

00381

411

29.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**TRAMA TRÓFICA DE LA COMUNIDAD
NECTÓNICA ASOCIADA AL ECOSISTEMA
DE MANGLAR EN EL LITORAL NORTE DE
YUCATÁN**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO
ACADÉMICO DE**

DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A

**M. en C. MA. EUGENIA VEGA
CENDEJAS**

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALEJANDRO YÁÑEZ-ARANCIBIA

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

257396

1998



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está 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.

A través del desarrollo de mi trabajo me he propuesto las siguientes metas:

***vivir plenamente,
el disfrutar en aprender,
el no descansar en el camino del conocimiento,
en seguir luchando y nunca darme por satisfecha,
el no pensar que sé más que los demás,
en hacer mi trabajo con honestidad y humildad***

La naturaleza es una manifestación de la vida, altamente dinámica, sumamente compleja y de gran riqueza biológica, con un alto grado de interacciones ecológicas y cuyo conocimiento es esencial para el mantenimiento de su existencia

Dedicatoria

Este esfuerzo de años culminado en el presente manuscrito está dedicado a las personas que han dejado una huella en el transcurso de mi camino por la vida. Tanto para aquellas donde la muerte me ha privado de su presencia y siguen vivas en mi corazón, como las que continúan compartiendo conmigo sus vivencias. En especial mis padres, por toda la comprensión y estímulo que siempre me proporcionaron como estudiante y sobre todo por darme la vida y enseñarme el camino del amor. Gracias por ser como son. Con un cariño muy especial para mi esposo, compañero y amigo Javier, por el apoyo que siempre me ha brindado en la continuación de mis estudios y trabajo académico y con quien a lo largo de doce años, he compartido no sólo momentos inolvidables como el nacimiento de nuestras hijas, sino también situaciones difíciles que nos han unido más. Gracias por tu amor. Finalmente con un cariño y amor muy especial para mis pequeños tesoros, Andrea y Estephani que han iluminado cada día de mi existencia con su sonrisa y me han regalado una parte del tiempo que ellas requerían de mi para que yo pudiera cumplir con esta meta propuesta. Gracias por existir.

Con todo mi cariño para ustedes

AGRADECIMIENTOS

De las muchas cosas buenas de la vida, las que más he agradecido son las que me han dado la oportunidad de aprender y en ese sentido he tenido la fortuna de encontrar y conocer en mi camino a excelentes maestros que han contribuido grandemente en mi formación como persona y profesionalmente. En especial, deseo mencionar a la *Dra. Sonia Espina* cuyo amor a la docencia me impulsó en el trabajo académico; a mi Director de Tesis, *Dr. Alejandro Yáñez-Arancibia* quien me orientó en el tema y desarrollo de la presente investigación; al *Dr. Luis Capurro* cuyo amor a la ciencia siempre lo ha manifestado a través de su calidad humana y a quien deseo darle un agradecimiento especial por la asesoría y revisión de la tesis; al *Dr. Francisco Arreguín* por sus valiosos comentarios y observaciones que contribuyeron a la culminación del presente documento, además de su valiosa amistad que siempre me ha acompañado. No quiero pasar de mencionar al *Dr. Xavier Chiappa*, *Dra. Sherry C. Manickchand*, *Dra. Laura Sanvicente Añorve*, *Dr. Virgilio Arenas* y *Dra. Ana Laura Ibáñez* y agradecerles la dedicación y el tiempo que han tomado en la revisión del manuscrito, el cual se ha enriquecido con sus observaciones. A todos ellos gracias por sus enseñanzas, dedicación y comprensión. Deseo también agradecer de una manera especial a la *Biól. Mirella Hernández de S.* quien ha sido no sólo una excelente colaboradora en la investigación realizada, sino también una gran amiga. De la misma manera agradezco a los biólogos *Victor Castillo*, *Irma Perdomo*, *Adrián González* y *Jesús Arcadio Lizárraga*, por su apoyo y ayuda en el trabajo de campo y laboratorio que como granitos de arena, ayudaron a dar forma e integrar el presente trabajo. De la misma manera, agradezco a los doctores *Uriel Ordoñez* por el análisis de la comunidad planctónica y *David Valdés* en los análisis hidrológicos realizados. Gracias por su importante participación.

De una manera muy especial manifiesto mi profundo reconocimiento al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) cuyo apoyo financiero al proyecto titulado "*Manejo y desarrollo sostenible de los manglares. Funcionalidad ecológica de los sistemas de manglar de la Península de Yucatan*", permitió el desarrollo y culminación del presente trabajo de tesis de doctorado.

CONTENIDO

Agradecimientos

Resumen

I. Introducción	1
II. El ecosistema de Manglar de la Ría de Celestún	7
III. Objetivo de la Investigación	12
IV. Antecedentes	
El manglar como ecosistema funcional	14
Ría de Celestún	16
V. Hipótesis	18
VI. Plan de Estudio	19
VII. Metodología General	21

Capítulo I

Ictiofauna asociada al manglar: Dinámica estacional y patrón espacial en la estructura comunitaria

I.1. Introducción	25
I.2. Objetivo	27
I.3. Materiales y Métodos	28
I.4. Resultados	
I.4.1. Clima.....	32
I.4.2. Características hidrológicas y de productividad.....	33
I.4.3. Composición y dominancia específica.....	37
I.4.4. Análisis de la comunidad.....	44
Variación diurna/nocturna.....	46
Ocurrencia estacional y patrón de distribución.....	51
I.4.5. Clasificación y ordenación	55
I.4.6. Relación entre la abundancia íctica y los factores abióticos.....	61
I.4.7. Frecuencias de talla	64
I.5. Discusión	
I.5.1. Características hidrobiológicas	64
I.5.2. Estructura comunitaria.....	64
I.5.3. Patrón de distribución y ocurrencia estacional	69
I.5.4. Análisis de ordenación.....	72
I.5.5. Valor ecológico del manglar.....	73

Capítulo II
Interacciones tróficas de la comunidad de peces
asociada al ecosistema de manglar

II.1. Introducción	76
II.2. Objetivo	79
II.3. Metodología	79
II.4. Resultados	
II.4.1. Artículos alimenticios	83
II.4.2. Gremios tróficos	85
II.4.3. Variación trófica ontogenética	101
II.4.4. Diversidad trófica	109
II.5. Discusión	111

Capítulo III
Modelo trofodinámico del ecosistema de manglar

III.1. Introducción	117
III.2. Objetivo	119
III.3. Metodología	119
III.4. Resultados	
III.4.1. Entrada y parametrización del modelo	126
III.4.2. Estimadores del ecosistema	128
III.4.3. Estimadores de los grupos funcionales	130
III.4.4. Traslape de nicho.....	131
III.4.5. Agregación trófica	133
III.4.6. Impacto trófico mezclado	135
III.4.7. Propiedades del sistema	138
III.5. Discusión	140
VII. Discusión General	146
IX. Conclusiones	150
X. Literatura citada	152

RESUMEN

El ecosistema de manglar se estudió en relación a su función potencial dentro de la trama trófica y como área de alimentación y refugio de los peces de la ría de Celestún en el litoral Norte de Yucatán, México. Para tal efecto, se determinaron las especies ícticas que lo constituyen y se complementó con su trofodinámica a fin de definir las principales fuentes energéticas que producen la cantidad de biomasa existente. Un total de 70 especies se colectaron durante dos años consecutivos (1992-1994) en dos zonas del ecosistema por medio de una red de encierro (drop net). Las principales interacciones tróficas interespecíficas se cuantificaron por diversos métodos ecológicos que se esquematizan y resumen en el modelo de ECOPATH II, el cual utiliza datos de captura y contenidos estomacales, tasas de ingestión y estimaciones de biomasa. El ecosistema de manglar funciona como área de refugio y alimentación para especímenes de talla pequeña y juveniles con una abundancia y riqueza específica decreciente de la boca hacia la zona interna. *Anchoa hepsetus*, *A. mitchilli* y *Eucinostomus argenteus*, comprendieron por su abundancia el 70% de la captura total, seguida de *Menidia colei* (8.2%) y *Sardinella anchovia* (7.8%). A partir de análisis multifactoriales se determinó una separación espacial y temporal en la utilización del ecosistema por las especies dominantes en función de las características ambientales y productividad. Los análisis tróficos realizados en las especies representativas de la comunidad (32), mostraron que la principal interacción entre los consumidores primarios y los predadores de los niveles tróficos superiores ocurre a través de los microcrustáceos bénticos. De acuerdo a su similitud trófica, los peces se agruparon en nueve categorías: omnívoros, fitoplanctófagos, zooplanctófagos, piscívoros y cinco grupos que incluyen a los microcrustáceos como un alimento importante. Con base en esta información, se elaboró la trama trófica del ecosistema de manglar con diecinueve grupos funcionales a fin de evaluar la importancia del detritus para la comunidad heterotrófica. La representación esquemática del diagrama de flujos sugiere cadenas tróficas cortas donde la producción es transferida a través del plancton y los microcrustáceos. Este conocimiento es importante para evaluar la producción y función ecológica del manglar como área de crianza y alimentación de los peces que lo habitan.

ABSTRACT

A mangrove ecosystem was studied in relation to its potential role in the food web and as an area of feeding and refuge of fishes in Celestun estuary, in the north littoral of Yucatan, Mexico. For such a purpose, fish species were determined and complemented with its trophodynamics to identify the main energy sources which finally describe the biomass available. A total of 71 species was collected during two consecutive years (1992-1994) in two zones with a drop net. Main species trophic interactions were evaluated through various ecological methods and incorporated in the ECOPATH model, which is based on catch data, stomach contents, ingestion rate, biomass and production estimations. The mangrove ecosystem provide habitat and food to small-size and juvenile specimens of specific richness decreasing from the mouth toward the inner zone. Seventy per cent of the total catch consisted of *Anchoa hepsetus*, *A. mitchilli* and *Eucinostomus argenteus*, followed by *Menidia colei* (8.2%) and *Sardinella anchovia* (7.8%). Spatial and temporal ecosystem uses by the dominant species were determined through multifactorial analysis based on environmental characteristics and productivity. The trophic analysis performed on the community representative species (32), showed that the main interaction between the primary consumers and predators of the upper trophic levels occurred through benthic microcrustacean. Considering trophic similarity, fishes were grouped in nine categories: omnivores, phytoplankton and zooplankton feeders, piscivores and five groups which include microcrustaceans as an important food. Based on this information, the trophic web of the mangrove ecosystem with nineteen functional groups was determined to evaluate detritus importance to the heterotrophic community. The schematic representation of the flow diagram suggests short trophic chains where production is transferred through plankton and microcrustaceans. This knowledge is important to evaluate the production and ecological function of the mangrove as an area of nursery and feeding of fishes.

I. INTRODUCCION

I.1. Generalidades

Ecosistemas

El concepto que incluye a todos los organismos y su ambiente físico, interactuando como una unidad ecológica en un espacio particular se conoce como **ecosistema** (Lincoln *et al.*, 1982). Uniendo estos dos constituyentes se encuentran dos procesos principales que determinan la naturaleza y productividad de los ecosistemas: los flujos de energía y de nutrientes.

En un ecosistema, todos sus elementos son parte de una red integral, en donde cada uno interactúa directa o indirectamente con los demás influyendo en su función. Los dos componentes que lo constituyen son: 1) el autotrófico, representado principalmente por las plantas en donde la energía solar es usada para construir sustancias orgánicas complejas a partir de otras inorgánicas más simples y 2) un componente heterotrófico, donde las sustancias orgánicas complejas son utilizadas, modificadas y finalmente descompuestas por los microorganismos. La transferencia inicial de la energía solar y la secuencia de transformación de la energía alimenticia desde los productores primarios (autótrofos), a otros niveles de consumidores (heterótrofos) constituye una cadena de alimentación (**vía del pastoreo**). Por otra parte, si las plantas no son consumidas sino hasta que mueren y forman parte del detritus por la acción de los microorganismos descomponedores, la situación se describe como la **cadena trófica del detritus**. Dependiendo de su complejidad, ambas vías se manifiestan como redes o tramas tróficas al estar conectados cada uno de sus elementos por flujos energéticos donde usualmente existe más de una fuente energética externa (luz, mareas, oleaje). En cada transferencia, gran parte de la energía es perdida como calor durante los procesos metabólicos respiratorios, de acuerdo a la segunda ley de la termodinámica y sólo una pequeña cantidad (10-20%) se transforma a energía química (producción); de ahí que, dependiendo de las eficiencias en las transferencias energéticas de cada componente del ecosistema, existan tramas tróficas más eficientes que otras (Odum, 1983).

Los ecosistemas costeros tropicales y subtropicales como son el arrecifal, pastos marinos y bosques de manglar, se caracterizan por la diversidad de

productores primarios (fitoplancton, macroalgas, plantas hidrófitas) y de microhábitats que determinan la presencia de comunidades biológicas diversas, tramas tróficas complejas con alto grado de interacción entre la columna de agua y el fondo, un gran número de especies generalistas tróficos y altas tasas de intercambio de materia orgánica y organismos tanto internamente como con ecosistemas vecinos (Day *et al.*, 1989).

En estos ambientes, tanto el proceso fotosintético como la actividad microbiana del detritus a través del reciclamiento de nutrientes y descomposición de la materia orgánica, determinan la entrada y flujo de energía. Los microbios actúan no sólo como productores primarios y descomponedores de la materia orgánica disuelta (aminoácidos), sino también enlazan los primeros niveles tróficos con los últimos actuando como puente del flujo de energía proveniente de organismos superiores (enlace microbiano).

La diversidad de componentes que constituyen el ecosistema, permite tener una idea de la complejidad de su funcionamiento, en donde además de energía y flujos de nutrientes, comprenden interrelaciones complejas entre los organismos y su entorno físico ambiental a través de las tramas tróficas y de interacciones ecológicas como competencia o predación (Higashi y Burns, 1991). De esta manera, a fin de comprender el ecosistema como una entidad compleja, se requiere de metodologías específicas para entender su función (Christensen y Pauly, 1993). Dentro de éstas, los modelos no obstante que su valor predictivo es limitado, tienen la ventaja a través de su simplificación, el de mostrar las diferentes etapas en el proceso de transferencia energética y predecir los efectos de la variabilidad en la productividad primaria del sistema originado por cambios naturales o antropogénicos.

En la actualidad, el estudio de los ecosistemas tiene una alta prioridad, no sólo por un interés en el conocimiento de la naturaleza, sino también por su importancia para la mejor administración de los recursos naturales. Recientemente, se ha observado que un incremento en el deterioro ambiental de los ecosistemas ha originado la desaparición de especies de su ambiente y en consecuencia, cambios ecológicos importantes entre las relaciones multiespecíficas de las diferentes comunidades. Considerada la problemática en la conservación de la biodiversidad, es prioritario el desarrollo de estudios que lleven a una comprensión ecológica integral del sistema a fin de preveer una respuesta funcional al uso que se haga de éste.

Manglares y comunidades asociadas

En el caso de las comunidades vegetales costeras tropicales y subtropicales, se denominan *manglares* a la asociación de especies de árboles, arbustos y otras plantas halófitas facultativas que crecen en aguas salobres o salinas sujetas a inundación. La palabra manglar proviene de la palabra portuguesa *mangue* que significa árbol, y se refiere tanto a los árboles dominantes como al conjunto vegetal (Ocum y McIvor, 1990).

De acuerdo con la Secretaría de Recursos Hidráulicos (1971), la extensión de las zonas costeras estuarinas y de humedales en México es de 1,489,975 Has, de las cuales, aproximadamente el 47% (700,000 Ha) son cubiertas por manglares (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, 1980). De este total, el 10% se extiende hacia las costas de Yucatán, en donde se han registrado en los últimos 25 años pérdidas de esta vegetación por 5,600 Ha debidas a actividades como la agricultura, ganadería y urbanización (Tovilla y Loa, 1991; Tovilla, 1994).

