica en el período de iluminación contra el incremento de temperatura.

La demanda total de oxígeno por especie se transformó a pérdida de energía en niveles tróficos de la comunidad. El uso de esta información, aplicable a la elaboración de modelos productivos de

producción (McNeil y Lawton, 1970) permitiría elaborar a futuro modelos de ecología de sistema con un fundamento fisiológico que apoyara las ecuaciones a los cambios que ocurren en los ambientes tropicales.

El valor de la tasa respiratoria correspondiente a la macrofauna en la comunidad ha sido reportada con valores del 5 al 20% de la demanda total (Smith et al., 1972, 1973). La respiración bacteriana alcanza valores del 31 a 43% y en función a la textura del sedimento alcanza valores del 65% (Pamatmat, 1960). Factores como parasitismo, el cual fue común en los especies *E. octaviana* e *H. pluricarinatus*, y alimentación, cuando el registro del consumo de oxígeno no fueron considerados en la fase experimental de este estudio. Sin embargo, los resultados fueron consistentes con la elaboración del esquema de flujo energético por cambios estacionales en un *EE* conforme las sugerencias de Vernberg et al. (1977) siguiendo el cambio atribuido a la variación de la temperatura, parasitismo y alimentación. La proporción que representa la macrofauna en el ambiente de pastos requiere del conocimiento de los datos en otros niveles tróficos (microfauna, plancton y metazoana).

El parasitismo atribuido, particularmente hospedador, reduce la tasa metabólica (Anderson, 1975) como respuesta a los cambios en la concentración del metabolismo de lípidos (Vernberg, 1982). En condiciones de alimentación se aprecia un incremento seguido por una recída del 60%, la cual es atribuida al consumo de carbohidratos seguido por una desnutrición del 40% que indicaría la utilización de lípidos y proteínas (Wallace, 1972).

PATRON DE FLUJO ENERGETICO EN LA COMUNIDAD

El diagrama de la estructura trófica en el área de estudio agrupó a los macroinvertebrados epibentónicos dominantes (*Enghecoylella* sp., *Grandispirilla* sp., *Paracerasio*, *Flamopus*, *Caulleryella*, *Camadusa* sp., *Paracerasio*, *Caulleryella*, *Enghecoylella*, *Hippolyte*, *Hippolyte*, *Platycaris*, *Thor dubius* y *Eurytemora*) en tres niveles (herbívoros, omnívoros y detritívoros). Este se representó en forma relativamente simple (lineal) con un número de omnívoros (4) y detritívoros (1) menor al número de consumidores de tercer orden (10, Young et al., 1980). Cada nivel trófico constituyó un compartimento, constituido por especies con adaptaciones morfológicas equivalentes, dietas similares (número y composición de categorías alimenticias) bajo la hipótesis de repartición del hábitat.

En este diagrama se aprecia la energía potencial almacenada activamente por los componentes del compartimento a través de la ingestión de alimento procedente de niveles tróficos inmediatos, la transformación de energía en los niveles y la pérdida irreversible de energía expresada en la respiración. Los fuentes alimenticias de los niveles tróficos se translaparon. Por su

dominancia en la dieta permitieron el reconocimiento de unidades tróficas ontogenéticas y categorías alimenticias.

El diagrama representó la interacción de las especies en la comunidad a través de relaciones consideradas binarias. Estas se reflejaron cambios estacionales significativos, sin embargo se apreciaron interacciones de magnitud diferente en función a los cambios de los parámetros comunitarios. La composición, abundancia, diversidad, la variación en la densidad de las especies dominantes y frecuentes, la composición y estructura poblacional de las especies dominantes, la variación en la composición isotópica de los productores detrítico y productores primarios) y la composición de las dietas en las especies dominantes en los tres periodos. Este número de factores aparenta una estructura compleja. Sin embargo la evaluación energética de cada compartimiento y la dirección del flujo energético, establecido a partir de la caracterización isotópica del C y N, permitieron reconocer el patrón de la estructura, la cual quedó determinada por un número de procesos biológicos simples (composición, estructura poblacional, variación dietética, disponibilidad entre niveles, etc.) a partir de bases teóricas establecidas (Pimm y Lawton, 1978).

Los resultados de este análisis tuvieron un seguimiento de los patrones estadísticos y modelos predictivos descritos por Pimm (1972). El diagrama tuvo una longitud de tres niveles en los cuales se ubicaron los macroinvertebrados omnibióticos (herbívoros, omnívoros y detritívoros). A través de datos publicados para el necton en el área de estudio, el diagrama se extendió un nivel adicional que representó a los carnívoros. El contenido de los datos de necton se sumó a los de macroinvertebrados epibióticos, resultando de estos el cálculo de transferencia de energía en el diagrama para el ambiente de pastos.

La longitud de la cadena, incluido el necton, se limitó a 5 compartimientos: diagrama en el cual se incluyeron los parámetros estructurales y funcionales del sistema (Pimm, 1982). Estos fueron: a. la atenuación del flujo de energía al ascender en la cadena trófica, b. la ventaja de los organismos de consumir tan bajo como posible en la cadena alimenticia, c. la eficiencia en la relación de costo-beneficio a partir de la talla y el diseño; d. la fragilidad de la cadena en función a la estabilidad del sistema y la complejidad en el patrón de la estructura trófica de la comunidad dominada por invertebrados.

El flujo de energía se originó en el nivel de productores primarios (epifitas, pasto, fitoplancton y mangla) y detritos microflora. El patrón de transferencia de un nivel trófico a otro (productores a herbívoros, herbívoros a omnívoros, omnívoros a consumidores de tercer orden) fue elevado en niveles menores (48.7%) y se redujo a niveles mayores (11.91%). Laguna de Términos con una disponibilidad de 45.2 kcal/m²/día en productores primarios (incluidos mangla, pastos, epifitas y fitoplancton),

con un subcompartimiento de detrito suma un total de 78kcal/m²/día en productores. Este se consideró en el intervalo de productividad alta. Este estudio indicó que no hay evidencia de cadenas largas por la alta productividad, y que la mayor parte no es aprovechada *in situ* y es exportada a la plataforma continental adyacente.

Los niveles tróficos correspondientes a herbívoros, omnívoros y detritívoros del ambiente de pastos están compuestos numéricamente, y en parte también su biomasa, por macroinvertebrados energéticamente eficientes. El aspecto teórico implica que la longitud del esquema de la cadena alimenticia por encima de niveles tróficos dominados por grupos de eficiencia energética elevada no es mayor a dos ya que la fragilidad de la cadena se incrementa con el tamaño de ésta. La eficiencia en la asimilación de C y N alcanzan valores de 30 a 80% (Forsman, 1983). Estos están en función a la tasa de desarrollo del organismo y la tasa de renovación. Las fases inmaduras (postlarvas y juveniles) y especies con períodos de vida cortos (menos de 2 meses) tienen una asimilación mayor que los estudios maduros. De esta forma la eficiencia ecológica del 10% (Hutchinson, 1959) ha sido abandonada en diversos ecosistemas (Pace et al., 1994). Los resultados obtenidos en el área de estudio registraron eficiencia ecológica en un intervalo de 11.9 a 42.3%.

El número de especies de macroinvertebrados epibentónicos fue elevado, de 40 en el ciclo anual. Las formas en las cuales se organizó una trama trófica con número elevado de especies, es a través de patrones de retícula y compartimento. Se reconocieron como vías separadas a los organismos que continuaron predominantemente detrito y a los organismos que consumieron predominantemente algas y pasto, a pesar de la coincidencia de dietas en ambas categorías. Se consideró así mismo la existencia de retornos en los cuales se reconoció la regeneración de nutrientes vía la utilización y degradación de la materia orgánica. El diagrama lineal simple reflejó un grado de complejidad en la interacción de especies a nivel comunitario.

El patrón del diagrama trófico en la comunidad tuvo tres características estructurales (entendiéndose por estructura las fluctuaciones de riqueza y densidad en el tiempo y el espacio): a) número elevado de especies, b) restricción de la longitud trófica (a 5 niveles en total) y c) tendencia a la complejidad del patrón lineal a través de la compartimentación por coincidencia entre dietas.

Se reconocieron tres funciones del diagrama (entendiéndose por función el tipo y cantidad de energía que fluye en la comunidad). a) la elasticidad de la comunidad del ambiente de pastos a lo largo del ciclo anual, con la retención de las especies dominantes con sus respectivos cambios en la abundancia atribuidos a perturbaciones.

b) El reciclamiento de los nutrientes por los componentes de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos a través de fragmentación, incorporación y transferencia en la cadena. Como evidencia de este proceso se observaron los resultados de fragmentación del N isotópico a lo largo de los productores, herbívoros, omnívoros y detritívoros. En estos se registró metabolización diferencial de las categorías alimenticias que requiere un estudio biogeoquímico de mayor profundidad.

c) la resistencia de la comunidad a la perturbación. Está se refleja en el número elevado de especies disponibles en los niveles tróficos estimados para omnívoros, detritívoros y carnívoros. La capacidad de evasión al depredador por las especies sobrevivientes incrementa la estabilidad de la comunidad en función al número y biomasa.

La relación entre la estructura y función comunitarias se explica a través del patrón de sucesión. El experimento de selectividad por sustrato indicó en períodos a corto y largo plazo de permanencia y retención de especies dominantes en el campo y el ingreso de especies nuevas (raras y ocasionales) que marcaron las perturbaciones de diferente escala en la comunidad. El funcionamiento del ecosistema depende del conocimiento de la estructura de la cadena alimenticia. En este estudio su conocimiento promovió la ordenación de estructuras y guía al reconocimiento de problemas teóricos y aplicados (vía experimentación) para la elaboración de modelos predictivos en el ecosistema.