Estos ecosistemas han atraído la atención del hombre desde tiempos inmemorables y en un tiempo u otro han sido descritos y considerados como el albergue de animales salvajes o como tierras de desecho con poco o ningún valor (Lugo y Snedaker, 1974). Sin embargo, actualmente se ha reconocido los diversos valores del manglar: 1) para el control de la erosión y protección de la línea de costa en contra de tormentas, mareas y vientos, 2) por su alta productividad primaria y secundaria y una alta tasa de exportación de materia orgánica a los ecosistemas costeros adyacentes, 3) por su alta capacidad para el reciclamiento de nutrientes y por ser una fuente y depósito importante de nutrientes y carbón orgánico, 4) como áreas de crianza para peces, anidación y refugio de aves y vías de paso para animales terrestres, así como acervos genéticos para muchas especies de plantas y animales (Lugo *et al.*, 1990; Mitsch y Gosselink, 1993; Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez, 1994). Estas funciones múltiples del ecosistema de manglar resultan en una alta producción primaria y secundaria, la cual está relacionada al tipo ecológico de manglar (ribereño, borde o de cuenca) (Twilley *et al.*, 1996).

Los mangles, son especies de árboles tropicales que se distinguen por poseer mecanismos adaptativos que les permiten sobrevivir en ambientes diversos ante factores estresantes como la presencia de sedimentos anaerobios y salinidad variable. Estas especies contrarrestan la baja concentración de oxígeno en el sustrato y

ventilan el sistema radicular con prolongaciones de la raíz principal hacia la superficie del suelo denominadas pneumatóforos y numerosas lenticelas a través de las cuales la planta realiza el intercambio gaseoso durante pleamar e impiden la entrada de moléculas de agua hacia el aerénquima al subir la marea. Entre los mecanismos para adaptarse a la salinidad variable, se encuentra la exclusión salina que limita la entrada de sal a través de las raíces y la excreta por las glándulas salinas localizadas en el envés y base del peciolo de las hojas y tallos (Scholander *et al.*, 1962). Como estrategia reproductiva se presenta la dispersión acuática de la semilla en distintos grados de viviparidad, es decir que las semillas germinan estando aún en la planta madre. Las raíces aéreas que parten de un mismo tronco o de ramas laterales además de que proveen sostén y estabilidad a la planta, permiten el establecimiento de un complejo ensamblaje de animales y plantas que le confieren un gran valor ecológico y constituyen una diversa y compleja comunidad tanto en la superficie como en el medio acuático (Mitsch y Gosselink, 1993).

En las costas del Caribe y Golfo de México se encuentran tres especies de manglares: *Rhizophora mangle*, conocido localmente como mangle rojo, candelón, tinto, dulce o prieto; *Avicennia germinans*, denominado mangle negro, salado, bobo y prieto; *Laguncularia racemosa*, conocido como mangle blanco, bobo, chino, rozado y amarillo. *Conocarpus erectus*, nombrado mangle botón, botoncillo, garbancillo y falso mangle, no concuerda con la descripción anterior por no ser una especie vivípara, carecer de dispersión hidrocórica y de raíces aéreas. Sin embargo, se considera como mangle debido a que comúnmente crece asociado con las otras especies de mangles (Trejo-Torres *et al.*, 1993; Tovilla, 1994).

A nivel mundial existen aproximadamente más de 5,000 publicaciones sobre los bosques de manglar como resultado del interés público y científico en su función en el medio natural, así como por el notable flujo de población y capitales hacia la costa que han originado que en diversos países se lleven a cabo programas de legislación y protección de la flora y fauna silvestre (Chapman, 1976). Sin embargo, gran parte de la literatura está relacionada con tópicos florísticos y estructurales, siendo a partir de 1970 cuando se desarrolla un mayor interés en aspectos funcionales. A partir de esa fecha, se han realizado investigaciones que consideran estos aspectos relacionados con su ecofisiología, productividad primaria, la dinámica del detritus y el ciclo de nutrientes (Mitsch y Gosselink, 1993; Robertson *et al.*, 1992). No obstante, se requieren trabajos enfocados sobre restauración y evaluación de su vulnerabilidad al estrés antropogénico y cambio global del clima (Twilley *et al.*, 1996).

Específicamente, los hábitats someros de las raíces del manglar se han reconocido recientemente por su importancia como hábitat crítico para especies marinas y dependientes estuarinas al ser zonas de resguardo y crianza para diversas comunidades faunísticas, desde invertebrados como moluscos y crustáceos hasta aves, mamíferos y particularmente peces, que utilizan sus recursos en alguna etapa de su ciclo de vida. Otro de los aspectos que hacen más interesante el estudio de las comunidades asociadas a este ecosistema, es el poco conocimiento que en la actualidad se tiene de su biología y las consecuencias de la pérdida de hábitat para la sobrevivencia de las especies que lo conforman. En tal sentido, en años recientes se ha reconocido que los bosques de manglar cumplen dos funciones primordiales en las poblaciones de peces: a) las raíces inundadas proveen un hábitat adecuado como refugio y protección de los predadores (Boesch y Turner, 1984; Robertson y Duke, 1987) y b) como áreas de crianza para juveniles de especies marinas (Heald, 1969, 1971; Odum, 1970; Odum y Heald, 1972; Cintron y Schaeffer-Novelli, 1983; Thayer *et al.*, 1987; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988; Flores-Verdugo *et al.*, 1990).

Se han realizado algunos estudios sobre los flujos energéticos del ecosistema de manglar, en donde se ha determinado su importancia como fuente de detritus y como exportador de materia orgánica a ecosistemas acuáticos adyacentes (Odum, 1970; Odum y Heald, 1972). Además, se ha evaluado el balance del flujo de carbono, determinándose que a nivel mundial, los manglares se encuentran entre los ecosistemas más productivos (Golley *et al.*, 1962; Twilley, 1988). Sin embargo, al no tener conciencia de su fragilidad y vulnerabilidad a cualquier alteración de sus ciclos naturales está siendo destruido y sujeto a diversas presiones antropogénicas como son entre otras el dragado, contaminación, turismo, urbanización y construcción de carreteras que al alterar los flujos de agua y modificar los patrones de circulación y salinidad decrecen la productividad integral del ecosistema (Browder, 1991; Trejo-Torres *et al.*, 1993).

El estudio de la funcionalidad del manglar implica determinar su riqueza de especies y particularmente la trama trófica, la cual provee una idea de los cambios del ecosistema espaciales y temporales y por lo tanto de las relaciones alimenticias interespecíficas. En una trama trófica, el conjunto de especies están clasificadas de acuerdo a su alimentación en: productores primarios, herbívoros, carnívoros, detritívoros y descomponedores, los cuales interactúan a través de múltiples relaciones predador/presa (Day *et al.*, 1987). Estos agrupamientos corresponden al concepto de gremio trófico definido por Root (1967) como "*el grupo de especies, sin*

considerar su posición taxonómica que explotan la misma clase de recurso de forma similar". A partir de este concepto, se puede considerar al ecosistema como un conjunto de gremios formados por varias especies que interactúan a diferentes niveles condicionando su estructura y determinando la función. Dentro de cada uno de estos gremios las interacciones competitivas interespecíficas son más fuertes, lo que ofrece la posibilidad de dividir al ecosistema en grupos funcionales. En los ecosistemas estuarinos, la comunidad nectónica constituye uno de los componentes funcionales más importantes dentro de las tramas tróficas al ser los predadores tope dominantes y consumidores secundarios que regulan a través de la presión predatoria los niveles tróficos inferiores que transfieren la energía desde los productores a los consumidores (Day et al., 1987).

Por lo tanto, considerando todas las funciones del manglar mencionadas anteriormente y su importancia ecológica como captador y transformador energético, el presente estudio se centrará en la caracterización y elaboración de un modelo de la trama trófica de la comunidad nectónica, donde se describa de manera esquemática y sencilla la complejidad de interacciones tróficas y energéticas que se llevan a cabo dentro de él a fin de valorar su función como hábitat crítico para las especies que lo utilizan en cierta etapa de su ciclo de vida. Esta información constituye un desafío académico y una contribución interesante a la biología; además es la base científica que proporciona las opciones de manejo y toma de decisiones.

Para llevar a cabo el trabajo propuesto, se ha seleccionado a la ría de Celestún por la densa cobertura de los bosques de manglar a todo lo largo de su línea de costa. Este ecosistema tropical localizado en el extremo noroccidental de la Península de Yucatán, se caracteriza por el aporte de agua dulce a través de la precipitación y de descargas subterráneas en forma de manantiales que le confieren junto con la existencia de un flujo de mareas a través de la boca, un gradiente de salinidad horizontal. La importancia nacional de este ecosistema está dado por ser zona de anidación de aves migratorias, principalmente en los meses de invierno y regional por la diversidad de sus recursos naturales y las diferentes formas de explotación a las que están sujetos. Dentro de éstas se encuentran la pesca dentro y fuera de la ría, la extracción de sal y el ecoturismo. Estas actividades en combinación con el valor económico de sus recursos dentro del marco social de la región, han motivado el desarrollo de estudios de diversa naturaleza.

II. EL ECOSISTEMA DE MANGLAR DE LA RÍA DE CELESTÚN

Este ecosistema de extraordinaria belleza, adquirió en 1979 por Decreto Presidencial la categoría de **Refugio Faunístico Federal y Reserva Especial de la Biosfera** en respuesta a la necesidad de proteger una de las áreas más importantes para la alimentación y anidación de los flamencos (*Phoenicopterus ruber*), y una zona de suma importancia para aves migratorias playeras (garzas y cercetas), así como de crianza de innumerables recursos pesqueros de gran importancia comercial. Esta Reserva está inscrita en la lista de los 52 humedales de Importancia Internacional para las Aves Acuáticas en México (SEDESOL-USFWS) y en la de los Humedales de Importancia Prioritaria para México por la Dirección Ecológica de los Recursos Naturales de la Secretaría de Desarrollo Social (SEDESOL). Cabe señalar, que gran parte del territorio del sistema ecológico de la Ría de Celestún al encontrarse dentro de la Entidad Federativa del Estado de Campeche en el municipio de Calkini, ha sido decretada recientemente "*Zona Especial de Protección de Flora y Fauna Silvestre y Acuática el área conocida como los Petenes*"¹. Decreto sustentado en el estudio denominado "Caracterización Ecológica Ambiental y de los Recursos Naturales de la Región de los Petenes, Campeche"².

Dentro de su territorio diversos asentamientos humanos han hecho uso de sus recursos naturales tales como la pesca, ecoturismo, cacería y tala de los árboles de manglar y actividades industriales, como la extracción de sal. Esta situación, ha obligado a proponer acciones que involucren estrategias de manejo y conservación de la vida silvestre, haciendo un uso planificado y a largo plazo (sustentable) de los recursos naturales con las necesidades del desarrollo rural. Los estudios conducentes a un conocimiento de este Refugio son escasos, parciales y en general puntuales. El objetivo de conservación del hábitat para la fauna silvestre y el manejo sostenido debe de basarse en el conocimiento y evaluación de las condiciones actuales de sus características estructurales y funcionales que permitan una toma de decisiones de manera objetiva.

¹ Periódico Of. Gob. Const. del Est. de Campeche, 3a época. Año V. (1175): 7-23 p. 4-jun-1996.

² Periódico Of. Gob. del Est. de Campeche, Sec. adm. 3a época. Año V. (1198): 426 p. 4-julio-1996.

Geomorfología

El sistema costero de la ría de Celestún está ubicado en la Península de Yucatán entre los 20°45' y 20°58' Norte y los 90°15' y 90°25' Oeste, con una área aproximada de 28.14 km² y un volumen de agua promedio de 14.13 x 10⁶ m³ (Fig. 1). Su litoral con el Golfo de México es una barrera arenosa producto de deposición de sedimentos generados por las olas y circulación costera (isla de barrera). La planicie costera es de bajo relieve con una plataforma carbonatada en donde más del 90% del CaCO₃ es originado por elementos coralinos con elevada cantidad de materia orgánica y arcilla (Chin, 1990). Su forma es rectangular con una longitud aproximada de 22.5 km y anchura que varía de 0.4 a 1.5 km. En la parte media un puente comunica al Puerto de Celestún con la carretera a Mérida; su ancho máximo en este sitio es de 0.6 km de los cuales, sólo 0.1, están libres para el intercambio de masas de agua y el resto obstruido por un borde de piedra y grava. Presenta un canal de mareas con profundidades que van de 3.5 m en la boca a los 0.5 m en la zona interna, con un promedio de 1.5 m. Su comunicación con el Golfo de México es permanente a través de una boca cuyo ancho es de 0.5 km situada en la parte sur de la misma. La marea es del tipo semidiurno con una amplitud media de 0.5 m (Herrera 1985; 1988).

Clima

El clima en la región es del tipo cálido semi-seco, con lluvias en verano y escasas el resto del año (García, 1988). Considerando a García y Mosiño (1992), la humedad relativa alcanza el 80% y la precipitación anual los 725.5 mm. La precipitación más alta se registra en el mes de septiembre con 138.5 mm y la más baja en marzo con 5.8 mm. En relación a la temperatura, el promedio anual es de 26.5 °C, siendo mayo y junio los meses más cálidos con un valor de 28.7° C para ambos, y febrero el más frío con 23.6°C (Fig. I-1). Comúnmente, se presentan vientos dominantes del sureste con intensidad de 0-15 km/h y al ubicarse la Península de Yucatán dentro de la Zona Ciclónica del Caribe se llegan a presentar de junio a noviembre, fenómenos naturales atmosféricos como ciclones o huracanes (Batllori, 1983).

La zona de estudio al estar ubicada dentro de la región tropical, presenta fluctuaciones térmicas menores a los 10 °C en comparación con las zonas templadas donde la temperatura llega a oscilar cerca de 40 °C. Esta característica climática, se

manifiesta es una oscilación climática anual asociada al patrón de lluvias que se manifiesta en tres temporadas: secas que inicia en marzo con precipitaciones mínimas de 3 mm y termina en junio donde la precipitación se incrementa a 108.7 mm; lluvias que se caracteriza por precipitaciones mayores a 110 ppm y que abarca del mes de julio a octubre y nortes con precipitaciones moderadas de 18 mm en febrero y de 28 mm en noviembre, acompañado de temperaturas relativamente bajas, principalmente en enero (23.0°C) como resultado de la presencia de vientos asociados con frentes polares denominados "nortes" que se presentan principalmente de noviembre a febrero.

Hidrología

Los únicos aportes de agua dulce al sistema, son a través de la precipitación pluvial durante la época de lluvias y por afloramientos en forma de manantiales de lluvia filtrada a través de la capa calcárea y almacenada en el manto freático; distribuidos tanto en los bordes de la laguna como en su interior y en la zona costera adyacente. El pH es neutro o ligeramente alcalino y la alcalinidad total es alta debido a los carbonatos y bicarbonatos introducidos a la laguna por los manantiales. El oxígeno disuelto en el agua presenta un amplio intervalo de variación con saturaciones menores de 20% a más de 70%, reportándose las concentraciones mínimas en los afloramientos (Valdés *et al.*, 1988). La salinidad promedio es de 24‰ con un gradiente longitudinal de 37‰ en la boca hasta 0-6‰ en la parte interna, debido a la comunicación permanente con el mar y a la presencia de un mayor número de afloramientos de agua dulce en la zona interna.

Vegetación

La vegetación circundante de la laguna corresponde a un bosque de manglar con clasificación fisionómica de borde, seguido por un bosque de cuenca tierra adentro. A todo lo largo de la costa, sobresale por su abundancia *Rhizophora mangle* con una amplitud de 150 m. En el interior de la laguna se reportan como especies dominantes a *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erecta*, las cuales se diferencian en dos estructuras, la primera representada por el macizo de tierra conchífero-arenoso de la barrera que protege a la laguna y la segunda que corresponde a los bosques de tierra adentro (Trejo, 1986). La distribución de estas especies depende de las características hidrológicas del área. En la cabecera de la laguna la especie dominante es *Laguncularia racemosa*; en la

la zona de mezcla codominan *Rizophora mangle* y *Avicennia germinans*, mientras que en la boca sobresale *Avicennia germinans* (Sánchez-Argüelles, 1994).

La vegetación subacuática está constituida por macroalgas (88 %) y pastos marinos (12 %) (Batllori, 1988). En cuanto a la distribución de los pastos se presentan *Chara fibrosa* y *Batophora oesterdi* en la parte interna de la laguna, *Diplantera (Halodule) wrightii* y el alga *Chaetomorpha linum* en la zona del centro, las cuales sobresalen en los márgenes de la laguna por sus densos y extensos parches (Herrera, 1988). Cerca de la boca y en aguas litorales el pasto dominante es *Thalassia testudinum* y algas como *Caulerpa* sp. (Selem, 1992, Contreras, 1993). En relación al fitoplancton se han registrado 30 géneros, entre los cuales resalta la dominancia de *Chaetoceros*, *Fragillaria*, *Nitzschia*, *Peridinium*, *Thalassionema*, *Thalassiotrix*, *Biduphia* con más de 1000,000 céls/cm³. Estas tres últimas con una mayor representatividad en la boca del sistema (Contreras, 1993).

Comunidades faunísticas

Respecto al zooplancton, se ha determinado una abundancia promedio de 274.107 ind./m³ con un registro de 15 grupos, de los que sobresalen los copépodos del género *Acartia* (Batllori, 1988). Dentro del componente béntico, los moluscos son el constituyente más importante donde resaltan por su abundancia el ostión de mangle (*Crassostrea rizophorae*) y la chivita (*Melongena melongena*). Cabe destacar la abundancia de los crustáceos palemónidos y peneidos que se explotan comercialmente, así como las jaibas de las especies *Callinectes sapidus* y *C. danae*.

La comunidad de peces en el interior de la ría, está constituida por 64 especies, de las cuales *Archosargus rhomboidalis*, *Lagodon rhomboides*, *Orthopristis chrysoptera* y las mojarras *Eucinostomus gula* y *Eucinostomus argenteus* sobresalen por su abundancia (Vega-Cendejas 1990a, Mena-Abud, 1994), mientras que la estructura comunitaria de la ictiofauna asociada al manglar está dominada por *Anchoa mitchilli* y *Eucinostomus argenteus* (González-Acosta, 1995).

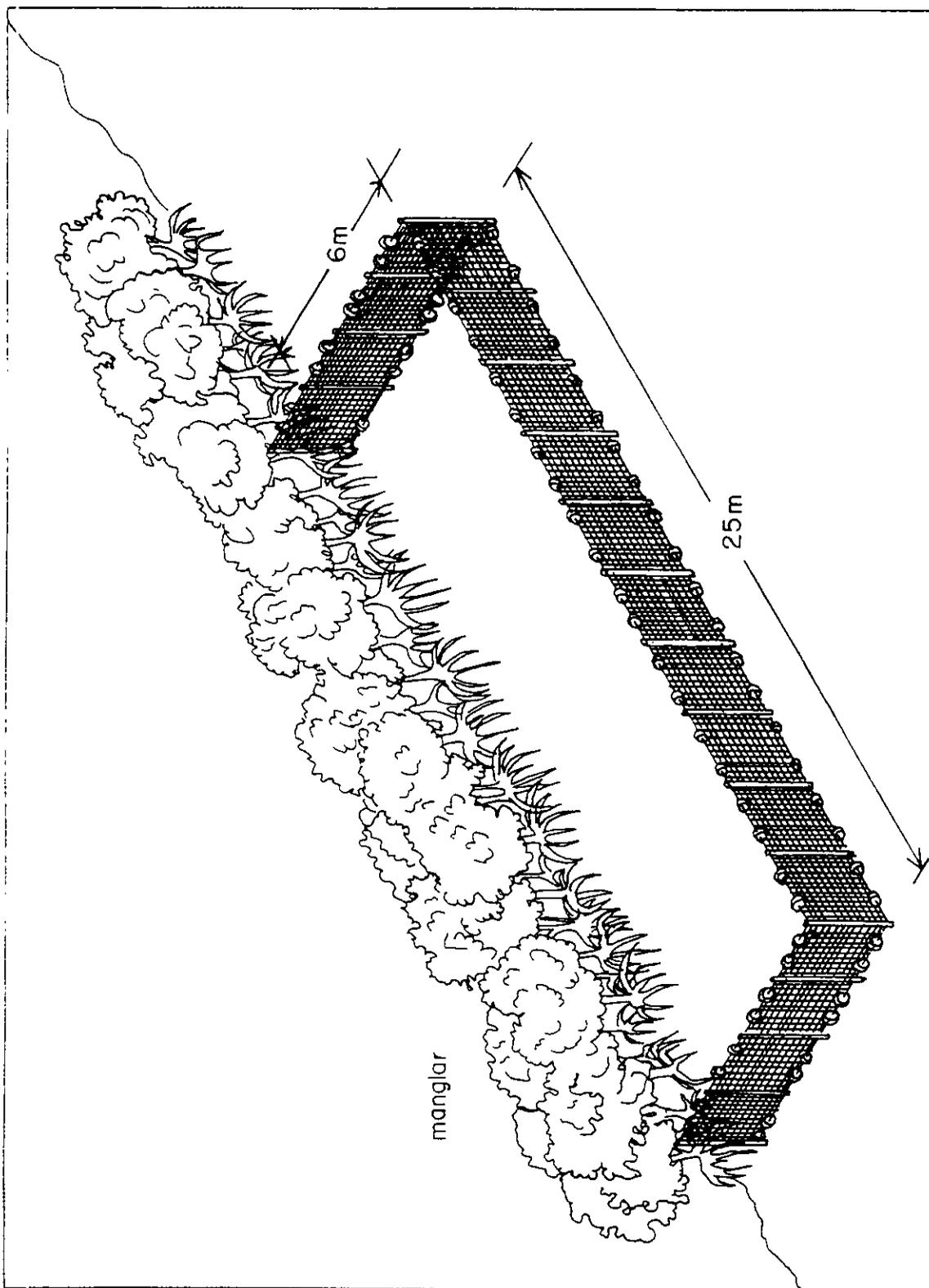


Fig.2 Diseño de la red de cerco utilizada para la colecta de los peces dentro de la zona de manglar.

III. OBJETIVO DE LA INVESTIGACIÓN

Los altos valores de biomasa y producción del detritus, así como la estratificación espacial dentro del ecosistema de manglar, crean gran diversidad de hábitats y suministros alimenticios que son utilizados por los organismos acuáticos. Al respecto, diversos estudios han resaltado la función ecológica del hábitat de manglar como zona de refugio, reclutamiento y alimentación para diversos grupos faunísticos que lo habitan y como un suministro importante de nutrientes y sedimentos hacia las aguas costeras estuarinas (Blaber y Blaber, 1980; Zieman *et al.*, 1984; Lewis *et al.*, 1985; Thayer *et al.*, 1987; Robertson y Duke, 1987; Sedberry y Carter, 1993; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1993). Es razonable inferir de estos estudios, que la disminución o desaparición de estas áreas de manglar causaría una declinación significativa en las capturas pesqueras de las aguas costeras adyacentes al representar una pérdida de hábitat y de materia orgánica.

Recientemente se ha puesto atención sobre los aspectos funcionales de los sistemas costeros. En este contexto, el manglar es considerado como una unidad ecológica físicamente relacionada a los ecosistemas adyacentes, como son la zona de pastos marinos y el sistema arrecifal a través del intercambio de materiales por las fuerzas geofísicas como las mareas y biológicamente a través de los movimientos migratorios de las comunidades faunísticas que influyen en su dinámica (Pinto, 1987; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988; Robertson y Niel, 1989; Parrish, 1989; Morton, 1990; Gilmore y Snedaker, 1993; Sedberry y Carter, 1993). Las interacciones biológicas entre los diferentes hábitats en relación a los patrones de circulación, época del año y productividad primaria del sistema (Rojas-Galaviz *et al.*, 1992; Yáñez-Arancibia *et al.* 1993, 1994; Twilley *et al.*, 1995), se traducen en una mayor producción de diversos recursos pesqueros (ej. mero, peto) a través de los flujos biomasa/energía de la red alimentaria (Arreguín y Chavéz, en prensa). Cabe resaltar, que estos últimos trabajos se encuentran entre las pocas referencias que presentan aspectos funcionales del ecosistema de manglar y que hasta el momento no existen estudios que analicen la funcionalidad de la comunidad de peces a partir de su estructura trófica.

Se conoce que el hábitat de manglar es una zona de importancia para complementar el ciclo de vida de diversos grupos faunísticos que lo utilizan en función de sus requerimientos tróficos y/o reproductivos. Sin embargo, no se ha

determinado su utilización secuencial en espacio y tiempo por las especies que lo habitan, ni se ha evaluado su valor dentro de la trama trófica estuarina a partir de los flujos energéticos desde los productores hasta los diversos consumidores, donde los peces funcionan como transformadores y conductores energéticos (Yáñez-Arancibia y Nugent, 1977). Como resultado de estas interacciones tróficas multiespecíficas, la Productividad Neta del Ecosistema, que es la cantidad de energía (carbono orgánico) que permanece en el ecosistema después de la respiración y exportación va a depender de las eficiencias ecotróficas (parte de la producción que va a predación o es exportada) y de la transferencia de energía entre los componentes que lo conforman.

Considerando estos antecedentes, a través de este trabajo se intenta resolver el siguiente problema que contribuirá a un conocimiento funcional del ecosistema de manglar y de la comunidad nectónica que lo habita.

Determinar a través del estudio de la estructura y dinámica trófica de la comunidad nectónica del ecosistema de manglar, su función ecológica como fuente importante de energía dentro de la trama trófica del ecosistema.

La realización de esta investigación permitirá evaluar el significado del hábitat de manglar dentro de la productividad de los sistemas costeros y contribuirá a proporcionar conceptos y criterios de referencia para llevar a cabo su normatividad y regulación, ayudando en la toma de decisiones. Actualmente, en México los bosques de manglar son ecosistemas perturbados, cuyo deterioro no ha alcanzado aún niveles críticos; sin embargo, es necesario planificar y regular la explotación selectiva que se realiza sobre algunas especies de mangle y la de los diversos recursos que lo utilizan para que en un futuro estos ecosistemas continúen siendo un valioso patrimonio nacional.

IV. ANTECEDENTES

El manglar como ecosistema funcional

Las investigaciones realizadas en la década de 1970 sobre las áreas de manglar de la Bahía de Florida, han sido la fuente en el conocimiento de la ecología funcional de estos ecosistemas y constituyen la base de las diversas propuestas mundiales de conservación e investigación actuales. Sobre estos trabajos son clásicos los realizados por Odum (1970), Heald (1971), Odum y Heald, (1972, 1975), a partir de los cuales se estableció el valor ecológico de los manglares como fuente importante del detritus dentro de trama trófica estuarina. Al respecto, Snedaker (1989) presenta un compendio sobre las diversas investigaciones realizadas en los manglares en donde resalta y compara la amplia información que hasta la fecha se tiene sobre su diversidad estructural y la poca investigación realizada sobre aspectos funcionales, particularmente en lo que se refiere a la flora y fauna asociada. Dentro de las funciones del manglar que han sido más estudiadas, se tienen las estimaciones de productividad primaria neta y bruta en varios ecosistemas de manglar del sur de Florida, Puerto Rico y México (Lugo *et al.*, 1975; Golley *et al.*, 1962; Day *et al.*, 1987; Flores Verdugo *et al.*, 1987). Asimismo, la proporción de materia orgánica exportada a los ecosistemas adyacentes ha sido estimada para diferentes tipos de manglar e incorporada en modelos conceptuales que incluyen su conexión con los ecosistemas estuarinos (Heald, 1971; Twilley, 1985, 1988; Twilley *et al.*, 1986).

La importancia ecológica de la vegetación emergente y sumergida para las especies marinas y estuarinas, ha sido determinada en diversos estudios comparativos entre las comunidades que habitan en sitios con vegetación y los desprovistos de ella (Turner, 1977; Odum *et al.*, 1982; Zieman y Adams, 1982; Boesch y Turner, 1984; Deegan *et al.*, 1986; Sogard *et al.*, 1989; Blaber *et al.*, 1992; West y King, 1996). A través de estas investigaciones se ha podido evaluar y reconocer la mayor diversidad y abundancia de especies en las zonas someras y provistas de vegetación. Sin embargo, aspectos cuantitativos del uso de hábitat y función de estos ecosistemas han sido dirigidos sólo recientemente, donde se ha resaltado su valor ecológico como área de alimentación, protección, reclutamiento y crianza para

especies costeras, arrecifales y estuarinas (Stoner, 1986; Thayer *et al.*, 1987; Robertson y Duke, 1987; Morton, 1990; Tzeng y Wang, 1992; Gilmore, 1995). Asimismo, se ha establecido el acoplamiento físico y biológico entre el hábitat de manglar con otros ecosistemas como es el arrecifal (Parrish, 1989; Sedberry y Carter, 1993), el de pastos marinos (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988) y la correlación positiva entre capturas pesqueras y vegetación al proveer alimento y hábitat a peces e invertebrados juveniles de valor comercial (Zimmerman y Minello, 1984; Deegan *et al.*, 1986; Parushan, 1991; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1992a). A partir de este análisis se ha determinado la relación de los parámetros ecológicos de la comunidad de peces con los patrones diurnos y estacionales de productividad primaria y disponibilidad de los recursos alimeticios. Al respecto, Yáñez-Arancibia *et al.* (1993) estudiaron y compararon la dinámica del necton en dos zonas con vegetación de la Laguna de Términos, una de ellas en un sistema de pastos marinos y la otra en un área de pastos/manglar, donde se observó la variación periódica en biomasa y diversidad de la ictiofauna para ambas zonas, en sincronía con la variabilidad ambiental, patrón de circulación y la productividad biológica.

Algunas de las características funcionales que se han investigado en los manglares del sur de Florida y en Puerto Rico, han servido de base para el desarrollo de paquetes energéticos de este ecosistema, en donde se ha analizado desde un día promedio para los manglares de Puerto Rico (Golley *et al.*, 1962), hasta la comparación energética entre un manglar de borde y otro ribereño en la Bahía de Florida (Twilley, 1988). A partir de estos estudios se ha estimado que su productividad primaria bruta es del orden de 25,000 a 50,000 kcal/m² año, lo que prueba que estos sistemas se encuentran entre los más productivos del mundo. De esta manera, a partir de la integración de la estructura del ecosistema y su balance energético se han elaborado varios modelos conceptuales de flujo de energía a partir de los cuales, se ha podido demostrar la importancia del aporte dulceacuícola, las mareas y la salinidad para su funcionamiento (Lugo y Snedaker, 1974; Lugo *et al.*, 1975; Odum *et al.*, 1977; Twilley, 1988).

Específicamente en México, a excepción de los trabajos realizados en Laguna de Términos (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988; 1993) y en el sistema estuarino de Teacapán-Agua Brava en el Pacífico Mexicano (Flores-Verdugo *et al.*, 1990), se tiene poco conocimiento sobre aspectos funcionales de este ecosistema. A continuación, se exponen los estudios efectuados en el ecosistema costero de la ría de Celestún, a través de los cuales por un lado se resalta el incremento en su conocimiento

hidrológico y de la estructura de diversas comunidades biológicas que lo utilizan y por otro, la poca información existente sobre su valor para la fauna asociada y función dentro de la productividad y trama trófica del sistema.

Ría de Celestún

En los últimos años se han llevado a cabo diversos estudios y programas de investigación que han proporcionado valiosa información sobre este sistema lagunar. En estudios hidrológicos se ha determinado que presenta características típicamente estuarinas, donde la influencia marina está dada por las mareas y la dulceacuícola por dos fuentes: a) los afloramientos distribuidos a todo lo largo de la ría y b) la fuerte precipitación pluvial durante la época de lluvias (Valdés *et al.*, 1988). Asimismo, se reporta que estos manantiales constituyen una fuente importante de carbono inorgánico proveniente del manto freático (Trejo, 1988). Hidrológicamente se reconocen tres zonas dentro de la laguna: la interna, con características oligohalinas, abundancia de manantiales y una elevada actividad heterotrófica; la zona de mezcla, también con características oligohalinas, donde la mezcla del agua dulce con la marina favorece el desarrollo del fitoplancton a consecuencia de las altas concentraciones de amonio y fosfatos y la zona de la boca, con características marinas e influencia de las mareas originando procesos de mezcla que favorecen el desarrollo fitoplanctónico pero con una baja y limitante concentración de nutrientes (Herrera, 1988).