CONCLUSIONES

1. La comunidad de macrocrustáceos epibénticos del ambiente de pastos en la localidad de El Cayo estuvo compuesta por 40 especies cuyos componentes dominantes correspondieron a los taxa Mysidacea, Amphipoda y Decapoda.
2. Cuatro especies Iphromysis sp. 1, Hippolyte pleuracanthus, Cymadusa compta y Penaeus duorarum contribuyeron con el 88% de la abundancia total. Un 9% adicional fue aportado por Elasmopus pocillimanus, Hommanicella floridana, Grandidierella bonieroides, Thor gobkini, Palaeomonetes octaviani y Pagurus bonairensis.
3. El patrón de actividad de las especies fue nocturno, con valores de abundancia 50 veces mayores en magnitud a los de las capturas diurnas.
4. Los parámetros de riqueza específica y diversidad reflejaron este mismo patrón, el cual se interpretó por ritmos circadianos y maruales.
5. La estructura comunitaria exhibió un patrón estacional atribuido a los cambios de temperatura, salinidad y producción de epifitas en los periodos de estiaje, precipitación y tormentas de invierno.
6. Las especies dominantes permanecieron en la comunidad a lo largo del ciclo anual; se reconoció una incorporación estacional del 75% de las especies.
7. El tiempo de exposición de estructuras artificiales determinó la velocidad de incorporación de componentes faunísticos a la comunidad; lo cual, a la vez, determinó la selectividad de las especies al tipo de sustrato, atribuida al patrón de colonización de epifitas como fuente alimenticia primaria en el ambiente de pastos.
8. En la estructura poblacional de Iphromysis sp. 1, Cymadusa compta, Elasmopus pocillimanus, Grandidierella bonieroides, Penaeus duorarum, Palaeomonetes octaviani, Hippolyte pleuracanthus, Thor gobkini y Pagurus bonairensis el número de hembras fue dos veces mayor al de machos y las hembras ovíferas representaron 70% de las poblaciones en los tres periodos. Las especies se consideraron multivoltinicas. Un incremento en la proporción de juveniles y la disminución de la talla de las hembras ovíferas reflejaron un patrón estacional en la estructura poblacional el cual se interpretó como un mecanismo de evasión de las presas y la incorporación y repartición de los recursos en el ambiente.

9. La producción de organismos menores a 25mm en Iapromysis sp. 1, Cymadusa compta, Elaeopus pacillimanus, Grandidicerella benicroides, Penaeus duorarum, Ealaemonetes octaviae, Hippolyte pleuracanthus, Thor bobkini y Esacus benairrensis fue, por especie, de 0.4g peso seco/m²/año. El contenido calórico fue de 2900 a 5200 mg/mcal/mg en peracáridos y de 4100 a 5700 mg/mcal/mg en carideos.
10. La longitud y densidad de cerdas en las antenas y la complejidad estructural (espinas, cerdas en quetas y dactilos se correlacionaron con la detección de alimento por su composición química. La longitud y densidad de cerdas y la presencia de canastas filtradoras determinaron los mecanismos de selección y manipulación del alimento. El grado de desarrollo de estructuras trituradoras y de retención en la cámara gástrica determinaron el estado de ingestión del material alimenticio.
11. Se reconocieron 14 categorías alimenticias de epífitas, detrito, meio- y macrofauna en el espectro trófico de Iapromysis sp. 1, Cymadusa compta, Elaeopus pacillimanus, Grandidicerella benicroides, Penaeus duorarum, Ealaemonetes octaviae, Hippolyte pleuracanthus, Thor bobkini y Esacus benairrensis a partir de las cuales se realizó el reconocimiento trófico con apoyo de los parámetros de diversidad y riqueza trófica.
12. En las especies Ealaemonetes octaviae, Hippolyte pleuracanthus y Esacus benairrensis se reconocieron unidades tróficas ontogénicas en función al incremento de talla y requerimientos nutricionales implicados en el crecimiento y maduración.
13. El diagrama de estructura trófica ubicó a las especies dominantes en tres niveles. Las especies Iapromysis sp. 1, Cymadusa compta, Elaeopus pacillimanus, Grandidicerella benicroides, postlarvas de Penaeus duorarum y juveniles de Hippolyte pleuracanthus se agruparon como herbívoros. Las especies Penaeus duorarum (juveniles), Ealaemonetes octaviae, Hippolyte pleuracanthus y Thor bobkini se agruparon como omnívoros y Esacus benairrensis como detritívoro.
14. El enriquecimiento isotópico de uno a otro nivel trófico fue de 0.4 a 1.69‰/‰ para C y de 0.2 a 2.4‰/‰ para N en la corroboración de las fuentes alimenticias y determinación de la dirección del flujo energético por medio de la composición y fragmentación isotópica de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$. Esto se interpretó a partir de la metabolización diferencial de las diferentes categorías alimenticias por cada especie.
15. Las epífitas fueron la principal fuente alimenticia en herbívoros con una fragmentación de 0.4 a 1.69‰/‰ de C y -0.81 a 1.53‰/‰ de N.

16. En omnívoros la proporción de nitrógeno asimilado de la proteína animal fue más indicativa que la fuente de C con una fragmentación de 0.4 a 2.4%/oo de N.
17. El consumo de oxígeno en *Cymadusa compta*, *Panagaeus duorarum*, *Palaeomonetes octavidae*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor dobbini* y *Pagurus bonariensis* fue equivalente al 8% (0.21 a 0.49ml/l/h) del nivel base. Se correlacionó a la talla, peso y patrón de actividad de cada organismo y fue un factor determinante del nivel total de cada especie.
18. El gasto energético representado por la respiración representó 87.4% de la energía contenida en el compartimiento de herbívoros, el 53.5% de los omnívoros y el 4.4% de los detritívoros.
19. El contenido energético aportado por las especies *Lophomysis* sp.1, *Cymadusa compta*, *Elasmopus occillimanus*, *Grandidierella bonieroides*, *Panagaeus duorarum*, *Palaeomonetes octavidae*, *Hippolyte pleuracanthus*, *Thor dobbini* y *Pagurus bonariensis* a la comunidad fue de 19.11kcal/m²/d en el nivel de herbívoros y de 7.81kcal/m²/d en el nivel de omnívoros y de 4.03kcal/m²/d en el nivel de detritívoros.
20. La eficiencia ecológica fue diferente al 10% teórico. En especies cuya población fue 100% herbívora (peracaridos) la eficiencia fue de 1.7 a 2.1%. En omnívoros y detritívoros, el complemento aportado por proteína animal incrementó la eficiencia, 5.9 a 30.5%. La incorporación de detrito en las dietas de los tres niveles incrementó la eficiencia en 0.3 veces.
21. La estructura trófica siguió un patrón lineal entre compartimientos con uniones múltiples intracompartimentales, atribuidas al traslape de las dietas de omnívoros. Se caracterizó ésta por un elevado número de especies, y la relación entre cada especie en diferentes estadios y la restricción en la longitud de la trama.
22. Se reconocieron tres funciones de la estructura trófica en el ciclo anual que explican la estabilidad de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos. Estas fueron la elasticidad, reflejada en la permanencia de las especies dominantes; el patrón múltiple de metabolización y reincorporación de las fuentes de carbono y nitrógeno por los organismos en la transferencia de material; y la resistencia de la comunidad, reflejada en el número elevado de especies y unidades tróficas ontogenéticas.

LITERATURA CITADA

- ADAMS, S.M. y J.W. ANGELOVIC. 1970. Assimilation of detritus and its associated bacteria by three species of estuarine animals. *Chesapeake Sci.* 11:247-254.
- AGUIRRE LEON, A. 1984. Aspectos taxonómicos, ecología, biología y dinámica trófica de las poblaciones de mojarras de la Laguna de Términos, Sur del Golfo de México. Tesis de Maestría. UNUPYF del CCH. UNAM. 200pp.
- AGUIRRE LEON, A., A. YÁREZ ARANCIBIA, y F. AMEZCUA LINARES. 1982. Taxonomía, diversidad, distribución y abundancia de las mojarras en Laguna de Términos, Campeche (Pisces: Muerridae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 9: 213-250.
- AGUILAR, A.V. 1985. Camarones penéidos de la Laguna de Términos, Campeche: Composición, distribución y parámetros poblacionales. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 45 pp.
- ALHEIT, J. y W. SCHEIBEL. 1982. Benthic harpacticoids as a food source for fish. *Mar. Biol.* 70:141-147.
- ALVAREZ, F. 1984. Aspectos poblacionales de las postlarvas epibentónicas de *Penaeus* (*Farfantepenaeus*) *duorarum*, Burkenroad 1937, en la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 83pp.
- ANDERSON, G. 1975. Metabolic response of the caridean shrimp *Eupemonetes pugio* to infection by the adult epibranchial isopod parasite *Ergasilus penicillula*. *Comp. Biochem. Physiol.* 65B:201-207.
- ANDREWS, J.W. y L.V. SICE. 1972. Studies on the nutritional requirements of penaeid shrimps. *Proc. Ann. World. Meet. Maric. Soc.* 3: 403-414.
- BARBER, W.E., J.G. GREENWOOD y P. CROOKS. 1979. Artificial seagrass: A new technique for sampling the community. *Hydrobiol.* 65: 135-140.
- BARNARD, J.L. 1984. The families and genera of marine decapod amphipods. U.S. National Museum Bull. # 271. Smithsonian Institution Press. 535pp.
- BAUER, R.T. 1984. Diel and seasonal variations in abundance and species composition of seagrass (*Thalassia*) mobile invertebrate epifauna in Puerto Rico. (Documento inédito, 15pp.)
- BAUER, R.T. 1985a. Diel and seasonal variations in species compositions and abundance of the caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) from seagrass meadows on the north coast of Puerto Rico. *Bull. Mar. Sci.* 36:159-162.