En un estudio sobre la ecología de los diversos grupos de productores, se reportan dos picos de alta productividad relacionados directamente con los parámetros ambientales. Uno de ellos se observa durante el primer período de la época de lluvias y el otro durante los nortes, separados entre sí por una baja productividad (Herrera, 1995). En este mismo estudio la productividad fitoplanctónica se estima entre 0.18 a 1.7 gC/m²/d y se considera que el 84% de la materia orgánica proviene del manglar con un peso seco de 15x10⁶ kg, en comparación con 156 x 10⁶ kg en peso seco que los macrófitos producen anualmente. En relación a este aspecto, Gold (1991) analizando la relación de isótopos estables del C y N en diferentes compartimentos de consumidores y productores de la laguna, determinó que la contribución de C a la trama trófica por parte de los manglares es relativamente baja respecto a la contribución de los macrófitos. Sin embargo, estas estimaciones fueron puntuales, por lo que es importante considerar la estacionalidad en la exportación hacia la laguna debido a la variabilidad ambiental en los cambios temporales y

espaciales de la producción observados por Herrera (1995) dentro del sistema.

Sobre el manglar, se ha comparado la descomposición de la hojarasca entre dos especies, concluyendo que ocurre más rápidamente en *Avicennia germinans* que en *R. mangle* independientemente de la zona donde esté localizado (Trujeque, 1990). Asimismo, se ha caracterizado estructural y funcionalmente el bosque de manglar en tres tipos (ribereño, de margen y cuenca) y como un componente más de la comunidad de productores primarios (Trejo, 1986; Sánchez, 1994; Herrera, 1995).

A través de la estructura y abundancia de la comunidad zooplanctónica se ha determinado una productividad secundaria mayor de 1.4 g/10m³ (Ordóñez *et al.*, 1993) y la presencia de 27 especies de larvas de peces (Ordóñez, 1995). La riqueza íctica ha sido registrada previo al huracán Gilberto (1988) con 63 especies (Vega-Cendejas, 1990a) y posterior a este meteoro con 46 especies, de las cuales 30.4% se categorizan como eurihalinas, 47.8% estenohalinas, 15.2% temporales, 2.2% permanentes y 4.3% del componente dulceacuícola (Mena Abud, 1994). Para la fauna asociada al manglar en un estudio preliminar por Vega-Cendejas *et al.* (1994) se muestra una mayor abundancia de diferentes comunidades biológicas durante el día que en la noche, lo que se atribuye a procesos migratorios nocturnos hacia ecosistemas adyacentes con fines tróficos. Respecto a la estructura de la comunidad íctica asociada al manglar se reportan 60 especies de peces cuyas abundancias y biomásas, presentan una variación espacial y estacional (González-Acosta, 1995).

En relación a la funcionalidad de la comunidad de peces, se han determinado los hábitos alimenticios y la interacción trófica multiespecífica de la pesquería artesanal de chinchorro playero que opera en la zona costera y cuya comunidad multiespecífica está constituida por especies que utilizan la Laguna en alguna etapa de su ciclo de vida (Vega-Cendejas *et al.*, 1994). A partir de esta información e integrando la estimación de las tasas de consumo y biomasa, se elaboró un modelo de la trama trófica de esta pesquería sobre el Banco de Campeche a partir del modelo de ECOPATH II (Christensen y Pauly, 1992b), llegando a la conclusión de que el detritus es la fuente principal de energía y que los organismos microbénticos al utilizar principalmente este componente alimenticio son considerados el principal eslabón con los carnívoros superiores (Vega-Cendejas *et al.*, 1993). Sin embargo, los aspectos funcionales de las especies de peces asociadas al manglar no han sido evaluados y mucho menos se conoce su interacción con otros componentes faunísticos.

V. HIPÓTESIS

Las características geomorfológicas de la ría de Celestún, como son la presencia de manantiales y de una comunicación permanente con el mar a través de una boca, propician condiciones típicamente estuarinas con un gradiente de salinidad horizontal de amplia variación estacional y grandemente influido por fuerzas geofísicas como las mareas y el patrón de corrientes. Aunado a estas características hidrológicas, la presencia de áreas de manglar en toda la zona interna, dan como resultado una alta productividad del ecosistema que se traduce en tramas tróficas complejas y cuyo número de interacciones depende de su cercanía con el mar a través de los cambios en el nivel medio por la marea y de la complejidad de hábitat. El valor ecológico de las bocas estuarinas para el funcionamiento de los ecosistemas costeros ha sido ampliamente fundamentada por Weinstein (1988), Twilley (1988) y Yáñez-Arancibia *et al.* (1991).

Es a través de esta zona de transición donde los juveniles de especies marinas inmigran en sincronía con la dinámica diaria y estacional de la circulación del sistema en función de sus requerimientos tróficos o reproductivos. Por otra parte, dentro de las interacciones peces-hábitat de manglar, son probables diversos patrones de utilización y migración de los conjuntos faunísticos, existiendo un remplazo de especies vinculadas con los parámetros físico ambientales y la productividad biológica del sistema que determinan la estructura ecológica de la comunidad y su distribución a lo largo del año. Considerando estos antecedentes, el presente trabajo cuyo problema fundamental es determinar la función del ecosistema de manglar como fuente importante de energía dentro de la trama trófica de la comunidad neotónica, se ha formulado dos hipótesis a probar:

La estructura trófica de la comunidad neotónica asociada al ecosistema de manglar está dominada por estadios juveniles de peces marinos y especies de talla pequeña, que lo utilizan espacial y temporalmente para protegerse de los predadores y obtener sus recursos alimenticios.

La trama trófica del ecosistema de manglar está constituida por grupos funcionales de bajos niveles tróficos, donde el detritus es uno de los de mayor importancia por su consumo directo o indirecto.

VI. PLAN DE ESTUDIO

A fin de determinar el funcionamiento ecológico del ecosistema de manglar a través del conocimiento de su trama trófica y probar las hipótesis previamente planteadas, se analizan y comparan entre sí dos áreas de manglar en la ría de Celestún. En la primera zona referida como *Boca*, la salinidad es cercana a la del agua de mar (30 ‰) con gran influencia de las mareas; la especie de manglar que predomina es *Avicennia germinans*, con un sustrato arenoso y fondo con poca vegetación. El segundo sitio localizado en la cabecera de la ría (*zona interna*) con características oligohalinas (<14‰) y poco influenciada por las mareas, está dominado por *Laguncularia racemosa*; el sustrato es lodoso y el fondo se encuentra cubierto por gran cantidad de pastos marinos y algas (*Halodule wrightii*, *Chara fibrosa*, *Batophora oersterdi*). La presencia de un mayor número de afloramientos de agua dulce en esta zona le confieren al sistema el gradiente horizontal típicamente estuarino (Fig. 1).

Como primera etapa se analiza en el primer capítulo titulado ***“Ictiofauna Asociada al Manglar: Dinámica Estacional y Patrón Espacial”***, la estructura de la comunidad de peces, donde se describe su composición y estructura, las especies dominantes y la utilización estacional, espacial y diurna en sincronía con las características hidrobiológicas del sistema. A partir del análisis de los resultados obtenidos se analiza la función ecológica del manglar en relación con las estrategias biológicas de las especies, cuyos patrones de distribución y diversidad proporcionan un índice de su valor como hábitat en cierta etapa crítica dentro del ciclo de vida de las especies que lo habitan.

En relación a las transferencias entre los diferentes compartimentos de la comunidad íctica, se determinan las relaciones predador/presa, las cuales se analizan en un segundo capítulo titulado ***“Interacciones Tróficas de la Comunidad de Peces Asociada al Manglar”***. Se describe la ecología de la alimentación e interacciones tróficas multiespecíficas de las especies más representativas, así como su ubicación en gremios tróficos dependiendo de las preferencias y similitud trófica entre las especies.

Finalmente, las principales rutas y transferencias energéticas entre cada uno de los componentes faunísticos que conforman el ecosistema de manglar, se estiman a través de la aplicación del modelo ECOPATH de Christensen y Pauly (1992a, 1992b), el cual se representa por un diagrama de flujo en el capítulo titulado “**Modelo Trófico dinámico de un Ecosistema de Manglar**”. La matriz predador/presa se obtiene a partir del conocimiento de la estructura trófica de la comunidad y se incluyen las tasas de consumo y estimaciones de biomasa de la comunidad nectónica y las contribuciones de los principales compartimentos: materia orgánica (detritus), productividad primaria fitoplanctónica, zooplancton, ictioplancton y meiobentos.

Por razones de claridad en vista de los diversos temas que deben abarcarse, cada capítulo cubre todos los aspectos del problema, incluyendo los resultados y la discusión. En la parte final, se integran los diferentes capítulos para presentar una discusión general y conclusiones.

VII. METODOLOGÍA GENERAL

La toma de muestras biológicas, se realizó estacionalmente en la zona de la boca durante el período 1992-1993 y bimensualmente de marzo de 1993 a febrero de 1994 en las dos zonas previamente referidas. Todos los muestreos se realizaron durante el día y la noche (07.00 y 19.00 hrs) cuando la marea se encontraba en su nivel más alto (pleamar) con el propósito de evaluar además de la variación de la composición específica en una base espacial y estacional, el uso del hábitat por las especies que lo utilizan en una escala diurna. Las estaciones se definieron como secas (marzo-junio), lluvias (julio-octubre) y nortes (noviembre-febrero). Estos agrupamientos se aproximan a la estacionalidad climática del área de estudio en términos de pluviosidad, temperatura del agua y salinidad (Valdés *et al.*, 1988).

Previo a la toma de muestras biológicas, se registraron los parámetros fisico-químicos. La temperatura del agua se midió con un termómetro analógico Perkin-Elmer de 0 a 100°C, la transparencia con un disco de Secchi y la profundidad con una sonda a mano. Asimismo, se tomaron muestras de agua con una botella Van Dorn para cuantificar la salinidad (salinómetro de inducción Khalsico RS-9), N-NO₃, P-PO₄ y silicatos. La concentración de materia orgánica en sedimento se determinó mediante el método de Winkley-Black (Jackson, 1976) por oxidación húmeda con dicromato de potasio; el oxígeno disuelto por el método de Winkler y la productividad primaria, neta y respiración por el método de botellas claras y oscuras (Strickland y Parsons, 1972). Siguiendo esta metodología, se colocó una muestra de agua en un juego de tres botellas de 300 ml cada una, las cuales se expusieron a las condiciones en las que fueron tomadas originalmente: en la primera se registró la concentración de oxígeno al inicio del experimento, la segunda se expuso a la luz (botella clara) y a la tercera se le excluyó de toda radiación, denominada botella oscura. A esta dos últimas, después de tres horas de incubación se les determinó la concentración de oxígeno. El incremento de oxígeno en la botella clara en relación con la inicial, se interpretó como la estimación del carbono asimilado, lo que se consideró como la productividad neta (PPN). Las muestras de agua y sedimentos fueron trasladadas en refrigeración y se procesaron en el Laboratorio de Química de la Unidad Mérida del Centro de Investigación y Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV).

Considerando que la presencia de raíces aéreas en los manglares dificulta el muestreo cuantitativo de la comunidad de peces que lo habita, se utilizaron en cada una de las zonas (boca e interna) y para cada uno de los muestreos bimensuales (diurno y nocturno), redes de encierro tipo drop net diseñadas específicamente para el estudio con dimensiones de 25 x 6 m y abertura de malla de 1mm. Para su instalación se colocaron inicialmente y paralelo a la línea de costa 25 m de la red con sus flotadores y plomos respectivos, sostenida con puntales cada 1.5 m a fin de tener el cuidado de que estuviera fija al fondo y sin aberturas que permitieran la salida de los organismos. Posterior al inicio de la colecta y dando el tiempo necesario para que los peces que hayan sido asustados por la colocación inicial del tramo horizontal de red, regresen a la zona de muestreo, se procedió a cerrar la red desplegando y colocando perpendicularmente a la línea de costa los 6 m sobrantes para constituir 150 m² de área total (Fig. 2).

Dentro del cerco formado, los peces se muestrearon con pequeños chinchorros de 5 m de longitud por 1.9 m de caída con luz de malla de 1-2 mm y redes de cuchara del mismo material a fin de tener un muestreo representativo de la población con la incorporación de ejemplares juveniles. Cabe resaltar, que este método permite una determinación precisa de la abundancia del necton por unidad de área y una colecta instantánea de los organismos. A fin de minimizar el daño al hábitat, los muestreos bimensuales se consideraron como repeticiones para los análisis de biomasa y abundancias relativas.

Para complementar la información requerida por el modelo trófico y para el análisis de las relaciones predador presa entre las especies dominantes se tomaron muestras de la comunidad del plancton y del bentos. La comunidad béntica se muestreó dentro del cerco por medio de una draga Van Veen de 25 x 26 cm y 11.3 cm de altura, mientras que para el plancton se realizaron arrastres de cinco minutos paralelos al cerco mediante una red cónica de 30 de cm de diámetro con abertura de malla de 300 μ y con una eficiencia de filtración del 90%. La determinación de la biomasa zooplanctónica y de la identificación de los grupos taxonómicos fue realizado por el Laboratorio de Plancton del CINVESTAV.

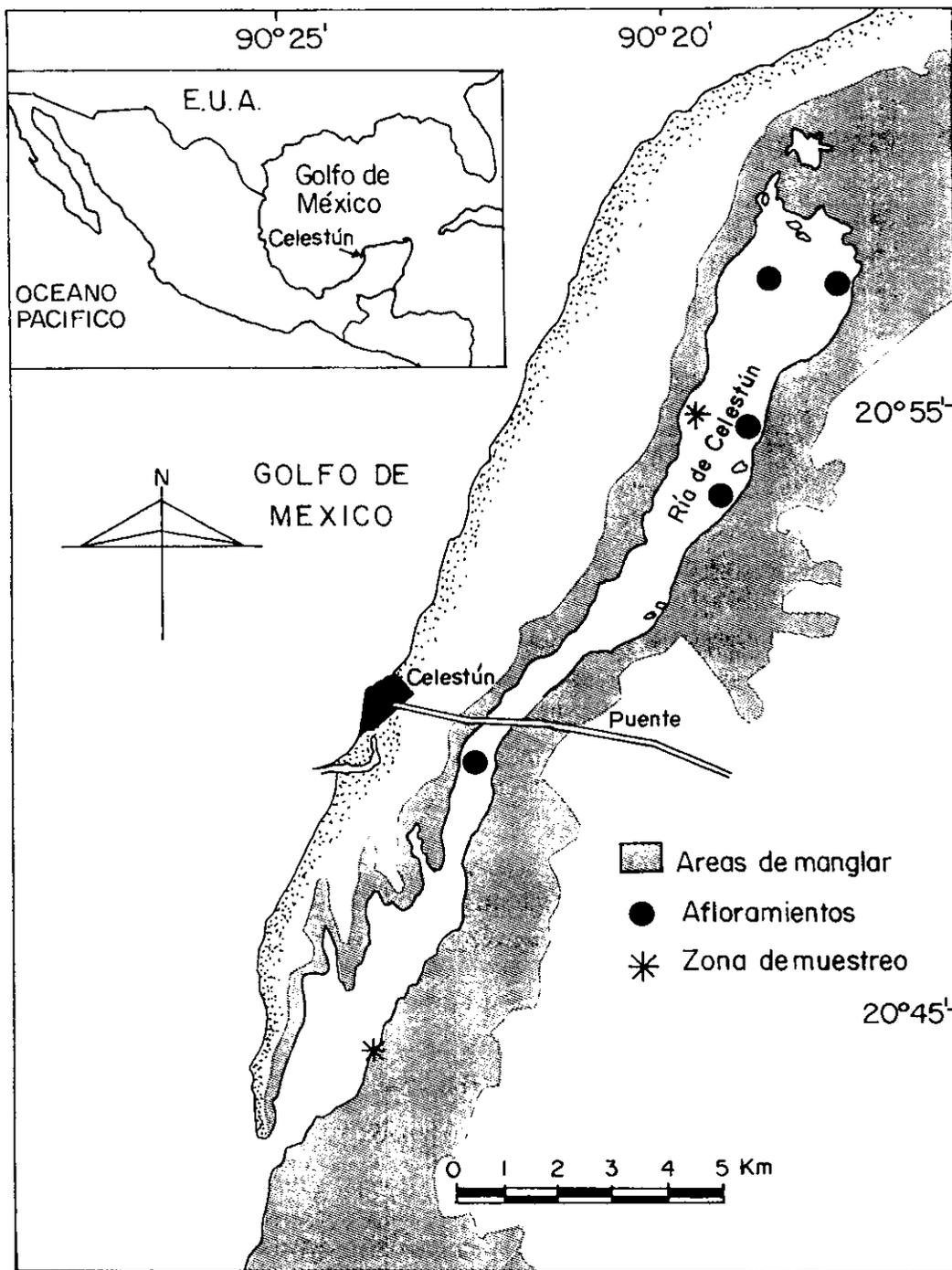


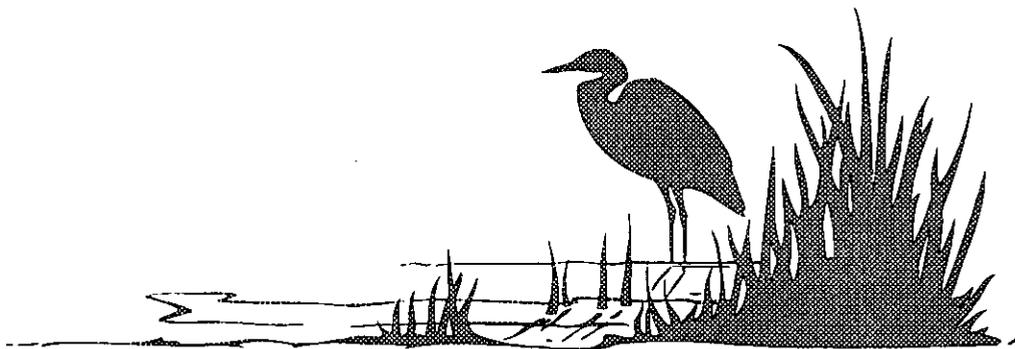
Fig.1 Localización del área de estudio, donde se señala el área cubierta por manglar, los principales afloramientos y las zonas de muestreo,