- BAUER, R.T. 1985b. Hermit crab fauna from seagrass meadows in Puerto Rico: Species composition, diet and seasonal variation in abundance. *J. Crust. Biol.* 5: 249-257.
- BEKLEMISHEV, C.W. 1962. Superfluous feeding of marine herbivorous zooplankton. *Rapp. P.V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 153: 108-113.
- BELL, S.S., J.C. KERN y K. WALTERS. 1984a. Sampling for meiobenthic taxa in seagrass systems: lessons from studies in a subtropical Florida estuary. *U.S.A. Ig: Internat. Symp. Shallow Water Benthic Invert. Indian Ocean.*
- BELL, S.S., K. WALTERS y J.C. KERN. 1984b. Meiofauna from seagrass habitats: A review and prospectus for future research. *Estuaries* 7:331-338.
- BELL, J.D., A.S. STEFFE y M. WESTOBY. 1985. Artificial seagrass: How useful is it for field experiments on fish and macroinvertebrates? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 90: 171-177.
- BERTHON, J.L. 1985. Comparaison de la biomasse et du contenu énergétique d'un copépode planctonique: *Acartiacyclops vernalis* (Fischer, 1853). *Hydrobiol.* 123:223-231.
- BIRKUND, J. 1977. Biomass, growth and production of the amphipod *Corophium insidiosum* Crawford, and preliminary notes on *Corophium volutator* (Pallas). *Ophelio* for 167-203.
- BOESCH, D.F. 1977. Application of numerical classification in ecological investigations of water pollution. Special Scientific Reprint # 77. Virginia Institute of Marine Science, 117pp.
- BOICOURI, W.C. 1987. Estuarine larval retention mechanisms on two scales. In: Kennedy, V.S. (Ed.) *Estuarine Comparisons*. Academic Press, 445-457pp.
- BOROWSKI, R. 1980. Reproductive patterns of three intertidal salt-marsh gammaridean amphipods. *Mar. Biol.* 55:327-334.
- BOSTON, M.A. y A.J. PROVENZANI. 1982. Attempted hybridization of the grass shrimp *Palaeomonetes* (Coelidae, Palaemonidae) with characters of juveniles. *Estuaries* 5: 165-174.
- BOTELLO, A.V. 1978. Variación de los parámetros hidrológicos en las épocas de sequía y lluvias (mayo y noviembre de 1974) en la Laguna de Términos, Campeche. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. Mexico* 5: 159-178.
- BOUSFIELD, E.L. 1975. Shallow-water gammaridean amphipods of New England. Cornell University Press, 312pp.
- BOWERS, J.A. y N.E. GROSSNICHELE. 1978. The herbivorous habits of *Mysis relicta* in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 23:767-776.

- BRANER, M. 1985. A simple random path method for the analysis of flow networks. *Ecol. Mod.* 28:165-180.
- BRATTEGARD, T. 1970 a. Marine biological investigations in the Bahamas. II. Mysidacea from shallow water in the Bahamas and Southern Florida. Part 2. *Sarsia* 41: 1-36.
- BRATTEGARD, T. 1970 b. Mysidacea from shallow water in the Caribbean Sea. *Sarsia* 43: 111-154.
- BRATTEGARD, T. 1973. Mysidacea from shallow water on the Caribbean coast of Colombia. *Sarsia* 54: 1-66.
- BRATTEGARD, T. 1974a. Additional mysidacea from shallow water on the Caribbean coast of Colombia. *Sarsia* 57: 47-86.
- BRATTEGARD, T. 1974b. Mysidacea from shallow water on the Caribbean coast of Panama. *Sarsia* 57: 87-103.
- BROOK, I.H. 1977. Trophic relationships in a seagrass community *Thalassia testudinum* in Card Sound, Fla. Fish diets in relation to macrobenthic and cryptic faunal abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106:219-229.
- BROWN, D.L. 1962. On the Ecology of *Teostoma* in Charleston Pond, Rhode Island. M.Sc. Thesis, University of Rhode Island. 51pp.
- BUESA, R.J. 1974. Population and biological data on turtlegrass (*Thalassia testudinum* Koenig, 1805) on the northwestern Cuban shelf. *Aquaculture* 4: 207-226.
- CAILLOUET, C.W., B.J. FONTENOT, y R.G. BURGAS. 1968. Diel fluctuations in the catch of postlarval white shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus) with a Renfro beam trawl. *Bull. Mar. Sci.* 18: 627-635.
- CAINE, E.A. 1974. Comparative functional morphology of feeding in three species of caprellids (Crustacea, Amphipoda) from the northwestern Florida Gulf Coast. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 15:81-96.
- CAINE, E.A. 1975. Feeding and masticatory structures of selected anomura (Crustacea). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 19:277-291.
- CAMERON, J.H. y E.F. HANSEL. 1985. Environmental adaptations of the respiratory system: ventilation, circulation, and oxygen transport. In: Bliss, D.E. (Ed.) *Environmental Adaptations*. Vol.8 *The Biology of Crustacea* Cap. 2:43-63.
- CARRILLO, R. 1985. Caracterización de bacterias heterótrofas en los aportes de la Laguna de Términos a la Bahía de Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 24pp.
- CARRILLO, S.A. 1982. Algunos aspectos ecológicos de la macrofauna benthica de las praderas de *Thalassia testudinum* de la Laguna de

Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 71pp.

CHACE, F. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expedition with a summary of the West Indian Shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). Smithsonian Contributions to Zoology # 98. Smithsonian Institution Press. 179pp.

CHACE, F. 1974. Shrimps of the Pasiphaeoid genus *Leptochela* with descriptions of three new species (Crustacea: Decapoda: Caridea). Smithsonian Contributions to Zoology #222. Smithsonian Institution Press. 51pp.

CHAVANCE, F., D. FLORES HERNANDEZ, A. YAREZ-ARANCIBIA, y F. ANIZUA LINARES. 1984. Ecología, biología y dinámica de las poblaciones de *Bairdiella chrysopus* en la Laguna de Términos, Sur del Golfo de México (Pisces: Urolophidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Natl. Auton. México. 11: 123-160.

CHEVREUX, E. y L. FABIÉ. 1925. Faune de France. 9. Amphipodes. Office Central de Faunistique. Fed. Fra. Soc. Sci. Nat. 438: 246-247.

CHOU, Y.L. 1983. Análisis estadístico. Interamericana. 800pp.

CLARKE, A. 1982. Temperature and embryonic development in polar marine invertebrates. Int. J. Invert. Reprod. 5:71-82.

CLIFFORD, H.C. y R.W. BRICK. 1985. Nutritional physiology of the freshwater shrimp, *Macrobrachium americanum* (de Man). I. Substrate metabolism in fasting juvenile shrimp. Comp. Biochem. Physiol. 74:561-568.

CLIFFORD, H.T. y W. STEPHENSON. 1975. An introduction to numerical classification. Academic Press. 229pp.

COEN, L.D., K.L. HECK y L.G. ABLE. 1981. Experiments on competition and predation among shrimps of seagrass meadows. Ecology. 62: 1484-1493.

COMPTON, C.E. 1977. A study of the mysidacean fauna of the Upper Laguna Madre. M.S. Thesis. Texas A & M University, Texas. 154pp.

CONOVER, R.J. 1978. Transformation of organic matter. In: Kinne, O. (Ed.). Marine Ecology. Vol.4. pp. 221- 497.

COOPER, W.E. 1965. Dynamics and production of a natural population of a freshwater amphipod *Hyalella astega*. Ecol. Monogr. 35: 377-394.

COULL, B.C. y S.S. BELL. 1979. Perspectives of marine macrofaunal ecology. In: R.J. Livingston (Ed.) Ecological processes in coastal and marine ecosystems. Plenum Press. 189-216pp.

- COULL, B.C. y W.B. VERNBERG. 1970. Harpacticoid copepod respiration: Enhydrosoma propinquum and Leopipedia helgolandica. Mar. Biol. 5:314-344.
- CRIBLES, M.M. 1984. Shrimps associated with coelenterates, echinoderms, and molluscs in Sta. Marta Region, Colombia. J. Crust. Biol. 4: 307-317.
- CRISP, D.J. 1971. Energy flow measurements. In: Holme, N.A. y A.S. McIntyre (Eds.) Methods for the study of benthos., Handbook #16. Blackwell Sci. Pub. Oxford. 197-279.
- CUMMINS, K.W. y T.C. WUYCHECKE. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. Mitt. Int. Ver. Limnol. 10.
- CUSHING, D.H. y T. VUCETIC. 1963. Studies on a Calanus patch. III. The quantity of food eaten by Calanus finmarchicus. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 43: 349-371.
- DALL, W. y D.J.W. MORIARTY. 1983. Functional aspects of nutrition and digestion. In: Mantel L.H. (Ed.) Internal anatomy and physiological regulation. Vol. 5 The Biology of Crustacea. Academic Press. Cap. 4:215-261.
- DAME, R.F. y F.J. VERNBERG. 1982. Energetics of a population of the mud crab Emerita berghii (Milne Edwards) in the North Inlet Estuary, South Carolina. J. exp. mar. Biol. Ecol. 63:183-193.
- DAY, J.W., W.G. SMITH, P.R. WAGNER y W.C. STARR. 1973. Community structure and carbon budget of a salt marsh and shallow bay estuarine system in Louisiana. U.S.G. Press. 77pp.
- DAY, J.W., R.H. DAY, M.T. BARREIRO, F. LEY-LOU y C.J. MADDEN. 1982. Primary production in the Laguna de Términos, a tropical estuary in the southern Gulf of Mexico. Ocean. Acta: 269-276.
- DENNIS, R.E. 1981. The role of semi-rigid Sveinnesia filiformis and sediment stability on benthic harpacticoid copepods. M.Sc. Thesis. Florida State U. Tallahassee. 127pp.
- DESHIMARU, O. y K. FURUKI. 1975. Studies on Purified Diet for Prawn. VII. Adequate Dietary Levels of Ascorbic Acids and their Mixture as N Source. Bull. Jpn. Soc. Fish. 41: 101-105.
- DRESSLER, R. 1981. Investigación sobre mareas y efectos del viento en la Laguna de Términos (México) mediante un modelo hidrodinámico-numérico. Informe Técnico 0582-01 CICESE. 19pp.
- DUARTE, W.E., F. JARA y C.A. MORENO. 1980. Contenido energético de algunos invertebrados bentónicos de la costa de Chile y fluctuación anual en Mytilus chilensis Hape, 1854. Boln. Inst. Oceanogr. S. Paulo 29: 157-162.