CAPÍTULO I

ICTIOFAUNA ASOCIADA AL MANGLAR: DINÁMICA ESTACIONAL Y ESPACIAL EN LA ESTRUCTURA COMUNITARIA

Este capítulo intenta responder a las siguientes preguntas:

- 1. ¿Cómo está constituida la estructura de la comunidad de peces asociada al manglar y de que manera este ecosistema por sus funciones ecológicas influye sobre ella?**
- 2. ¿Cuál es la dinámica espacial y temporal de la estructura comunitaria ictica en función de las características ambientales y biológicas del ecosistema de manglar?**



Introducción

Recientemente se ha reconocido el valor del manglar como un hábitat crítico para juveniles de peces marinos y dulceacuícolas que utilizan el sistema para protegerse entre sus raíces de los predadores y como una área de alimentación y crianza al ser uno de los ecosistemas más productivos. Las partes sumergidas constituyen un hábitat adecuado para la fijación de muchos organismos, además de ser zonas óptimas para la alimentación de numerosos invertebrados y peces de gran importancia económica. Asimismo, sus hojas son una fuente importante de detritus, que en conjunto con el fitoplancton constituyen la base de la trama trófica lagunar, existiendo un suministro permanente de materia orgánica disponible para las etapas críticas en el ciclo de vida de los diversos recursos (Odum y Heald, 1975).

La estructura de la comunidad de peces dentro del manglar y su utilización espacial y temporal en diferentes hábitats dentro del mismo, es una respuesta de cada especie a dos factores principales: restricciones fisiológicas en función de los cambios de las características ambientales como consecuencia del patrón climático (salinidad, turbidez) y los requerimientos energéticos durante las diferentes etapas en el ciclo de vida de las especies. Consecuentemente, se presentan variaciones estacionales y cambios en su actividad durante el día y la noche como respuesta a estos factores (Rooker y Dennis, 1991).

En relación a la estructura de la fauna íctica asociada al manglar, se han realizado pocas evaluaciones cuantitativas debido a que la presencia de ramas y raíces sobre el fondo, dificultan el uso de redes y la colecta de los peces presentes en estos hábitats. Los métodos comunes de muestreo como el arrastre o chinchorro, sólo pueden operar cerca del manglar y no dentro de él. Sin embargo, con metodologías de colecta específicas como redes de cerco o buceo, se ha reconocido la importante función biológica de este ecosistema para juveniles de especies marinas (Thayer *et al.*, 1978; Zieman *et al.*, 1984; Lewis *et al.*, 1985).

En particular sobre la ictiofauna, se han efectuado investigaciones principalmente en Estados Unidos (Florida), Puerto Rico y Australia, donde se ha determinado la composición y estructura de la comunidad (Austin, 1971; Bell *et al.*, 1984; Blaber y Milton, 1990), su función como zona de alimentación en las primeras etapas del ciclo de vida de los peces y del alimento que los sustenta

primeras etapas del ciclo de vida de los peces y del alimento que los sustenta (Robertson y Duke, 1987; Stoner, 1986; Thayer *et al.*, 1987; Morton, 1990; Tzeng y Wang, 1992) y el patrón de actividad diurna, lunar y estacional (Rooker y Dennis, 1991). Asimismo, se ha establecido una estrecha relación entre la productividad primaria y la variación espacial y temporal de la abundancia y composición de la comunidad íctica en función de la productividad primaria y con los cambios estacionales de los parámetros ambientales (salinidad, temperatura, turbidez) que alteran las características del hábitat e influyen en la reproducción y reclutamiento de las especies (Robertson y Duke, 1990; Flores-Verdugo *et al.*, 1990; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988, 1993). Estos estudios indican que la mayoría de las poblaciones de peces en los estuarios de los manglares son de especies eurihalinas de vida relativamente corta que representan una fase en el patrón migratorio de su ciclo de vida y cuya variación espacial/ temporal está influida por el ambiente y su función biológica dentro del sistema.

Se conoce que alrededor de 30 especies de peces habitan en los manglares de la costa Selangor de Malasia (Sasekumar, 1984), 41 en la Laguna de Joyuda y en el suroeste de Puerto Rico (Stoner, 1986; Rooker y Dennis, 1991) y 42 en los manglares de Queensland, Australia (Morton, 1990), donde se menciona una de las biomásas más grandes para el ambiente estuarino (25.4 g/m^2). Por el contrario, Sheridan (1992) registra el menor número de especies en los manglares de Rookery Bay, Florida, cuyas densidades fueron significativamente menores en comparación a las áreas abiertas. Particularmente para las costas de México, se han determinado 75 especies en el sistema de Teacapán-Agua Brava (Flores-Verdugo *et al.*, 1990) y 77 para la Laguna de Términos en Campeche (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1993). En otras regiones, el número de especies es considerablemente mayor, como en los manglares de Filipinas (Pinto, 1987) y las costas de Australia (Robertson y Duke, 1987) donde se reportan 128 y 133 especies, respectivamente. Asimismo, se han determinado valores más altos de riqueza específica en el ecosistema de manglar (*Rhizophora mangle*) en comparación con otros adyacentes como el de los pastos marinos y cora es (Thayer *et al.*, 1987; Sedberry y Carter, 1993), lo que refleja el incremento de la complejidad del hábitat de estos ecosistemas, así como su valor para el reclutamiento y alimentación de juveniles de muchas especies.

Específicamente se reconoce que la ría de Celestún, es un sistema cuya alta productividad se refleja en la riqueza de especies de importancia pesquera que lo utilizan en diversas etapas del ciclo de vida y que constituyen una importante

alternativa económica para los pobladores de la región, principalmente durante las épocas de nortes. En los estudios realizados en la ría, se ha descrito la estructura de la comunidad ictiofaunística y las especies dominantes en una base espacial y estacional (Vega-Cendejas, 1990a; Mena, 1994). Asimismo, se ha determinado la composición de las especies de peces asociadas al manglar (González-Acosta, 1995) y la variación de su densidad durante las colectas diurnas y nocturnas para una misma zona (Vega-Cendejas *et al.*, 1994).

No obstante, existe poca información sobre el valor ecológico del manglar para las especies de peces que lo habitan y no se ha considerado su función dentro del contexto de espacio y tiempo como procedimiento para entender su heterogeneidad y variabilidad. Cabe mencionar, que la interacción de los atributos físicos y químicos (cambios de salinidad y nutrientes) asociados a factores ambientales y los de la comunidad (producción, biomasa, razón P/B, consumo de oxígeno), son útiles para describir los cambios estacionales en las comunidades de peces. Asimismo, permitirá responder el por qué una cierta especie utiliza permanente o temporalmente el ecosistema de manglar como una estrategia adaptativa dentro de su ciclo de vida.

Objetivo

Considerando la información precedente y el valor funcional del manglar dentro de la ría de Celestún para la fauna íctica que lo habita, se considera como objetivo en el presente capítulo:

Evaluar la importancia de las características ambientales y las relaciones ecológicas del ecosistema de manglar como hábitat crítico para las comunidades de peces que lo utilizan espacial y temporalmente.

Para tal efecto, se determina cuantitativamente la ictiofauna presente dentro de una zona de manglar cercana a la boca y se contrasta con la de la zona interna, considerando la variación estacional y diurna de la abundancia y riqueza de las especies.

Materiales y Métodos

Anteriormente se especificaron los parámetros hidrobiológicos considerados en el presente estudio y la metodología utilizada para su determinación. Asimismo, se describe el diseño de la red de cerco (drop net) que se utilizó para la colecta de los ejemplares y la periodicidad de los muestreos en las dos zonas seleccionadas de acuerdo a sus características hidrológicas. La temperatura, turbidez y profundidad, se midieron *in situ* previo a cada uno de los muestreos diurnos y nocturnos, mientras que para los nutrientes, salinidad y oxígeno, se tomaron muestras de agua y del sedimento para su posterior determinación en el laboratorio de química.

A los ejemplares obtenidos en los muestreos se les inyectó formaldehído al 30% para una mejor conservación del contenido estomacal y se colocaron en bolsas de plástico previamente etiquetadas a la misma concentración para su traslado al laboratorio en donde se identificaron utilizando bibliografía especializada, principalmente los trabajos de Alvarez del Villar (1970), Taylor (1976), Dickson y Mocre (1977), Fischer (1978), Guitart (1974), Robins *et al.*, (1986), Aguirre-León y Yáñez-Arancibia (1986), Böhlke y Chaplin (1993), entre otras. El orden sistemático se basó en el criterio de Greenwood *et al.*, (1966, 1967), modificado por Nelson (1994). Las capturas fueron seleccionadas a nivel de especie y los individuos se contaron, pesaron y midieron (longitud estándar). Posteriormente, se procedió a la extracción de sus estómagos y preservación con alcohol al 80% para los análisis de contenido estomacal.

Se determinó la densidad y biomasa por unidad de área, estandarizado a m^2 para cada una de las especies registradas en las dos zonas de muestreo en una base diurna y estacional. La estructura de la comunidad se analizó espacial y temporalmente por medio de sus principales descriptores como la riqueza, dominancia, diversidad y equidad.

La riqueza específica (S) se consideró como el número de especies identificadas por sitio de muestreo y para el total de cada temporada climática. Por otra parte, la diversidad de especies (H') que combina el número de especies y la distribución de la abundancia entre ellas se determinó a partir del índice de Shannon-Wiener. Este índice derivado de la teoría de la información, es una medida promedio de la incertidumbre en predecir a que especie pertenece un individuo seleccionado

al azar de una colección de S especies y N individuos, cuyo valor se incrementa con el número de especies y una mayor distribución de los individuos (Pielou, 1966; Cox, 1985). Se obtiene de la siguiente ecuación utilizando logaritmos naturales (\ln):

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

donde H' es la incertidumbre promedio por especie en una comunidad constituida por S especies con abundancias proporcionales conocidas (p_i). Una diversidad máxima se alcanza cuando todas las especies presentan la misma abundancia, mientras que la mínima cuando sólo una de ellas es la más abundante y las restantes presentan un solo individuo.

La equidad (E) se refiere a la distribución de la abundancia entre las especies y se obtiene a partir de la relación entre la diversidad observada H y la máxima H_{max} (Pielou, 1969). Los valores de " E " pueden tener un intervalo de prácticamente cero (no equidad) a uno (completamente iguales):

$$E = H/H_{max}$$

La dominancia que implica la jerarquización y evaluación de la importancia relativa de las especies en la estructura de la comunidad, se determinó para cada una de las zonas y en una base anual a partir del Índice del Valor de Importancia (IVI). Se consideró este índice para el análisis porque en base a la matriz de especies incorpora información adicional a la abundancia ($A\%$), como es la distribución espacial (o temporal) de las especies ($F\%$) y su biomasa ($B\%$) (Brower y Zar, 1977).

$$IVI = A\% + B\% + F\%$$

Para la estimación de los descriptores de la comunidad se utilizó el programa estadístico de computación denominado "Análisis de Comunidades" (ANACOM) desarrollado por De la Cruz (1994).

Finalmente, para detectar la etapa en el ciclo de vida de las especies y determinar la periodicidad del reclutamiento en el hábitat, se analizaron los datos de longitud de las especies dominantes.

Análisis de Datos

La comparación de los parámetros hidrobiológicos entre las dos zonas se realizó considerando los promedios anuales a través de un análisis de varianza (ANOVA) con un límite de confianza de 95% (Zar, 1974). A partir de estos resultados se pudieron definir las variables ambientales que separan la zona de la boca de la interna. Similarmente con este mismo análisis, se compararon la abundancia y biomasa relativas registradas bimensualmente para determinar si difieren significativamente entre sí y en todo caso no permitir su agrupamiento de acuerdo al patrón climático de la región (secas, lluvias y nortes).

Las relaciones causa-efecto entre los diversos parámetros ambientales y entre las variables bióticas y abióticas se analizó con base en el número de observaciones por medio de una matriz de correlación a partir del coeficiente de Pearson (Ludwing y Reynolds, 1988), el cual presume que existe una relación lineal entre los vectores de ambos descriptores. Una correlación positiva implica que cuando la abundancia de una especie se incrementa, hay un correspondiente incremento en la concentración de uno de los parámetros. Similarmente en una correlación negativa el incremento de uno de los descriptores está acompañado por el decremento del otro. Los valores de r altamente positivos o negativos se validaron para los grados de libertad = $N-2$ con 95% de significancia estadística (Rohlf y Sokal, 1981).

La comparación entre ambas zonas y las muestras diurnas y nocturnas de una misma zona en términos de su densidad, biomasa, números de especies y diversidad se llevó a cabo usando la prueba de Wilcoxon para muestras pareadas (Sokal y Rohlf, 1981). La determinación de los grupos de especies entre ambas zonas se analizó aplicando el Índice de Disimilitud de Bray-Curtis (Clifford y Stephenson, 1975), el cual considera las proporciones en abundancias relativas entre las especies y se define por la siguiente ecuación:

$$D_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum_{i=1}^n (X_{ij} + X_{ik})}$$

donde:

D_{jk} es el valor de similitud entre las unidades de muestreo j y k ; X_{ij} y X_{ik} representan la abundancia de la especie i en la unidad de muestreo j y k , respectivamente.

Ésta es una técnica de clasificación jerárquica donde los subgrupos son dependientes unos de otros y aglomerativa, es decir que parte de los grupos que contienen un solo objeto, que se unen gradualmente por su similitud hasta formar un grupo que permite identificar la existencia de asociaciones de especies y hábitats. Su valor varía de un mínimo de cero cuando hay una máxima similitud, a uno cuando un par de especies difieren completamente en sus abundancias.

El índice de Bray Curtis se aplicó a los promedios mensuales de la abundancia (análisis modo Q) en base a las observaciones de la composición de especies y un análisis inverso (modo R) con los promedios anuales de las abundancias relativas mayores del 2%. En ambos análisis, las abundancias se transformaron a logaritmos para evitar el riesgo de sobreestimar las especies dominantes en los datos analizados (Jensen, 1978). De las matrices de similitud generadas, se construyeron dendrogramas utilizando como algoritmo de agrupamiento el método de selección flexible (Lance y Williams, 1967). Este procedimiento opera sobre la matriz de todos los posibles pares de distancias entre unidades de muestreo y se calculó considerando un valor de $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.625$ y $\beta = -0.25$. Este índice fue seleccionado como el más apropiado para determinar el porcentaje de disimilitud y para los análisis de agrupamiento debido a que refleja exactamente la disimilaridad entre la composición y abundancia de las especies (Bloom, 1981).