- DUCCING, V. 1985. Efecto de la marea en la distribución y abundancia de larvas de algunas especies de la familia Clupeidae en la Boca del Carmen, Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. Sipp.
- DUGAN, P.J. 1983. Seasonal and geographic distribution of seven decapod crustaceans in Appalachee Bay, Florida. *Contrib. Mar. Sci.* 26: 65-79.
- DURAKO, M.J. y M.D. MUEFLER. 1985. Factors affecting the reproductive ecology of seagrass. *Estuaries* 8: 16A.
- EISEMAN, N.J., M. HEAGHER, R. RICHARDS, y G. STANTON. 1974. Studies on the benthic and shoreline plants of the Indian River Region. In: A. Fehiman (Eds.) *First Annual Report of the Indian River Study, 1973-1974*. pp.256-292.
- ESCOBAR, E. 1984. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos en Laguna de Términos, Campeche: Composición y estructura. Tesis de Maestría. UACQYF del CCH, UNAM. 191pp.
- ESTEP, M.L. y G. VIGG. 1985. Stable C and N isotope tracers of trophic dynamics in natural populations and fisheries of the Laurentian Lake System, Nevada, Ca. *J. Fish. Aqu. Sci.* 42:1712-1719.
- FASHAN, M.J.R. 1981. Flows of energy and materials in marine ecosystems: Theory and practice. Plenum Press. 733pp.
- FELDER, D.L. 1973. An annotated key to crabs and lobsters (Decapoda, Reptantia) from coastal waters of the North Western Gulf of Mexico. Dept. Zoology and Physiology, Louisiana State University, Baton Rouge. 80pp.
- FELGENHAUER, B.E. y L.G. ABELE. 1983. Ultrastructure and functional morphology of feeding and associated appendages in the tropical freshwater shrimp *Allya lanosus* (Herbst) with notes on its ecology. *J. Crust. Biol.* 3:353-365.
- FERNANDEZ, M.L. 1985. Estudio comparativo de la epifauna asociada a praderas de *Thalassia testudinum* entre los ambientes marino y lagunar en la costa de Campeche, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. 87pp.
- FERRERA, P. y D.E. ACAL. 1984. Estudio de la comunidad ictioplanctónica de la Laguna de Términos. Tesis de Licenciatura. ENEP Ixtacala. UNAM. 92pp.
- FLORES COTO, C. 1985. Estudio comparativo del ictioplancton de las lagunas costeras de Ixmiquila, Alvarado y Términos, del Golfo de México. Tesis de Doctorado. UACQYF del CCH, UNAM. 147pp.
- FOLEY, R.L. 1969. Petrology of sedimentary rocks. Hemphill Pu. Co. 182pp.

- FOREMAN, E. 1983. The ecology of Penaeus setiferus: habitat selection, carbon and nitrogen metabolism, and simulation modeling. Ph.D. Dissertation. U. of Georgia, Athens. 151pp.
- FOULDS, J.B. y K.H. MANN. 1978. Cellulose digestion in Mysis stenolepis and its ecological implications. Limnol. Oceanogr. 23: 760-766.
- FREDETTE, T.J. y R.J. DIAZ. 1986 a. Life history of Gammarus mucronatus Say (Amphipoda: Gammaridae) in warm-temperate estuarine habitats, York River, VA. J. Crust. Biol. 6: 57-78.
- FREDETTE, T.J. y R.J. DIAZ 1986 b. Secondary production of the crustacean Gammarus mucronatus Say (Amphipoda: Gammaridae) in warm-temperate estuarine habitats, York River, VA. J. Crust. Biol. 6:729-748.
- FRY, B. 1981. Tracing shrimp migration and diets using natural variations in stable isotopes. Ph. D. Dissertation. University of Texas, Austin. 225pp.
- FRY, B. y C. ARNOLD. 1982. Rapid $^{13}C/^{12}C$ turnover during growth of brown shrimp (E. aztecus). Oecologia 54:200-204.
- FRY, B. y P.L. PARKER. 1979. Animal diet in Texas seagrass meadows: ^{13}C evidence for the importance of benthic plants. Est. Coast. Mar. Sci. 8:497-509.
- FRY, B. y E.B. SHERR. 1984. $\delta^{13}C$ measurements as indication of C flow in marine and freshwater ecosystems. Contrib. Mar. Sci. 27:13-47.
- FRYER, G. 1960. Evolution and adaptive radiation in the Cladocera (Crustacea: Cladocera): A study in comparative functional morphology and ecology. Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B. 254: 321-385.
- FULTON, R.S. 1982. Preliminary results of an experimental study of the effects of mysid predation on estuarine zooplankton community structure. Hydrobiologia 93: 79-84.
- GAEBLER, O.H., H.C. CHOITZ, T.G. VITTI y R. VUKMIROVICH. 1963. Significance of ^{15}N excess in nitrogenous compounds of biological origin. Can. J. Biochem. Physiol. 41:1089-1097.
- GAEBLER, O.H., T.G. VITTI y R. VUKMIROVICH. 1966. Isotope effects in metabolism of ^{15}N and ^{13}C from unlabeled dietary proteins. Can. J. Biochem Physiol. 44:1249-1257.
- GARCIA, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koepen. Inst. de Geografía. UNAM. 84pp.
- GAUCH, H.G. 1977. ORDIFLEX. A flexible computer program for four ordination techniques: weighted averages, polar ordination, principal components analysis, and reciprocal averaging. Cornell University Press. 185pp.

- GAUCH, H.G. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press. 298pp.
- GLEASON, D.F y R.J. ZIMMERMAN. 1984. Herbivory potential of postlarval brown shrimp associated with salt marshes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 84:235-246.
- GODFREY, M.M. 1970. Seasonal changes in the macrofauna of an eelgrass (*Zostera marina*) community near Beaufort. N.C. M.Sc. Thesis. Duke University Durham, N.C. 212pp.
- GOLLEY, F. 1961. Energy values of ecological materials. Ecology 42:581.
- GORE, R.H., E.E. GALLANER, L.E. SCOTTO, y H.A. WILSON. 1981. Studies on decapod crustacea from the Indian River Region of Florida. XI. Community composition, structure, biomass and species relation ships of seagrass and drift-associated macrocrustaceans. Est. Coast. Shelf Sci. 12: 485-508.
- GORECKI, A. 1975. Calorimetry in ecological studies. In: Grodzinski, W., R.Z. Fikowski y A. Duncan (Eds.). Methods for Ecological Energetics. IBI Handbook 24. 275-281.
- GRAHAME, J. 1983. Adaptive aspects of feeding mechanisms. In: Verberg, F.J. y W.B. Verberg (Eds.) Environmental adaptations Vol. 8 The Biology of Crustacea. Academic Press. Cap.3: 105-177.
- GRAY, J.S. 1981. The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities. Cambridge University Press. 105pp.
- GREENING, H.S. y R.J. LIVINGSTON. 1982. Diel variations in the structure of seagrass. Associated epibenthic macroinvertebrate communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 7: 147- 156.
- GRIVEL-PIÑA, F. y R. ARCE. 1975. Configuración zonal en la Laguna de Términos, Campeche. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Auton. Mexico 21: 139-144.
- HAM, A. 1985. Caracterización de la actividad sulfurizadora y sus relaciones ecológicas en un sistema estuarino tropical asociado a la Laguna de Términos, Campeche, México, en épocas de seca, lluvias y nortes. Tesis de Licenciatura. ENEP- Iztacala. UNAM. 100pp.
- HARRISON, P.G. 1982. Control of microbial growth and of amphipod grazing by water soluble compounds from leaves of *Zostera marina*. Mar. Biol. 67:225-230.
- HECK, K.L. 1976. Community organization in tropical and temperate seagrass (*Halodule wrightii*) meadows. Ph. D. Dissertation. Florida State University. Tallahassee, Fla. 213pp.

- HECK, K.L. 1977. Community structure and the effects of pollution in seagrass meadows and adjacent habitats. *Mar. Biol.* 35: 345-375.
- HECK, K.L. 1979. Some determinants of the composition and abundance of motile macroinvertebrate species in tropical and temperate turtlegrass (*Thalassia testudinum*) Meadows. *J. Biogeogr.* 6: 183-200.
- HECK, K.L. y R.J. ORTH. 1980a. Structural components of seagrass (*Zostera marina*) meadows in the lower Chesapeake Bay- Decapod crustaceans. *Estuaries*, 3: 289-295.
- HECK, K.L. y R.J. ORTH. 1980b. Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile invertebrate assemblages. In: Kennedy, V.S. (Ed.) *Estuarine Perspectives*. Academic Press. 449-464.
- HECK, K.L. y G.S. WETSTONE. 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *J. Biogeogr.* 4: 135-142.
- HERMAN, P.M.J. y C. HEIP. 1985. Secondary production of the harpacticoid copepod *Parasychocopeptus* genus in a brackish water habitat. *Limnol. Oceanogr.* 30:1060-1066.
- HERMAN, P.M.J., C. HEIP y B. GUILLEMIJN. 1984a. Production of *Tachidiu* *discipes* (Giesbrecht, 1881) (Copepoda:Harpacticoida). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17:271-278.
- HERMAN, P.M.J., G. VRANIEN y C. HEIP. 1984b. Problems in meiofauna energy-flow studies. *Hydrobiol.* 113:21-28.
- HICKS, G.R.F. y B.C. COULL. 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 21:67-175.
- HINDLEY, J.P.R. y C.G. ALEXANDER. 1978. Structure and function of the chelate pereopods of the banana prawn *Penaeus merguensis*. *Mar. Biol.* 48:153-160.
- HOERING, T.C. 1955. Variations of NIS abundance in naturally occurring substances. *Science* 122:1233-1234.
- HOOKS, T., K.L. HECK, y R.J. LIVINGSTON. 1976. An inshore marine invertebrate community structure and habitat associations in the Northeastern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 26: 99-109.
- HOPKINS, T.L. 1965. Mysid shrimp abundance in surface waters of Indian River Inlet, Delaware. *Chesapeake Sci.* 6: 86-91.
- HOPKINS, T.L. 1985. Food web of an Antarctic midwater ecosystem. *Mar. Biol.* 89:197-212.
- HUGHES, E.H. y E.B. SHERRK. 1985. Subtidal food webs in a Georgia estuary: $\delta^{13}C$ analysis. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 67:227-242.

- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are so many kinds of animals? Amer. Natur. 93:145-159.
- ICELY, J.D. y J.A. NUTT. 1985. Feeding and digestion in Corophium volutator (Crustacea: Amphipoda). Mar. Biol. 89:183-195.
- IKEDA, T. 1977. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions. Mar. Biol. 41:241-241.
- JENSEN, K.T. y H.T. SIEGISMUND. 1980. The importance of diatoms and bacteria in the diet of Hydrobia species. Ophelia. 17:193-197.
- JOHANNES, R.E. y M. SATOMI. 1976. Composition, food value, and ecological significance of fecal pellets of a marine crustacean. Limnol. Oceanogr. 11:191-197.
- JONES, J.A. 1977. Primary productivity by the tropical marine turtle grass, Thalassia testudinum Kuntz, and its epiphytes. Botany. 56:378-3638B.
- JONES, R.S., R.G. GILMORE, G.R. KULCZYCH, W.C. MAGLEY, y B. GRAUNKE. 1975. Studies of the fishes of the Indian River Coastal Zone. In: Young, D.K. (Ed.) Second Annual Report of the Indian River Coastal Study. 1974-1975. pp. 57-88.
- KANAZAWA, A., M. SHIMAYA, M. IAWANAI y F. FUCHIWADA. 1970. Nutritional requirements of prawn, L. feeding on artificial diet. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 36: 949- 954.
- KENSLEY, B. 1984. The Atlantic Barrier Reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. III: New marine isopoda. Smithsonian Contributions to the Marine Sciences #24. Smithsonian Institution Press. 89pp.
- KIERNAN, J.A. 1981. Histological and histochemical methods. Theory and practice. Pergamon Press. 344pp.
- KIKUCHI, T. y J.H. PEREZ. 1977. Consumer ecology of seagrass beds. In: McKay, C.P. y C. Hefferich (Eds.). Seagrass ecosystems. Doker. 312pp.
- KITTING, C.L. 1984. Selection by dense populations of small invertebrates foraging among seagrass blade surfaces. Estuaries 7:276-280.
- KITTING, C.L., B.FRY y M.D. MORGAN. 1984. Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food webs in seagrass meadows. Oecologia 62:145-149.
- KRAIAN, A.A. 1940. Histological technique, including a discussion of botanical microtechnique. Mosby Co. 272pp.

- LANCE, G.N. y W.T. WILLIAMS. 1966. A generalized sorting strategy for computer classification. *Nature*. 212: 218.
- LANCE, G.N. y W.T. WILLIAMS. 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical Sysytems. *Comput. J.* 9: 373-380.
- LASENBY, D.C. y R.R. LANGFORD. 1973. Feeding and assimilation of *Myxis relicta*. *Limnol. Oceanogr.* 18:280-285.
- LEVIN, S.A. 1974. Dispersion and population interactions. *Amer. Natur.* 108: 207-228.
- LEVINTON, J.S. y T.S. BIANCHI. 1981. Nutrition and food limitation of deposit feeders. The role of microbes in the growth of mud snail (*Hydrobiidae*). *J. Mar. Res.* 39:531-545.
- LEVINTON, J.S., T.S. BIANCHI y S. STEWART. 1984. What is the role of particulate organic matter in benthic invertebrate nutrition? *Bull. Mar. Sci.* 35:270-282.
- LEY-LOU, F. 1979. Aquatic primary productivity, nutrient chemistry, and oyster community ecology in a mangrove bordered tidal channel. Laguna de Terminos. M.Sc. Thesis. Louisiana State University. 59pp.
- LITTLE, G. 1968. Induced winter-breeding and larval development in the shrimp, *Palaeomonetes pugio* Holthuis (Caridea, Palaemonidae). *Crustaceana Suppl.* 11: 19-26.
- LIVINGSTON, R.J. 1975. Impact of Kraft pulp-mill effects on estuarine and coastal fishes in Apalachee Bay, Florida. USA. *Mar. Biol.* 32: 19-48.
- LIVINGSTON, R.J. 1976. Diurnal and seasonal fluctuations of an organism in a North Florida estuary. *Est. Coast. Mar. Sci.* 4: 373-400.
- LIVINGSTON, E.J. 1982. Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7:1-12.
- LOPEZ, G.R. y L.H. KOFDED. 1980. Epipsamic browsing and deposit feeding in mud snails (*Hydrobiidae*) *J. Mar. Res.* 38:595-599.
- LOPEZ, G.R. y J.S. LEVINTON. 1978. The availability of microorganisms attached to sediment particles as food for *Hydrobia ventricosa* Montagu (Gastropoda, Prosobranchia). *Oecologia* 32:263-275.
- MACKO, S.A. 1981. Stable nitrogen isotope ratios as tracers of organic geochemical processes. Ph.D. Dissertation. U. of Texas Austin. 194pp.
- MACKO, S.A., W.Y. LEE y P.L. PARKER. 1982. Nitrogen and Carbon isotope fractionation by two species of marine amphipods: laboratory and field studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 63:145-149.
- MAIR, K.K.C. y K. ANGER. 1979. Experimental studies on the life of *Jassa falcata* (Crustacea, Amphipoda). *Helv. Wiss. Meses.* 32: 444-452.

- MALLARD COLMENERO, S., A. YÁÑEZ ARANCIBIA y F. AMEZCUA LINARES. 1982. Taxonomía, biología y ecología de los tetraodontidos de la Laguna de Términos, Sur del Golfo de México (Pisces: Tetraodontidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 9: 161-212.
- MANTON, S.M. 1977. The Arthropoda. Habits, functional morphology and evolution. Oxford U. Press. 537pp.
- MARSH, G.A. 1973. The *Zostera* epifaunal community in the York River, Va. Chesapeake Sci. 14: 87-97.
- MARTE, C.L. 1980. The food and feeding habits of *Penaeus monodon* Fabricius collected from Makato River, Alilan, Philippines (Decapoda, Natantia). Crustaceana 38: 225-256.
- MARTE, C.L. 1982. Seasonal variation in food and feeding of *Penaeus monodon* Fabricius (Decapoda, Natantia). Crustaceana 42: 250-255.
- MAURER, D., L. WALTING, W. LEATHER y P. KINNER. 1979. Seasonal changes in feeding types of estuarine benthic invertebrates from Delaware Bay. J. exp. mar. Biol. Ecol. 36:125-155.
- MAYZAUD, P. y S.A. POLET. 1970. The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter. Limnol. Oceanogr. 23: 1144-1154.
- MAZA, M.C. 1983. Hongos filamentosos asociados al proceso de degradación de las hojas de manglar rojo (*Rhizophora mangle* L.) en la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 98pp.
- MCLAUGHLIN, P.A. 1982. Comparative morphology of crustacean appendages In: Abele, L.G. (Ed.) Embryology, Morphology and Genetics. Vol.2 The Biology of Crustacea. Academic Press Cap. 1V:197-256.
- MCLAUGHLIN, P.A. 1983. Internal Anatomy. In: Mantel, L.H. (Ed.) Internal anatomy and physiological regulation. Vol.5 The Biology of Crustacea. Academic Press Cap.1:1-52.
- MENEIL, S. y J. LAWTON. 1970. Annual production and respiration in animal populations. Nature 225:472-473.
- MENDEZ, S.F. 1982. Estudio del ictioplancton en la Boca del Carmen, Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 77pp.
- MIDDLETON, M.J., J.D. BELL, J.J. BURCHMORE, D.A. FOLLARD y B.C. PEARSE. 1984. Structural differences in the fish communities of *Zostera capricorni* and *Posidonia australis* seagrass meadows in Botany Bay, New South Wales. Aquat. Bot. 19: 87-107.
- HILLS, B.L. 1967. The biology of the ampeliscid amphipod crustacean sibling species pair. J. Fish. Res. Bd. Can. 24:305-355.

- MILLS, E.L., K.PITTMAN y F.C. TAN. 1984. Food webs structure on the scotian shelf, eastern Canada: a study using ^{13}C as a food chain tracer. Rapp. P.V. Reun., Cons. int. Explor. Mer. 183:111-118.
- MIYAKE, Y. y E. WADA. 1967. The abundance ratio of $^{15}N/^{14}N$ in marine environments. Rec. Oceanogr. Works Japan. 9:32-33.
- MOORE, J.W. 1975. The role of algae in the diet of Asellus aquaticus L. and Gammarus pulex L. J. Anim. Ecol. 44: 719-730.
- MORGAN, M.D. 1980. Grazing and predation of the grass shrimp Palaemonetes pugio. Limnol. Oceanogr. 25:896-902.
- MORGAN, M.D. y C.L. KITTING. 1984a. Productivity and utilization of the seagrass Halodule wrightii and its attached epiphytes. Limnol. Oceanogr. 29:1066-1076.
- MORGAN, M.D. y C.L. KITTING. 1984b. The base of seagrass meadow food webs: Inconspicuous algae, not seagrass detritus. Oecologia 62: 145-149.
- MORIARTY, D.J. y N.C. BARCLAY. 1981. Carbon and Nitrogen content of food and the assimilation efficiencies of penaeid prawns in the Gulf of Carpentaria. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 32:245-251.
- MORTON, J.E. 1960. The functions of the gut in ciliary feeders. Biol. Rev. 35:92-140.
- MOSHIRE, S.A., K.W. GUMMINS y R.R. COSTA. 1969. Respiratory energy expenditure by a predaceous zooplankton Leptodora kindtii (Focke) (Crustacea: Cladocera) Limnol. Oceanogr. 14:475-481.
- MURRAY, L. 1983. Investigations on the microalgal components in a temperate seagrass ecosystem. Ph. D. Dissertation. College of William and Mary, Williamsburg, VA. 143pp.
- MYERS, A.A. 1970. Taxonomic studies on the genus Grandidicella Coutiere (Crustacea: Amphipoda) with a description of G. dentifera, sp. nov. Bull. Mar. Sci. 20: 135-147.
- NAGLE, J.S. 1968. Distribution of the epibiota of macrobenthic plants. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas. 13: 105-144.
- NELSON, W.G. 1979a. Experimental studies on selective predation on amphipods: Consequences for amphipod distribution and abundance. J. exp. mar. Biol. Ecol. 38: 225-245.
- NELSON, W.G. 1979b. An analysis of structural pattern in an eelgrass (Zostera marina) amphipod community. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 39: 231-264.
- NELSON, W.G. 1981. Experimental studies of dec-pod and fish predation on seagrass macrobenthos. Mar. Ecol. Prog. Ser. 5:141-149.