Para la validación de los dendrogramas en lo que respecta a la estructura de afinidades contenidas en la matrices, se utilizó la técnica de ordenación por componentes principales (ACP), donde la identificación de las unidades de muestreo más similares (o disimilares) entre sí en base a su posición relativa en uno o más ejes provee un máximo de información acerca de los factores que pueden ser responsables de su similitud ecológica y permiten elucidar aquellos factores biológicos y ambientales que son importantes en determinar la estructura de las comunidades ecológicas (Ludwing y Reynolds, 1988). Los datos fueron transformados ($x' = \log x + 1$) y el ACP se realizó con la matriz de correlaciones utilizando para el análisis las variables que explicaban la mayor parte de la variabilidad ambiental (temperatura, salinidad, productividad) y la distribución y abundancia de los peces. El análisis multivariado combina los gradientes espaciales y los cambios temporales al considerar separadamente la relación entre variables a través de las características de sus patrones de variación.

Se utilizó el índice de abundancia estacional (Roger y Herke, 1985; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988, 1993) que permite comparar y seguir la variación de la abundancia de las especies dominantes a lo largo del año durante los muestreos diurnos y nocturnos. El índice se calculó en base a la abundancia (captura) promedio mensual obtenida para cada una de las especies (A_i), dividida por la abundancia promedio mensual más alta que se registró entre todos los meses para esa especie (A_{a-z}) y multiplicada por 100. De esta manera, la captura mensual más alta para cada especie tuvo un valor del índice de 100. Este análisis se realizó para las especies registradas en los muestreos diurnos y nocturnos.

$$IAE = A_i / A_{a-z} \times 100$$

donde:

IAE es el índice de abundancia estacional, A_i la abundancia promedio de la especie i y A_{a-z} la abundancia promedio mensual más alta de cada una de las especies.

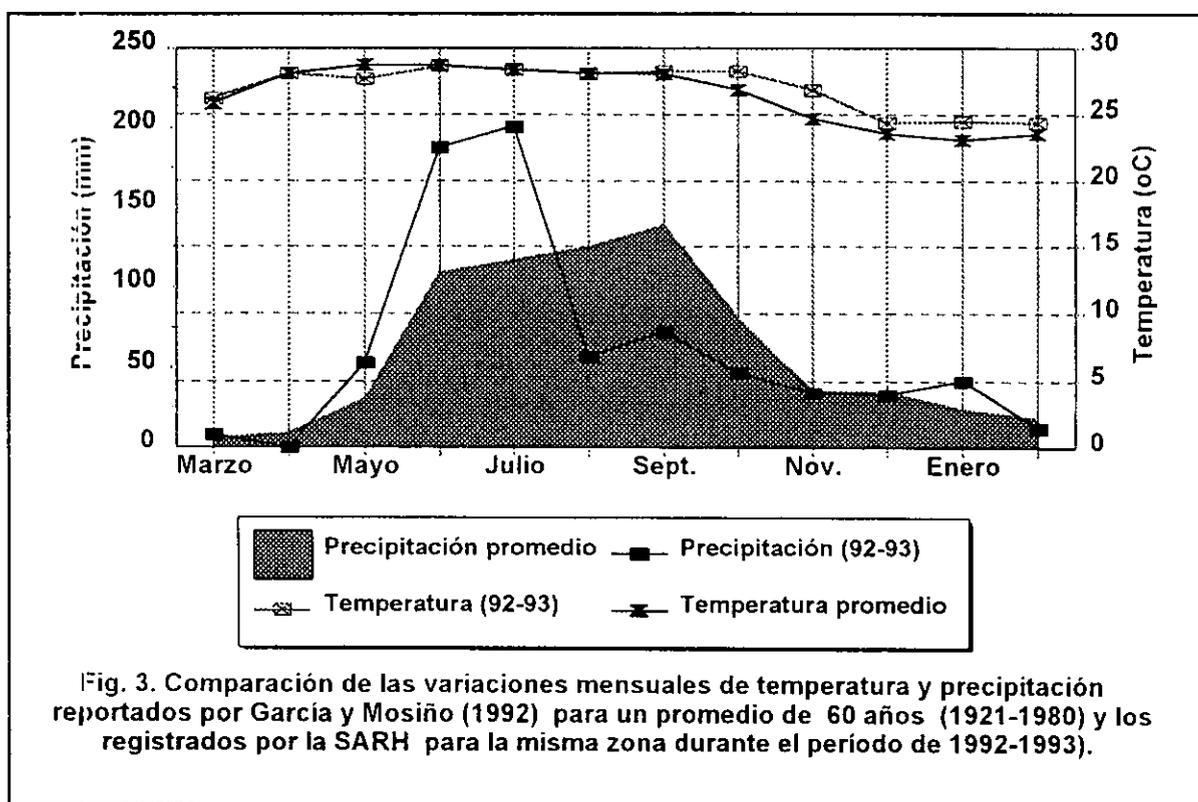
Resultados

Clima

Las características hidrológicas de la laguna de Celestún están influidas por el patrón climático con un régimen de lluvias típico de la zona tropical y por las características geológicas de la región, que promueven la descarga estacional de los afloramientos dulceacuícolas al sistema.

Al comparar los datos climáticos obtenidos por la SARH para el período de febrero 1992-diciembre 1993 y los promedios de largo plazo (60 años) obtenidos por García y Mosiño (1992), se observan diferencias en relación a la precipitación. Durante el período de estudio, se presenta una anomalía en cuanto al inicio de las lluvias, las cuales se concentraron y fueron muy intensas en los meses de junio y julio con 187 mm y 201 mm respectivamente con un promedio total anual de 748.4 mm. Por el contrario, García y Mosiño (1992) menciona la máxima precipitación en el mes de septiembre con un promedio mensual de 138.5 mm y una precipitación anual de 725.5 mm (Fig. I-1).

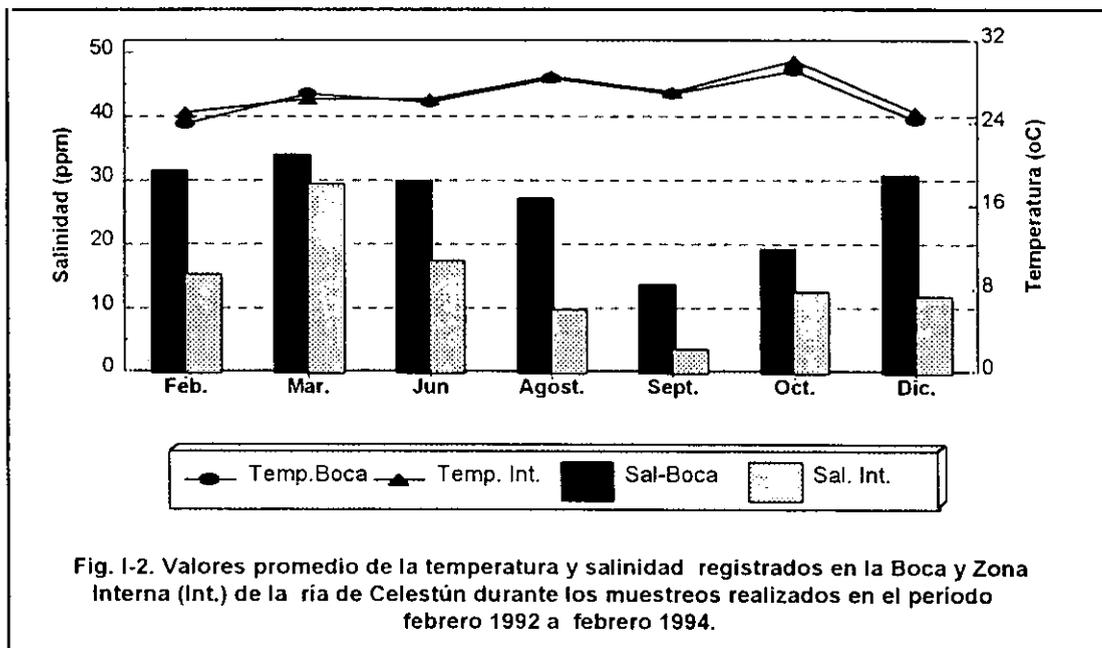
Consecuentemente, para los objetivos planteados en esta investigación y considerando que el efecto de las lluvias sobre el sistema se presenta un mes después, se consideró que la época de lluvias comienza en el mes de julio y termina en octubre. En lo que respecta a la temperatura, los datos obtenidos por Mosiño (1992) son similares a los registrados por la S.A.R.H. (1992, 1993) para la misma zona, donde se reporta la temperatura mínima en diciembre (23.1°C y 24.4 °C, respectivamente) y la máxima en el mes de junio con 28.7°C para ambos registros.



Características hidrológicas y de productividad

Las temperaturas del agua superficial presentaron variaciones estacionales con una promedio de 26.5 °C, siendo típicas de las aguas costeras tropicales. Los valores más bajos se presentaron en febrero (24.0 °C) por influencia de los nortes, mientras que las más altas se registraron en agosto y octubre con 28.4 y 30.0 °C,

respectivamente. Al comparar las temperaturas registradas en las zonas de la boca e interna, no se encontraron diferencias significativas entre ambas. Sin embargo, en relación a la salinidad, las diferencias son significativas ($P < 0.05$). De febrero 1992 a febrero de 1994, la salinidad en la boca tuvo un promedio de 26.6 ‰ y en la interna de 14.0 ‰. En esta última zona, se observaron grandes variaciones influidas por el volumen de precipitación y la descarga de afloramientos fluviales con un rango de 3.4 a 30.0 ‰ en septiembre y marzo, respectivamente. Por el contrario, la salinidad en la boca es menos variable con un intervalo de 13.7 a 34.0 ‰ para los mismos meses (Fig. I-2).



Considerando la estacionalidad, la salinidad fue uno de los parámetros registrados que presentó mayor variación. Las menores concentraciones se presentaron para ambas zonas durante la época de lluvias con valores de 18.8 y 9.0 ‰ en la boca y zona interior de la ría, respectivamente, mientras que las más altas se registraron en las dos zonas durante el periodo de secas (Tablas I-I y I-II).

En relación al oxígeno disuelto, las menores concentraciones se presentaron en el interior de la ría y considerando la estacionalidad, el valor más alto se obtuvo en

la zona cercana al mar durante la época de "nortes" y el mínimo en la interna para esa misma época con un promedio diurno de 5.0 y 2.5 ml/l. También en asociación con los nortes, se registraron bajas transparencias relativas en ambas zonas y por el contrario las más altas durante la época de lluvias. Los porcentajes de saturación de oxígeno variaron entre 23.9% que corresponde a la estación de la zona interna durante los muestreos nocturnos de la temporada de nortes y 73.0% en la boca para esa misma temporada. El patrón general de saturación entre las dos zonas es contrastante. En la interna se presentan bajas saturaciones en la noche a excepción de la época de nortes, mientras que en la externa, las menores se registran en el día, principalmente en la época de lluvias y se incrementan al inicio de los "nortes".

Tabla I-I. Variación promedio estacional (desviación estándar) de los parámetros hidrobiológicos registrados en la boca de la ría de Celestún durante los muestreos diurnos y nocturnos. μM = micromolar.

Parámetros	Secas		Lluvias		Nortes	
	Diurno	Nocturno	Diurno	Nocturno	Diurno	Nocturno
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	27.2 (1.3)	25.3 (2.7)	27.7 (1.0)	28.0 (1.0)	24.2 (2.9)	28.8 (1.6)
pH	8.3 (0.5)	8.3 (0.1)	7.9 (0.3)	8.1 (0.1)	7.9 (0.1)	7.9 (0.2)
S (μm)	32.2 (2.5)	27.1 (4.7)	18.7 (7.2)	19 (6.4)	30.6 (3.4)	31.9 (0.9)
Oxígeno (ml/l)	4.5 (3.3)	5.0 (0.1)	3.2 (0.7)	3.6 (0.1)	5.1 (1.8)	4.9 (0.5)
Saturación oxígeno (%)	49.0 (25.1)	70.3 (4.5)	46.2 (11.0)	51.0 (2.7)	69.5 (8.4)	73.2 (26.3)
NH_4 (μM)	2.0 (0.2)	3.2 (0.5)	5.7 (2.3)	5.4 (0.3)	6.4 (6.2)	7.3 (7.6)
NO_2 (μM)	0.7 (0.2)	1.0 (0.7)	0.7 (0.1)	0.8 (0.1)	1.6 (0.9)	0.8 (0.3)
NO_3 (μM)	2.1 (1.0)	4.1 (3.7)	2.6 (2.3)	3.2 (1.1)	3.5 (1.2)	3.0 (1.9)
$\text{PO}_4\text{-3}$ (μM)	0.8 (0.3)	0.8 (0.8)	0.5 (0.5)	0.8 (0.4)	0.4 (0.3)	0.8 (0.8)
$\text{SiO}_4\text{-2}$ (μM)	35.0 (13.9)	75.0 (41.9)	174.9 (68.0)	158.3 (52.7)	113.3 (52.1)	64.3 (21.9)
Transparencia	52.6 (3.3)	-	84.0 (11.7)	-	63.0 (30.0)	-
Mat. orgánica (%)	2.9 (0.4)	2.9 (0.1)	5.3 (0.5)	4.7 (0.2)	7.4 (2.7)	6.7 (2.6)
Carbono orgánico (%)	3.8 (0.1)	3.6 (3.6)	2.9 (0.3)	2.6 (0.1)	5.1 (0.4)	4.6 (0.5)
PPB ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$)	224.0 (6.9)	-	243.3 (273.0)	-	130.3 (107.5)	-
PPN ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$)	198.4 (12.3)	-	144.7 (165.0)	-	96.9 (96.0)	-
Resp. ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$)	25.6 (5.5)	-	98.5 (108.0)	-	38.4 (16.5)	-

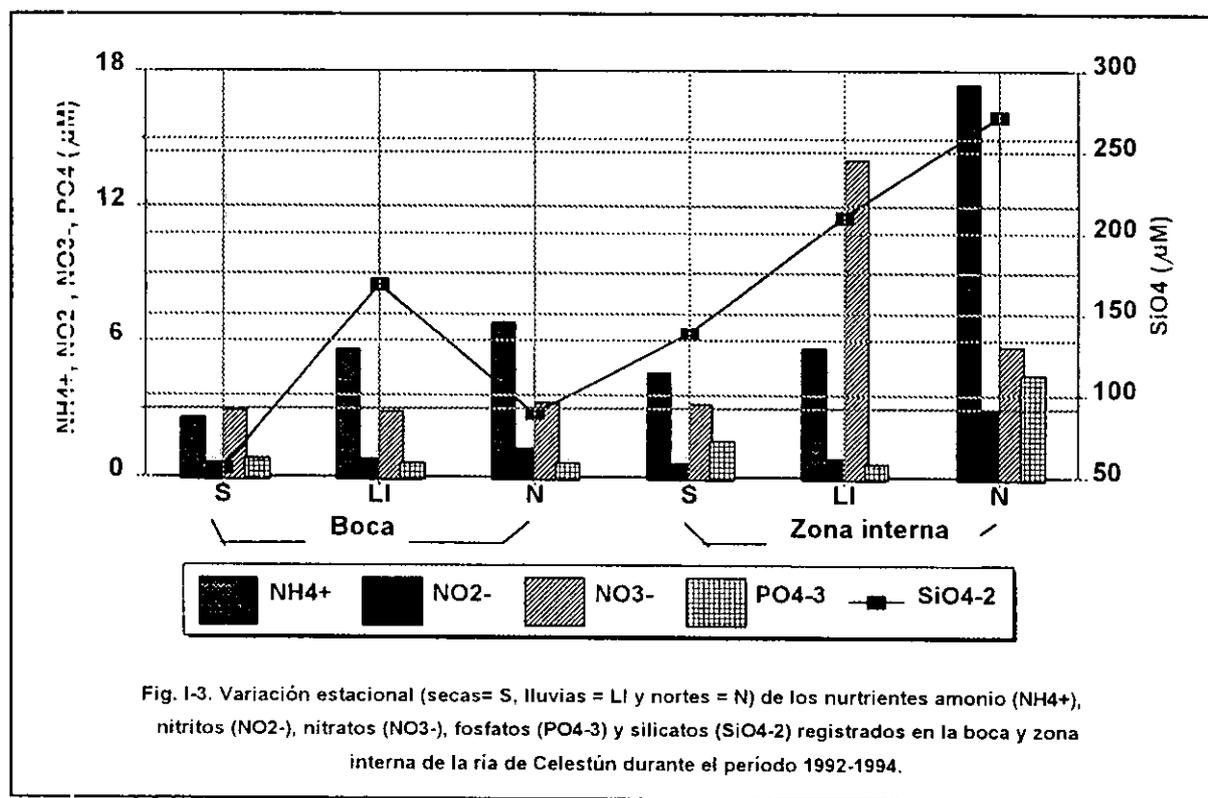
Respecto a la concentración de los nutrientes en el agua, se observaron variaciones espaciales y temporales estrechamente relacionadas con la precipitación y la descarga de agua dulce por los afloramientos. Los nitratos y silicatos entran a la laguna a través de los manantiales, registrándose las más altas concentraciones de estos nutrientes en la zona interna donde destaca el mayor número de afloramientos.

estos nutrientes en la zona interna donde destaca el mayor número de afloramientos. En la época de lluvias, con el aumento en el volumen de las descargas fluviales por los manantiales, la concentración de los nitratos en la zona interna principalmente durante el día, es cinco veces mayor que la registrada en la época de secas, mientras que los silicatos junto con los fosfatos y el amonio, alcanzan su valor máximo en nortes donde los procesos biogeoquímicos a través del reciclado vegetal y animal, contribuyen a su elevada concentración (Herrera, 1995). Sobre la concentración de nitritos (NO_2^-), se encontró que ésta siempre fue baja en ambas zonas, a excepción de la interna durante la época de nortes, donde su valor promedio estacional se incrementó hasta $3.6\mu\text{M}$ en los muestreos nocturnos con una contribución al nitrógeno total de 15%. Similarmente, el porcentaje de carbono y materia orgánica en sedimentos fue mayor para ambas zonas en esta época climática.

Los valores más altos de productividad primaria bruta se presentaron durante el período de lluvias (octubre). Sin embargo, debido a procesos respiratorios la productividad neta sólo comprendió un 60% para esa época, cuya alta variación mensual se denota en la desviación estándar obtenida (Tabla I-I y I-II).

Tabla I-II. Variación promedio estacional (desviación estándar) de los parámetros hidrobiológicos registrados en la zona interna de la ría de Celestún durante los muestreos diurnos y nocturnos. μM = micromolar.						
Parámetros	Secas		Lluvias		Nortes	
	Diurno	Nocturno	Diurno	Nocturno	Diurno	Nocturno
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	24.2 (2.5)	27.0 (0.5)	28.7 (1.3)	27.5 (0.5)	25.0 (0.0)	25.0 (0.0)
pH	8.3 (0.3)	8.0 (0.6)	7.9 (0.2)	8.3 (0.2)	8.0 (0.6)	7.9 (0.2)
S (ppm)	20.5 (2.5)	21.6 (6.6)	14.4 (4.1)	6.6 (3.5)	11.4 (3.8)	15.6 (0.4)
Oxígeno (ml/l)	3.0 (1.1)	4.1 (0.4)	2.7 (1.8)	2.1 (1.7)	3.2 (0.8)	1.8 (0.1)
Saturación oxígeno (%)	41.1 (16.0)	58.5 (3.3)	36.7 (25.5)	27.4 (21.6)	41.9 (9.8)	23.9 (1.15)
NH_4^+ (μM)	4.8 (1.2)	4.3 (1.5)	4.1 (1.8)	7.9 (3.2)	8.5 (7.1)	26.4 (23.2)
NO_2^- (μM)	0.5 (0.3)	0.6 (0.3)	0.8 (0.2)	0.9 (0.3)	2.3 (1.6)	3.6 (2.7)
NO_3^- (μM)	3.1 (0.7)	3.2 (1.2)	17.9 (22.6)	8.2 (5.2)	4.5 (2.0)	6.9 (4.0)
PC 4-3 (μM)	0.6 (0.5)	2.4 (3.1)	0.5 (0.4)	0.7 (0.5)	3.1 (2.8)	5.9 (5.6)
SiO_4^{2-} (μM)	136.7 (45.09)	138.9 (45.6)	185.3 (81.8)	247.1 (32.0)	282.0 (14.0)	262.5 (8.5)
Transparencia	86.5 (13.5)	-	88.2 (16.7)	-	62.0 (4.0)	-
Mat. orgánica (%)	3.7 (2.2)	3.7 (1.5)	3.2 (0.0)	4.0 (0.4)	6.5 (0.2)	6.6 (0.0)
Carbono orgánico (%)	3.3 (3.3)	2.9 (2.9)	1.8 (0.0)	2.5 (0.1)	3.6 (0.1)	3.7 (0.0)
PPB ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$)	176.5 (16.0)	-	217.5 (217.0)	-	166.9 (70.9)	-
PPN ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$)	147.2 (21.5)	-	66.0 (57.1)	-	144.9 (87.3)	-
Resp. ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$)	29.3 (5.5)	-	151.5 (159.9)	-	22.0 (16.5)	-

Estas diferencias espaciales entre ambas zonas, en relación a la variación estacional de la concentración de nutrientes se observa claramente en la figura I-3, donde los valores menores se presentan en ambas zonas durante la época de secas y los mayores en lluvias y nortes. En particular, los silicatos siguen el mismo patrón de mayor concentración en la zona interna y decreciente en la cercana al mar, los cuales en comparación con la boca, alcanzan a triplicar su concentración.



A partir de los resultados obtenidos del análisis de correlación entre las diferentes variables hidrológicas, se determinó la existencia de una relación negativa significativa ($p < 0.01$) entre la salinidad y los nutrientes, principalmente nitratos y silicatos, lo que refleja la importancia de los afloramientos como una fuente importante de ellos. En este mismo sentido, se presentó una importante relación positiva entre el nitrógeno total con los nitratos, fosfatos y productividad primaria (Tabla I-III). Por el contrario, la relación entre la productividad primaria y los nitratos es negativa, lo que

indica que al estar presentes estos nutrientes en el medio acuático, son utilizados inmediatamente por los diversos productores primarios. Por otra parte, la baja correlación de los silicatos con la productividad primaria bruta (0.3) sugiere una fuente interna para su producción a través de procesos geoquímicos. Con respecto a la correlación positiva del oxígeno disuelto en el agua con la salinidad (0.4), se manifiesta la importancia que tienen las mareas para la reoxigenación del cuerpo de agua, encontrándose los mayores porcentajes de saturación de oxígeno en la zona de influencia marina (Tabla I-I).

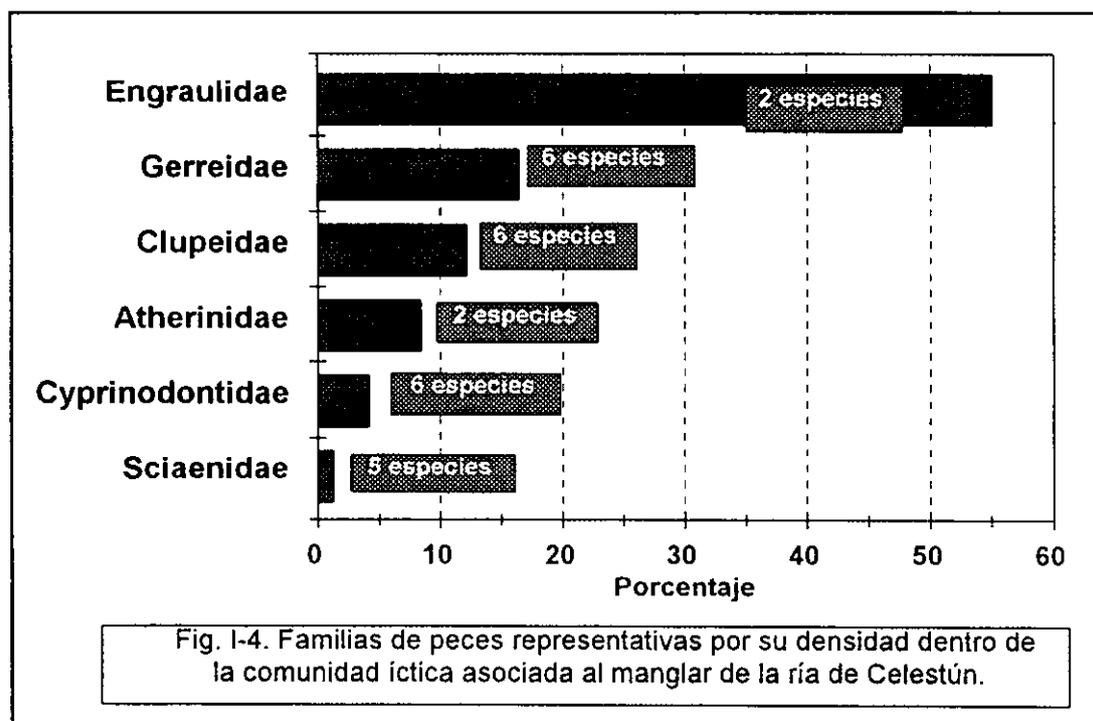
Tabla I-III, Coeficientes de correlación entre los promedios mensuales de las variables hidrobiológicas registradas en la ría de Celestún. **: $p < 0.01$, *: $0.01 < p < 0.05$. N. total= Nitrógeno total.

	Transp.	Temp.	S	O2	NH4+	NO2-	NO3-	N. total	PO4-2	SiO4-2	PPB	PPN	Resp.
Transparencia (%)	1.00												
Temperatura (°C)	0.48*	1.00											
Salinidad (ppm)	-0.65**	-0.52*	1.00										
Oxígeno (ml/l)	-0.68**	-0.21	0.37	1.00									
NH4+ (µM)	-0.68**	-0.35	0.22	0.44	1.00								
NO2- (µM)	-0.63**	-0.45*	0.15	0.17	0.91**	1.00							
NO3- (µM)	0.49*	-0.10	-0.55*	-0.06	0.11	0.01	1.00						
Nitrógeno total	-0.07**	-0.30	-0.26	0.21	.71**	0.58*	0.78**	1.00					
PO4- (µM)	-0.56*	-0.63**	0.29	0.36	0.86**	0.85**	0.24	0.71**	1.00				
SiO4-2 (µM)	0.23	0.23	-0.86**	0.01	0.03	0.09	0.47	0.36	-0.06	1.00			
P.P.B. (mgC/m ³ /h)	-0.21	0.56*	-0.13	0.48	-0.19	-0.28	-0.47**	0.46*	-0.40	0.28	1.00		
P.P.N (mgC/m ³ /h)	-0.33	0.28	0.16	0.55*	-0.23	-0.28	-0.58*	0.57*	-0.27	0.04	0.91**	1.00	
Resp. (mgC/m ³ /h)	-0.09	0.70**	-0.34	0.36	-0.14	-0.25	-0.32	0.33	-0.47*	0.44	0.94**	0.73**	1.00

Composición y dominancia específica

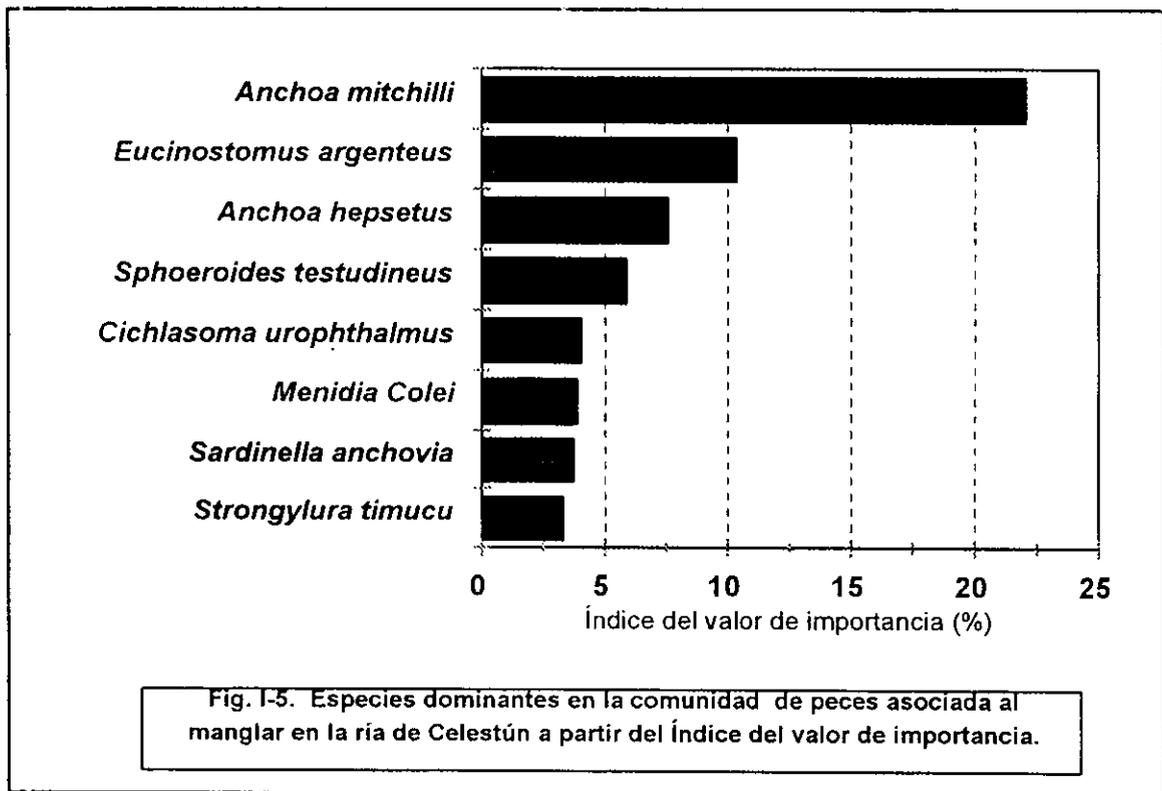
La ictiofauna asociada al manglar estuvo dominada por peces juveniles y por especies pequeñas en diversas etapas de su ciclo de vida. Se recolectaron un total de 22,110 individuos representando 29 familias y 70 especies de febrero 1992 a febrero 1994 aportando una biomasa total de 14.8 Kg/m² (Tabla I-IV). La captura promedio fue de 733 individuos y 0.5 Kg por muestreo. La zona de la boca durante el día tuvo la más alta abundancia relativa (1225 individuos y 0.9 Kg por muestra) mientras que en la noche para esa misma zona se obtuvo el menor número de ejemplares (231 por muestra). Las familias Engraulidae, Clupeidae y Gerreidae fueron

las más representativas de la comunidad al comprender 82.6 % del total de los individuos colectados (Fig. 1-4). Con la incorporación de representantes de las familias Atherinidae, Cyprinodontidae y Sciaenidae, la contribución numérica total fue del 96%, lo que indica que el hábitat de manglar es rico en especies, de las cuales pocas de ellas están representadas por muchos individuos.



Considerando el Índice del Valor de Importancia, los engraulidos *Anchoa mitchilli* y *Anchoa hepsetus* y la mojarra *Eucinostomus argenteus* comprendieron por su densidad, biomasa y frecuencia el 38 % del total (Fig. 1-5). Por su densidad, *Anchoa mitchilli* fue la especie más abundante (41.6 %), seguida por *Eucinostomus argenteus* (14.4 %), *Anchoa hepsetus* (13.4 %), *Menidia colei* (8.2%) y *Sardinella anchovia* (7.8%). Estas cinco especies comprendieron el 85% de la captura total, el otro 15% es compartido por las otras 65 especies. Por su biomasa, las familias más representativas incluyen además de los engraulidos y gerridos, las familias Cichlidae y Tetraodontidae representadas por sólo tres especies con pocos individuos de gran

tamaño (*Cichlasoma urophthalmus*, *Sphoeroides testudineus* y *Sphoeroides maculatus*). La mayoría de los individuos de estas especies dominantes son juveniles con una talla menor a los 6 cm. Esto se observa en la tabla I-V al comparar las longitudes promedio de cada especie con algunas de las tallas en etapa juvenil y de madurez reportadas por otros autores.