- NELSON, W.G., K.D. CAIRNS, y R.W. VIRNSTEIN. 1982. Seasonality and spatial patterns of seagrass associated amphipods of the Indian River Lagoon, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 32: 121-129.
- NICHOLS, S. 1977. On the interpretation of principal component analysis in ecological contexts. *Vegetatio*. 34: 191-197.
- NILSSON, L.M. 1974. Energy budget of a laboratory population of Gammarus pulex (Amphipoda) *Oikos* 25:35-42.
- OCANA, J.A. y A.S. LUNA. 1985. Abundancia y distribución de los huevos de Engraulidae (Pisces) y estimación de su biomasa desovante, en Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. 64pp.
- ODSEN, J.C. 1980. Faunal relationships in Caribbean seagrass beds. In: Phillips, R.C. y C.R. McKoy (Eds.) *Seagrass Ecosystems*. Dekker. 173-197.
- ODUM, W.E. 1971. Pathways of energy flow in a south Florida estuary. *Sea Grant Tech. Bull.* 7. U. of Miami 162pp.
- ORTH, R.J. 1975. Benthic infauna of eelgrass, *Zostera marina* beds. *Chesapeake Sci.* 14: 87-97.
- ORTH, R.J. y E.L. HECK. 1980. Structural components of the eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the lower Chesapeake Bay fishes. *Estuaries* 3: 278-288.
- OWENS, N.J.F. 1985. Variations in the natural abundance of ^{15}N in estuarine suspended particulate matter: a specific indicator of biological processing. *Est. Coast. and Shelf Sci.* 20:505-510.
- PACE, M.L., J.L. GLASSER y L.R. FOMEROY. 1984. A simulation analysis of continental shelf food webs. *Mar. Biol.* 82:47-63.
- PAINE, R. 1964. Ash and caloric determinations of sponge and opisthobranch tissues. *Ecology* 45:383-387.
- PAINE, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Natur.* 100: 65-75.
- PANATHAT, M.M. 1968. Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sand flat. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 53:211-273.
- PENHALE, F.A. 1977. Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass (*Zostera marina* L.) Community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 26: 211-224.
- PÉRES, J.M. 1982. Structure and dynamics of benthic assemblages. In: Kinne, O. (Ed.). *Marine Ecology*. Vol. 5 Parte 1. Wiley, pp.119-185.

- PEREZ, V.M. 1985. Contribución al estudio de los primeros estadios del desarrollo de las especies de sciánidos encontrados en la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura. ENEP- Iztacala. 69pp.
- PEREZ, M.L. y F. MORALES. 1985. Investigación sobre metanogénesis en sedimentos de un ambiente costero asociado a la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Química. UNAM. 114pp.
- PERSOON, S. 1981. Ecological indicator value as an aid in the interpretation of ordination diagrams. J. of Ecol. 69: 71-84.
- PIELOU, E.C. 1975. Ecological diversity. Wiley Interscience Pu. 165pp.
- PIELOU, E.C. 1984. The interpretation of ecological data. A primer classification and ordination. Wiley- Interscience. 263pp.
- PIMM, S.L. 1982. Food webs. Chapman. Londres. 219pp.
- PIMM, S.L. y J.H. LAWTON. 1978. On feeding on more than one trophic level. Nature 275:542-544.
- PORTER, K.G. 1976. Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton. Science. 192: 1332-1334.
- PRICE, W.W. 1982. Key to the shallow water mysidacea of the Texas Coast with notes on their ecology. Hydrobiol. 93: 7-21.
- PROSSER, C.L. 1973. Comparative animal physiology. Saunders. 573 pp.
- PROVASOLI, L. y A. D'AGOSTINO. 1969. Development of artificial media for *Artemia salina*. Biol. Bull. Woods Hole, Mass. 136: 434-438.
- PRUS, T. 1975. Bioenergetic budgets and balances. In: Grodzinski, W., R.Z. Mielkowski y A. Duncan (Eds.) Methods for ecological bioenergetics. IOP Handbook #24.149-153.
- RATHBUN, M.J. 1925. The spider crabs of America. U.S. National Museum Bull. #129. 310-365pp.
- RENFRO, W.C. 1965. Small beam trawl net for sampling postlarval shrimp. Circ. U.S. Bur. Comm. Fish. #161: 86-87.
- REVELES, M.B. 1983. Contribución al estudio de los anélidos poliquetos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* en la porción este sur de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 78pp.
- RICE, D.L. 1982. The detritus nitrogen problem: new observations and perspectives from organic geochemistry. Mar. Ecol. Prog. Ser. 9:153-162.
- RINGO, R. y G. ZAMORA. 1968. A penaeid postlarval character of taxonomic value. Bull. Mar. Sci. 18: 471-476.

- ROBERTSON, J.R. y S.Y. NEWELL. 1982. Experimental studies of particle ingestion by the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc) J. exp. mar. Biol. Ecol. 59:1-21.
- SALAS, J.L. 1981. Abundancia y distribución de los copépodos (Crustacea-Copepoda) en la Laguna de Términos, Campeche, a través de un ciclo anual (1970). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 70pp.
- SANCHEZ, A. 1981. Comportamiento anual de las post-larvas epibénticas de camarones pencidos en el sector oriental de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 97pp.
- SANCHEZ, A. 1982. Aspectos ecológicos de huevos y larvas de *Archiprægus rhomboidalis* (Pisces, Sparidae). Análisis de algunos parámetros poblacionales y estimación de la biomasa adulta en Laguna de Términos, Campeche. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 102pp.
- SARLE, W.S. 1982. Introduction to SAS clustering procedures. In: Ray, A.A. (Ed.) SAS Users guide: Statistics. 432-447.
- SCHAFFNER, L.C. 1980. Resource use by Amphipoda (Crustacea:Amphipoda) on the outer Continental Shelf of the Middle Atlantic Bight: Implications to community structure. M.Sc. Thesis. College of William and Mary. 226pp.
- SCHOENE, H. 1975. Orientation in space: Animals. General introduction. In: Kinne, O. (Ed.). Marine Ecology. Vol.2 Parte 2. Wiley. pp.499-553.
- SCHOLANDER, P.F. 1955. Climatic adaptations in arctic and tropical poikilotherms. *Physiol. Zool.* 28:67-92.
- SCHULTZ, G.A. 1969. How to know the marine isopod crustacea. Brown Co. 359pp.
- SCOTT, D. 1974. Description of relationships between plants and environment. In: Steiner, B.R. y W.D. Billings (Eds.) Vegetation and environment. The Hague pp.49-69.
- SETUBAL, A.M. 1980. *Saccicella angda*, a new genus and species of Sphaeromatidae (Isopoda) from Brazil. *Crustaceana* 39: 213-217.
- SICK, L.V. y J.W. ANDREWS. 1973. The effect of dietary lipids, carbohydrates and proteins on the growth and survival and body composition of *Penaeus duorarum*. *Proc. Ann. Meet.-World Mar. Soc.* 4: 263-276.
- SIEBERT, J., T.J. BROWN, M.C. HEALEY, B.A. LASH y R.J. NAIMAN. 1977. Detritus-based food web exploitation by juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Science* 196:649-659.
- SLORODKIN, L. y S. RICHMAN. 1961. Calories/gm in species of animals. *Nature* 191:299.

- SMITH, B.N. y S. EPSTEIN. 1971. Two categories of $^{13}C/^{12}C$ ratios for higher plants. *Plant Physiol.* 47:289-284.
- SMITH, K.L., K.A. BURNS y J.H. TEAL. 1972. In situ respiration of benthic communities in Castle Harbor, Bermuda. *Mar. Biol.* 12:195-199.
- SMITH, K.L., G.T. ROWE y J.H. NICHOLS. 1973. Benthic community respiration near the Woods Hole sewage outfall. *Est. Coast. Mar. Sci.* 1:65-70.
- SMITH, M.K. 1984. Some ecological determinants of the growth and survival of juvenile penaeid shrimp, *E. setiferus* in Terminos Lagoon, Campeche, Mexico, with a special attention to the role of population density. Ph. D. Thesis. U. of Berkeley. 150pp.
- SNEDECOR, G.W. 1980. Statistical methods. Iowa State University Press. 507pp.
- SOGARD, S.M. 1982. Feeding ecology, population structure and community relationships of a grassed fish, *Chirocentrus cuspidatus* in southern Florida. M.Sc. Thesis. U. of Miami. 103pp.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1976. Economic strategies and population parameters. In: May, R.M. (Ed.) *Theoretical Ecology*. Saunders, pp.26-48.
- STANHOLTZER, S.F. 1973. Energy flow, food habits and population dynamics of *Uca* migrating in a salt marsh system. Ph. D. Thesis. U. of Georgia. 170pp.
- STEELE, D.H. y V.J. STEELE. 1974. The biology of *Gammarus* (Crustacea:Amphipoda) in the northwestern Atlantic. XI. Comparison and discussion. *Can. J. Zool.* 52:1116-1176.
- STEPHENSON, R.L., F.C. TAN y K.H. MANN. 1984. Stable carbon isotope variability in marine macrophytes and its implications for food web studies. *Mar. Biol.* 81:223-230.
- STONER, A.W. 1983. Distributional ecology of amphipods and tanaidaceans associated with seagrass species. *J. Crust. Biol.* 3: 505-510.
- STONER, A.W. y F. LEWIS. 1985. Experiments on competition and predation among shrimps of seagrass meadows. *Ecology*. 66:1494-1497.
- STRATHMANN, R.R. 1982. Selection for retention or export of larvae in estuaries. In: Kennedy, V.S. (Ed.) *Estuarine Comparisons*. Academic Press. 521-536.
- STRONG, K.W. y G.R. BATHEN. 1979. Growth and energy utilization of the intertidal grass *Idotea* baltica (Griffiths) Grunow (Gracilariales). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 41:101-108.

- STUCK, K.C., H.M. FERRY y R.W. HEARD. 1979. An annotated key to the Mysidacea of the North Central Gulf of Mexico. Gulf. Res. Rep. 6: 225-238.
- SUBRAHMANYAM, C.B. 1962. Oxygen consumption in relation to body weight and oxygen tension in the prawn Penaeus indicus (Milne Edwards) Proc. Indian Ac. Sci. 3:152-161.
- SUBRAHMANYAM, C.B. 1976. Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity and oxygen consumption in the pink shrimp, Penaeus duorarum. Contr. Mar. Sci. 20:123-132.
- SWINGHAMER, P., F.C.TAN y D.C. GORDON. 1983. Stable carbon isotope mudflat ecosystem in the Cumberland Basin, Bay of Fundy. Can. J. Fish. aquat. Sci. 40:262-272.
- TATTERSALL, W.M. y D.S. TATTERSALL. 1951. The British Mysidacea. Roy. Soc. London. 460pp.
- TEAL, J.M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. Ecology 43:614-624.
- TEERI, J.A. y D.A. SCHOELER. 1979. $\delta^{13}C$ values of an herbivore and a ratio of C_3-C_4 plant C in its diet. Oecologia 39:197-200.
- TENDRE, K.R. 1983. What controls the availability to animals of detritus derived vascular plants: organic enrichment or caloric availability? Mar. Ecol. Prog. Ser. 10:307-309.
- THAYER, G.W., S.M. ADAMS y M.W. La CROIX. 1975. Structural and functional aspects of a recently established Zostera marina community. In: Cronin, L.E. (Ed.) Estuarine Research Vol. 1. Academic Press. 518-540.
- TIETJEN, J. 1969. The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. Oecologia 2:251-291.
- TRAVERS, M. 1971. Diversité du microplankton du Golfe de Marseille en 1964. Mar. Biol. 8:308-343.
- TYLER, A.V. 1973. Caloric values in some north Atlantic invertebrates. Mar. Biol. 19:258-261.
- VALIELA, I., J.WILSON, R.BUCHSBAUM, C.RIETSMA, D.BRYANT, K.FOREMAN y J.TEAL. 1984. Importance of chemical composition of salt marsh litter on decay rates and feeding by detritivores. Bull. Mar. Sci. 35:261-269.
- VAN DOLAH, R.F. y E. BIRD. 1980. A comparison of reproductive patterns in epifaunal and infaunal gammaridean amphipods. Estuar. Coast. Mar. Sci. 11:593-604.

- VAN MONFRANS, J., R.L. WEIZEL y R.J. ORTH. 1984. Epiphyte-grazer relationships in seagrass meadows: Consequences for seagrass growth and production. *Estuaries* 7: 289-309.
- VANCE, R.R. 1973. On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. *Am. Natur.* 107:339-362.
- VARGAS-MALDONADO, I., A. YANEZ-ARANCIBIA y F. AMEZCUA LINARES. 1981. Ecología y estructura de las comunidades de peces en áreas de *Ruppia maritima* y *Thalassia testudinum* de la Isla del Carmen, Laguna de Términos, Sur del Golfo de México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México* 8: 241-268.
- VASALLO, L. y D.H. STEELE. 1980. Survival and growth of young *Gammarus lawrencianus* Bousfield, 1956, on different diets. *Crust. Suppl.* 6: 110-125.
- VAUGHAN, D.E. 1982. Production ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes in Little Egg Harbor, N.Y. Ph. D. Dissertation. Rutgers University, New Brunswick, N.J. 126pp.
- VENABLES, J.B. 1981. Aspects of the population biology of a Venezuelan beach amphipod *Allogastrea marginata* (Halimidae) including estimates of biomass and daily production, and respiration rates. *Crustaceana* 41: 271-289.
- VENKATARAMIAH, A., G.J. LAISHMI y G. GUNTHER. 1975. Effect of protein level and vegetable matter on growth and food conversion efficiency of brown shrimp. *Aquaculture* 4:119-125.
- VERNBERG, F.J. 1985. Respiratory adaptations. (in press, Eds. (Eds.) Environmental adaptations. Vol. 8. The Biology of Crustacea. Cap. 11-42.
- VERNBERG, F.J., A. CALABRESE, F.P. THIERBERG y W.B. VERMBERG (Eds.) 1977. Physiological response of marine biota to pollutants. Academic Press. 432pp.
- VIRGINIA, R.A. y C.G. DELWICHE. 1982. Natural ^{15}N abundance of presumed N_2 fixing and non N_2 fixing plants from selected ecosystems. *Oecologia* 54:317-325.
- VIRNSTEIN, R.W. 1970. Predator-caging experiments in soft sediments: caution advised. *Estuarine Interactions*. pp.216-273.
- WALLACE, J.C. 1973. Feeding, starvation, and metabolic rate in the shore crab *Cancerinae marginata*. *Mar. Biol.* 20:177-201.
- WALTERS, J.F. 1976. Ecology of hawaiian sergestid shrimps (Penaeoidea: Sergestidae). *Fish. Bull.* 74:729-856.
- WARWICK, R.M. y R. FRICL. 1979. Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine mud flat. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 9:257-271.

- WATERS, T.F. y J.C. HOKENSTROM. 1980. Annual production and drift of the stream amphipod *Gammarus pseudolimniana* in Valley Creek, Minnesota. *Limnol. Oceanogr.* 25: 700-710.
- WEINSTEIN, M.P. 1979. Shallow marsh habitats as primary nurseries for fishes and shellfish, Cape Fear River, North Carolina. *Fish. Bull.* NOAA 77:339-358.
- WIEBE, R. y L.R. POMEROY. 1972. Microorganisms and their associations with aggregates and detritus in the sea: a microscopic study. In: Melchiorri-Santolone, U. y J.W. Heaton (Eds.), *Detritus and its role in aquatic ecosystems*. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 29:263-304.
- WIEGERT, R.G. 1968. Thermodynamic considerations in animal nutrition. *Amer. Zool.* 8:71-81.
- WIEGERT, R.G. 1976. Ecological energetics. *Handbook Papers in Ecology* 84. Dowden, Hutchinson y Ross. 487pp.
- WILDISH, D.J. y D. PEER. 1981. Methods for estimating secondary production in marine Amphipoda. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38:1017-1026.
- WILLIAMS, A.B. 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press. 550pp.
- WILLIAMS, S.H. 1985. Factors affecting the reproductive ecology of seagrass recolonization. *Estuaries* 8: 16.
- WINPERS, S.G. 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. Academic Press. London. 175pp.
- WISSING, T.E., R.H. DARNELL, M.O. IBRAHIM y L. BERNER. 1973. Caloric values of marine animals from the Gulf of Mexico. *Contr. Mar. Sci. U. Texas* 17:1-7.
- WOLF de, P. 1974. On the retention of marine larvae in estuaries. *Thalassia Jugoslavica*. 10: 415-424.
- WOLFE, C.E. 1967. Physico-ecology of the grass shrimp, *Palaemonetes pugio*, in the Galveston Bay estuarine system. *Contr. Mar. Sci.* 12: 54-79.
- YAÑEZ ARANCIBIA, A. y F. ANEZCUA LINARES. 1979. Ecología de *Uca* spp. *Jamaicensis* (Cuvier) en Laguna de Términos, un sistema estuarino del Sur del Golfo de México (Crustacea: Decapoda). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México*. 6: 123-130.
- YAÑEZ-ARANCIBIA, A., F. ANEZCUA LINARES y J.W. BOY. 1980. Fish community structure and function in Términos Lagoon, a tropical estuary in the southern Gulf of Mexico. In: *Estuarine Perspectives*. 465-481.

YÁÑEZ-ARANCIBIA, A. y A.L. LARA DOMINGUEZ. 1985. Dinámica ambiental de la boca de Estero Pargo y estructura de sus comunidades de peces en cambios estacionales y ciclos de 24 horas. (Laguna de Términos, Sur del Golfo de México). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 10: 85-116.

YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A.L. LARA-DOMINGUEZ, P. CHAVANUE y D. FLORES-HERNÁNDEZ. 1983. Environmental behavior of Términos Lagoon ecological system, Campeche, Mexico. An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 10:157-176.

YOUNG, D.K. y M.W. YOUNG. 1977. Community structure of the macrobenthos associated with seagrass of the Indian River estuary, Florida. In: Coull, C. (Ed.) Ecology of marine benthos. G. Southern Carolina Press. pp. 359-361.

YOUNG, D.K. y M.W. YOUNG. 1978. Regulation of species densities of seagrass-associated macrobenthos: Evidence from field experiments in the Indian River estuary, Florida. J. Mar. Res. 36: 569-593.

YOUNG, D.K., M.A. BUZAC, y M.W. YOUNG. 1976. Species densities of macrobenthos associated with seagrass: A field experimental study of predation. J. Mar. Res. 34: 577-592.

ZIEMAN, J.C. 1975. Quantitative and dynamic aspects of the ecology of turtle grass, *Thalassia testudinum*. In: Cronin, L.E. (Ed.) Estuarine Research. Academic Press. 541-560.

APENDICE IA

TECNICA DE DESHIDRATACION PARA INCLUSION
DE CRUSTACEOS EN PARAFINA

El proceso de deshidratación de los crustáceos consiste en la permanencia de los especímenes en alcoholes de diferentes concentraciones por períodos de tiempo que permitan al finalizar el proceso la inclusión de éstos en la parafina. Este consta de los siguientes pasos:

1. alcohol al 50% por una hora,
2. alcohol al 70% por 24 horas;
3. alcohol al 80%, 90% y 96% cada uno por 5 minutos,
4. la mezcla de alcohol 96 y xilol en proporción 50-50 por 5 minutos,
5. xilol absoluto dos baños de 5 y 10 minutos respectivamente y
6. dos baños de parafina a 80°C.

APENDICE IB

TECNICAS HISTOLOGICAS EMPLEADAS EN EL RECONOCIMIENTO DE
CONTENIDOS ALIMENTICIOS EN LOS TRACTOS DE PERACARIDOS

Métodos Tricrómicos

El nombre de tricrómico identifica a las técnicas de tinción en las cuales 2 ó más tintes aniónicos son empleados en combinación con un ácido fosfomolibdico o fosfotúngstico. Estas técnicas dan como resultado una tinción selectiva del tejido con variaciones de intensidad hacia otros componentes.

Técnica Tricrómica de Mason.

Primera Etapa. Tinción del núcleo con hematoxilina ferrosa. Las secciones, libres de parafina por medio del toluol, alcohol y agua se sumergen en alum de hierro al 5% previamente calentado a 45° o 50° en hematoxilina de Regaud.

Hematoxilina	1gr
Alcohol 95%	10cc
Glicerina	10cc
Agua destilada	80cc

Enjuagar con alcohol al 95%. Diferenciar en alcohol pícrico, el cual es más selectivo que el alum ferroso.

alcohol 95% saturado con ácido pícrico	2 partes
alcohol 95%	1 parte

Lavar en agua.

Segunda etapa. Tinción del citoplasma y del colágeno. Preparar las soluciones A, B y C.

A. Fucsina ácida	0.3g
Fonceau de Xylidina	0.7g
Agua destilada	100 cc
Acido acético glacial	1 cc
B. Acido fosfomolibdico	1 g
Agua destilada	100 cc
C. Acido acético glacial	2 cc
Agua destilada	100 cc
Anilina azul	a saturación

Tiña en la solución A por 5 minutos. Enjuague con agua destilada. Diferencie en la solución B por 5 minutos. Sin enjuagar, agregue 10 gotas de la solución C sobre el corte, permitiéndole dispersarse homogéneamente y que permanezca por 5 minutos. Enjuague con agua destilada. Regrese a la solución B por 5 minutos. Pase a ácido acético glacial al 1% por 5 mins. Deshidrate, aclare y monte en Bálamo salicílico.

Tinción de Hematoxilina

Cristales de hematoxilina	1	g
Alcohol 95%	10	cc
Alum de Potasio	20	g
Agua destilada	200	cc
Oxido mercurico	0.5	g
Acido acético glacial	5	cc

Disuelva la hematoxilina en alcohol. Disuelva el alum en agua aplicando calor y añada la solución de hematoxilina. Permita que la solución hierva brevemente y añada 0.5 g de óxido mercurico. La solución adquiere inmediatamente una coloración púrpura oscuro. Retirar el recipiente de la fuente de calor y permitirle cambios an agua fría. Al enfriar, la solución está lista. La adición de 5 cc de ácido acético glacial al 95% de la solución incrementa su propiedad de tinción de núcleos.

Tinción de Cresil-Violeta

Solución acuosa de cresil violeta al 1%
 Alcohol absoluto
 Alcohol al 95%
 Xilol puro

Tiña en la solución acuosa de Cresil-Violeta al 1% filtrada por un periodo de 36 horas a temperatura ambiente. Lave en agua destilada. Diferencie en alcohol al 96% hasta obtener un fondo blanco. Complete la deshidratación en tres cambios de alcohol absoluto. Aclare en cuatro cambios de xilol puro. Monte en goma arábiga.

APENDICE IC

**TECNICAS DE DESHIDRATACION Y RECUBRIMIENTO DE ESTRUCTURAS
BUCALES Y CONTENIDOS ESTOMACALES DE PERACARIDOS PARA SU
OBSERVACION AL MICROSCOPIO ELECTRONICO DE BARRIDO**

Fijador inicial: Formaldehido al 4%

Fijador secundario: Alcohol al 70%

Lavado: Agua destilada

Agente deshidratante: Etanol

Concentración: 70% Tiempo: 30 mins

Concentración: 80% Tiempo: 30 mins

Concentración: 96% Tiempo: 30 mins dos veces

Concentración: 98% Tiempo: 30 mins cuatro cambios

Solventes intermedios: acetona

Concentración: 100% Tiempo: 30 mins dos cambios

Recubrimiento: Oro

Técnica: Iones

APENDICE IIA

COMPOSICION FAUNISTICA EN LA EPOCA DE ESTIAJE.

ORDEN JERARQUICO	ESPECIE	ABUNDANCIA	
		TOTAL	DIURNA NOCTURNA
1	<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	5563	995 4568
2	<u>Cymadusa compta</u>	2850	271 2579
3	<u>Bosmanella floridana</u>	1156	0 1156
4	<u>Lathromysis</u> sp. 1	452	135 317
5	<u>Penaeus duorarum</u>	388	120 268
6	<u>Grandidierella bonnieroides</u>	224	128 96
7	<u>Mysidopsis badius</u>	174	1 173
8	<u>Thor dobkini</u>	157	8 149
9	<u>Pagurus bonairensis</u>	96	3 93
10	<u>Paracerceis tormentosa</u>	84	0 84
11	<u>Squilla chierchiae</u>	78	14 64
12	<u>Paracerceis caudata</u>	45	7 38
13	<u>Toxema carolinense</u>	43	13 30
14	<u>Palaemonetes octaviae</u>	28	2 26
15	<u>Lucifer faxoni</u>	27	20 7
15	<u>Gammarus mucronatus</u>	27	0 27
16	<u>Roninella acies</u>	22	3 19
17	<u>Elasmopus pacillimanus</u>	18	1 17
18	<u>Mysidopsis baha</u>	13	4 9
19	<u>Palaemonetes cacteri</u>	11	0 11
20	<u>Tanais cavolini</u>	10	5 5
21	<u>Corophium allepsii</u>	9	1 8
22	<u>Hargesia rapax</u>	8	4 4
23	<u>Alpheus armillatus</u>	7	1 6
24	<u>Neopanope texana</u>	5	0 5
25	<u>Ambydexter symmetricus</u>	4	0 4
26	<u>Oxyurorhysis salinai</u>	3	0 3
26	<u>Palaemonetes intermedius</u>	3	2 1
26	<u>Aetes americanus</u>	3	0 3
27	<u>Pitho anisodon</u>	2	0 2

APENDICE IIB

COMPOSICION FAUNISTICA EN LA EPOCA DE PRECIPITACION.

ORDEN JERARQUICO	ESPECIE	TOTAL	ABUNDANCIA	
			DIURNA	NOCTURNA
1	<u>Taphromys sp. 1</u>	12273	1192	11081
2	<u>Cynadusa campta</u>	5337	168	5169
3	<u>Pezomachus duorarum</u>	2560	313	2247
4	<u>Elasmonus pocillimanus</u>	1060	52	1008
5	<u>Grandidierella bonnieroides</u>	838	12	826
6	<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	739	192	547
7	<u>Theor dobkini</u>	232	44	188
8	<u>Pezomachus bonnieroides</u>	148	6	142
9	<u>Paracercois tomentosa</u>	115	37	58
10	<u>Palaemonetes carteri</u>	113	39	74
11	<u>Palaemonetes octaviae</u>	45	3	42
12	<u>Nepanope texana</u>	28	6	22
13	<u>Mysidopsis bahia</u>	27	0	27
14	<u>Bowmaniella floridana</u>	24	0	24
15	<u>Gaeidinea lunifrons</u>	21	16	5
16	<u>Gammaris mucronatus</u>	18	0	18
17	<u>Cocophium sillesi</u>	8	0	8
18	<u>Rossinella aries</u>	7	1	6
18	<u>Alpheus armillatus</u>	7	0	7
18	<u>Theor floridanus</u>	7	0	7
19	<u>Paracercois caudata</u>	6	0	6
20	<u>Exocarallana herbicensis</u>	4	0	4
21	<u>Squilla chierchiae</u>	3	2	1
21	<u>Pitho anisodora</u>	3	0	3
21	<u>Callinectes sapidus</u>	3	0	3
21	<u>Petrolisthes armatus</u>	3	0	3
21	<u>Libinia dubia</u>	3	0	3
22	<u>Lucifer faxoni</u>	2	2	0
23	<u>Tanais cavolini</u>	1	1	0
23	<u>Edotea triloba</u>	1	0	1

APENDICE IIC

COMPOSICION FAUNISTICA EN LA EPOCA DE TORMENTAS DE INVIERNO.

ORDEN JERARQUICO	ESPECIE	ABUNDANCIA	
		TOTAL	DIURNA NOCTURNA
1	<u>Hippolyte pleuracanthus</u>	10113	2427 7686
2	<u>Tachromysis</u> sp. 1	7883	291 7592
3	<u>Cymadusa compta</u>	3380	686 2694
4	<u>Penaeus duorarum</u>	1579	375 1204
5	<u>Elasmopus pccillimanus</u>	545	9 536
6	<u>Palaeomonetes octavias</u>	540	18 522
7	<u>Thor dobkinsi</u>	350	0 350
8	<u>Grandidierella bonnieroides</u>	155	155 0
9	<u>Bowmanella floridana</u>	118	0 118
10	<u>Neopanope texana</u>	49	4 45
11	<u>Paracerceis tormentosa</u>	42	2 40
12	<u>Harqeria capax</u>	18	2 16
12	<u>Cassidinea lunifrons</u>	18	0 18
13	<u>Oxyurostilis salinai</u>	16	0 16
13	<u>Corophium cilleseii</u>	16	0 16
14	<u>Alpheus armillatus</u>	12	0 12
15	<u>Resinella arida</u>	8	4 4
16	<u>Erichsonella filiformis</u>	7	7 0
17	<u>Toxuma carolinense</u>	6	4 2
18	<u>Pagurus bonairensis</u>	4	4 0
18	<u>Ampelisca holmsii</u>	4	0 4
19	<u>Gammarus mucronatus</u>	3	0 3
20	<u>Squilla chierchiae</u>	2	0 2
20	<u>Palaeomonetes intermedius</u>	2	0 2