De las 70 especies registradas, 55.7% se presentan exclusivamente en la zona de la boca y *Jordanella floridae*, *Etrumeus teres*, *Menidia beryllina* y *Ciprinodon variegatus* se encontraron con una baja abundancia en los manglares de la zona interna. Esta baja similitud es debido a que la comunidad de peces en la zona de la boca es más heterogénea, constituida por una mezcla de especies marinas, estuarinas y dulceacuícolas, mientras que en el interior de la laguna las características oligohalinas limitan fisiológicamente la distribución hacia esa zona a ciertas especies.

Por otra parte, se encontró que 27 especies (38.6%) están presentes en ambas zonas. Dentro de este grupo se incluyen las especies dominantes con una amplia distribución y permanencia durante todas las épocas del año, como *Anchoa mitchilli*, *A. hepsetus*, *Eucinostomus argenteus*; así como especies marinas que durante la época de secas penetran a la zona interna cuando la salinidad promedio es de 21.4‰ (*Harengula jaguana*, *Sardinella anchovia*, *Jenkinsia lamprotaenia*), especies dulceacuícolas que llegan a la zona de influencia marina, cuando la salinidad decrece (18.9‰) durante la época de lluvias (*Fundulus persimilis*, *Garmanella pulchra*, *Poecilia velifera*) y especies estuarinas o con un amplio rango de tolerancia a la salinidad (*Floridichthys carpio*, *Achirus lineatus*, *Cichlasoma urophthalmus*) (Fig. 1-6).

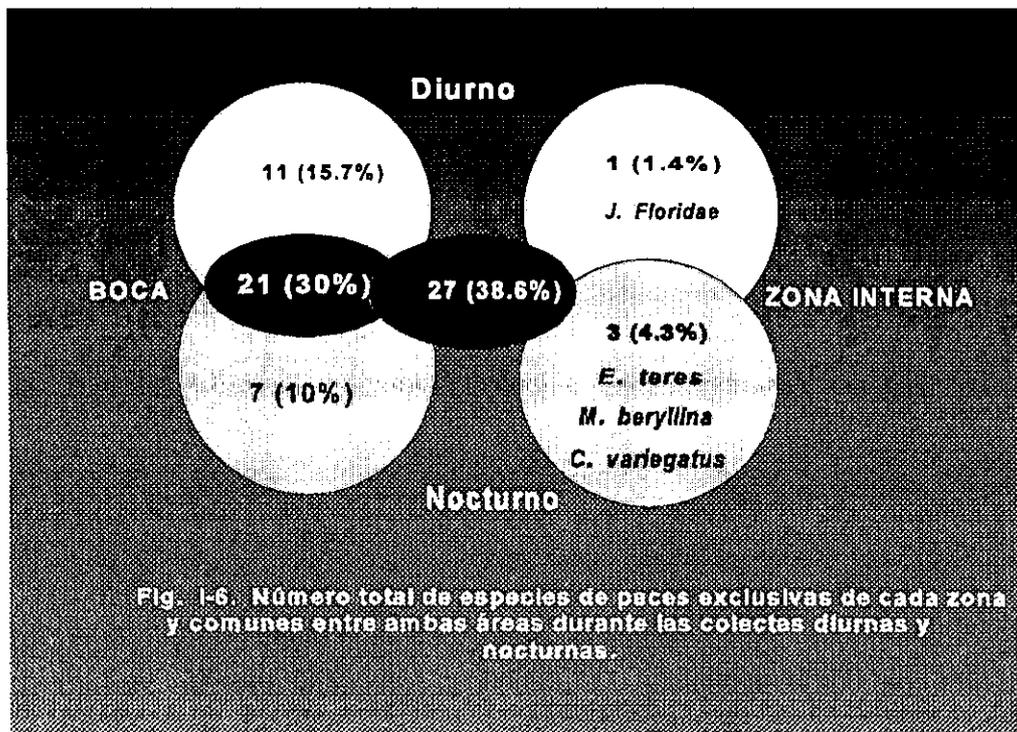


TABLA I-IV. Listado taxonómico de las especies asociadas al manglar en las zonas de la boca (B) e interna (ZI) de la ría de Celestín. Se especifica la densidad y (biomasa) total de cada especie y su categoría ecológica en función de su distribución en el sistema como: R= Residente IM= Inmigrante marino, M= marina y D= dulceacuícola.

Familia/especie	Estatus	Zona	No/m ² (g/m ²)	Familia/especie	Estatus	Zona	No/m ² (g/m ²)
Congridae				<i>Prionotus carolinus</i>	M	B	0.06 (0.73)
<i>Leptocongrus perlongus</i>	M	B	0.07 (0.01)	Carangidae			
Dasyatidae	M	B	0.03 (2.18)	<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	M	B	0.01 (0.01)
<i>Gymnura micrura</i>				<i>Selene vomer</i>	M	B	0.01 (0.03)
Ophichthidae				<i>Caranx latus</i>	M	B	0.01 (0.02)
<i>Myrophis punctatus</i>	M	B	0.06 (0.04)	Lutjanidae			
Clupeidae				<i>Lutjanus griseus</i>	R	B	0.29 (4.74)
<i>Harengula jaguana</i>	R	B, ZI	3.57 (1.02)	<i>Lutjanus synagris</i>	M	B	0.01 (0.08)
<i>Jenkinsia lamprotaenia</i>	R	B, ZI	1.59 (0.09)	<i>Rhomboplites aurorubens</i>	IM	B	0.1 (0.01)
<i>Ophisthionema oglinum</i>	IM	B, ZI	0.59 (1.50)	Gerreidae			
<i>Sardinella anchovia</i>	IM	B, ZI	11.61 (0.32)	<i>Diapterus olisthostomus</i>	M	B, ZI	0.09 (0.35)
<i>Etremeus teres</i>	M	ZI	0.21 (0.02)	<i>Diapterus rhombeus</i>	IM	B, ZI	0.34 (0.19)
Engraulidae				<i>Eucinostomus argenteus</i>	R	B, ZI	21.87 (14.10)
<i>Anchoa hepsetus</i>	R	B, ZI	19.61 (6.49)	<i>Eucinostomus gula</i>	R	B, ZI	0.97 (2.75)
<i>Anchoa mitchilli</i>	R	B, ZI	61.04 (22.2)	<i>Eucinostomus melanopterus</i>	IM	B	0.45 (0.61)
Synodontidae				<i>Gerres cineris</i>	M	B	0.01 (0.21)
<i>Synodus fetens</i>	R	B, ZI	0.30 (0.49)	Haemulidae			
Batrachoididae				<i>Haemulon sciurus</i>	M	B	0.01 (0.07)
<i>Opsanus beta</i>	M	B	0.03 (0.03)	<i>Haemulon flavolineatum</i>	M	B	0.02 (0.09)
Mugilidae				<i>Orthopristis chrysoptera</i>	M	B	0.03 (0.09)
<i>Mugil cephalus</i>	IM	B	0.13 (0.05)	Sparidae			
<i>Mugil curema</i>	R	B, ZI	0.72 (0.32)	<i>Archosargus rhomboidalis</i>	M	B	0.04 (0.06)
Atherinidae				<i>Lagodon rhomboides</i>	IM	B	0.12 (0.43)
<i>Menidia beryllina</i>	M	ZI	0.01 (0.001)	Sciaenidae			
<i>Menidia coei</i>	R	B, ZI	12 (0.45)	<i>Bairdiella chrysoura</i>	R	B	0.38 (1.11)
Belontiidae				<i>Bairdiella ronchus</i>	IM	B	0.16 (1.71)
<i>Strongylura marina</i>	IM	B	0.10 (0.25)	<i>Cynoscion nebulosus</i>	M	B	0.01 (0.04)
<i>Strongylura timucu</i>	R	B, ZI	0.48 (7.44)	<i>Micropogonias furnieri</i>	IM	B, ZI	0.51 (0.54)
<i>Strongylura notata</i>	M	B, ZI	0.09 (1.83)	<i>Micropogonias undulatus</i>	IM	B	0.10 (0.01)
Hemiramphidae				Cichlidae			
<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>	M	B	0.01 (0.03)	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	D	B, ZI	0.5 (9.91)
Fundulidae				Gobiidae			
<i>Fundulus persimilis</i>	D	B	0.28 (0.01)	<i>Gobionellus boleosoma</i>	M	B	0.03 (0.02)
Poeciliidae				<i>Gobionellus hastatus</i>	M	B	0.05 (0.04)
<i>Poecilia velifera</i>	D	B, ZI	0.94 (0.25)	<i>Gobiosoma robustum</i>	IM	B	0.06 (0.01)
<i>Poecilia latipinna</i>	D	B, ZI	0.09 (0.04)	Sphyraenidae			
<i>Belonesox belizanus</i>	D	B	0.02 (0.01)	<i>Sphyraena barracuda</i>	M	B	0.02 (0.91)
<i>Gambusia yucatana</i>	D	B, ZI	0.22 (0.05)	Eleotridae			
Cyprinodontidae				<i>Erotelis smaragdus</i>	M	B	0.06 (0.02)
<i>Floridichthys carpio</i>	R	B, ZI	3.27 (0.67)	Bothidae			
<i>Garmanella pulchra</i>	R	B, ZI	1.04 (0.06)	<i>Cyrtharichthys spilopterus</i>	M	B	0.03 (0.11)
<i>Lucania parva</i>	R	B, ZI	1.09 (0.41)	Soleidae			
<i>Jordanella floridae</i>	D	ZI	0.05 (0.01)	<i>Monacanthus ciliatus</i>	M	B	0.01 (0.001)
<i>Cyprinodon variegatus</i>	D	ZI	0.01 (0.003)	<i>Achirus lineatus</i>	R	B, ZI	0.61 (0.37)
Syngnathidae				Tetraodontidae			
<i>Hippocampus zosterae</i>	M	B	0.01 (0.001)	<i>Sphoeroides testudineus</i>	R	B, ZI	0.45 (15.36)
<i>Syngnathus floridae</i>	M	B	0.01 (0.001)	<i>Sphoeroides maculatus</i>	M	B	0.01 (0.002)
<i>Syngnathus pelagicus</i>	IM	B	0.09 (0.75)	Diodontidae			
<i>Syngnathus scovelli</i>	IM	B, ZI	0.09 (0.01)	<i>Chilomycterus schoepfi</i>	M	B	0.03 (0.56)
Triglidae							
<i>Prionotus paralatus</i>	M	B	0.027 (0.03)				

Tabla I-VI. Longitud estándar promedio en cm de la ictiofauna que habita el manglar en la ría de Celestún.
Se especifica la desviación estándar entre paréntesis y las tallas que han sido reportadas
para algunas de estas especies en etapa juvenil y de madurez.

Especie	manglar	Juvenil	Madurez	Especie	manglar	Juvenil	Madurez
<i>Leptocorger perlongus</i>	12.0 (0.0)	-	-	<i>Prionotus carolinus</i>	2.5 (1.1)	2.5'	14.0 ^o
<i>Gymnura micrura</i>	13.9 (1.3)	-	120.8 ^{aa}	<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	1.9 (0.0)	-	13.7
<i>Myrophis punctatus</i>	10.8 (3.2)	12.1"	-	<i>Selene vomer</i>	4.4 (0.0)	9.0'''	-
<i>Harengua jaguana</i>	2.6 (1.5)	-	14.0 ^a	<i>Caranx latus</i>	5.8 (0.0)	0.8'''	-
<i>Jenkinsia lamprotaenia</i>	2.1 (0.4)	-	-	<i>Lutjanus griseus</i>	12.1 (5.1)	1.0"	18.5"
<i>Opisthonema oglinum</i>	2.4 (0.4)	2.0 ^a	14.0 ^a	<i>Lutjanus synagris</i>	4.6 (2.7)	-	10-23 ^{**}
<i>Sardinella anchovia</i>	1.9 (0.2)	3.0 ^a	13.5 ^a	<i>Rhomboplites aurorubens</i>	1.5 (0.2)	-	19.0 ^{**}
<i>Etrumeus teres</i>	1.8 (0.2)	3.3 ^a	10.0 ^a	<i>Diapterus olisthostomus</i>	6.1 (1.3)	-	12.0 ^{**}
<i>Anchoa mitchilli</i>	3.2 (2.2)	2.3 ^a	4.0 ^a	<i>Diapterus rhombeus</i>	2.7 (1.2)	-	-
<i>Anchoa hepsetus</i>	2.6 (0.6)	3.0 ^a	7.5 ^a	<i>Eucinostomus argenteus</i>	2.1 (1.2)	1.5 ^a	12.0 ^a
<i>Synodus foetens</i>	5.1 (2.4)	3.0 ^a	-	<i>Eucinostomus gula</i>	4.3 (1.9)	6.0 ^a	14.0 ^a
<i>Opsanus beta</i>	3.5 (0.8)	-	-	<i>Eucinostomus melanopterus</i>	2.7 (0.6)	-	-
<i>Mugil curema</i>	1.8 (0.4)	3.0 ^{***}	9.0 ^{***}	<i>Gerres cinereus</i>	8.4 (0.2)	-	-
<i>Mugil cephalus</i>	1.6 (0.1)	4.4 ^{***}	20.0 ^{***}	<i>Haemulon scirus</i>	9.8 (0.0)	-	-
<i>Menidia beryllina</i>	1.2 (0.0)	-	-	<i>Haemulon flavolineatum</i>	4.2 (2.8)	-	-
<i>Menidia colei</i>	1.4 (0.2)	-	-	<i>Orthopristis chrysoptera</i>	7.7 (0.0)	2.5'''	20.0'''
<i>Strongylura marina</i>	6.7 (4.0)	4.5"	20.5"	<i>Archosargus rhomboidalis</i>	4.8 (0.8)	-	-
<i>Strongylura timucu</i>	16.4 (9.8)	-	-	<i>Lagodon rhomboides</i>	5.9 (1.4)	1.5'''	8.0'''
<i>Strongylura notata</i>	12.7 (10.8)	-	-	<i>Bairdiella chrysoura</i>	3.0 (2.4)	1.0'''	13'''
<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>	3.1 (2.0)	2.3"	14.5"	<i>Bairdiella ronchus</i>	3.4 (2.9)	-	-
<i>Fundulus persimilis</i>	1.0 (0.2)	-	-	<i>Cynoscion nebulosus</i>	5.2 (2.0)	1.0'''	25.0'''
<i>Poecilia velifera</i>	1.8 (0.7)	-	-	<i>Micropogonias furnieri</i>	3.7 (0.8)	-	-
<i>Poecilia latipinna</i>	3.3 (1.3)	-	-	<i>Micropogonias undulatus</i>	1.6 (0.5)	1.1'''	14.0'''
<i>Belonesox belizanus</i>	2.1 (0.0)	-	-	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	7.0 (2.7)	-	-
<i>Gambusia yucatanana</i>	2.6 (0.6)	-	-	<i>Gobionellus boleosoma</i>	3.7 (0.9)	2.5'	-
<i>Flondichthys carpio</i>	1.7 (0.7)	-	-	<i>Gobionellus hastatus</i>	4.8 (2.0)	-	-
<i>Gamaneia pulchra</i>	1.4 (0.3)	-	-	<i>Gobiosoma robustum</i>	1.8 (0.3)	-	-
<i>Lucania parva</i>	1.9 (0.6)	2.0"	3.5"	<i>Sphyraena barracuda</i>	16.3 (1.3)	1.2 ^{***}	46.0 ^{***}
<i>Jordanella floridae</i>	1.9 (0.4)	-	-	<i>Erotelis smaragdus</i>	7.0 (0.0)	-	-
<i>Cyprinodon variegatus</i>	2.2 (0.0)	1.2"	2.5"	<i>Cyrtharichthys spilopterus</i>	10.0 (0.0)	-	-
<i>Hypocampus zosterae</i>	2.6 (0.0)	0.7"	1.6"	<i>Monacanthus ciliatus</i>	1.6 (0.0)	-	-
<i>Syngnathus floridae</i>	5.4 (0.8)	-	7.5"	<i>Achirus lineatus</i>	2.5 (0.7)	-	-
<i>Syngnathus pelagicus</i>	5.1 (0.0)	2.2"	6.0"	<i>Sphoeroides testudineus</i>	10.7 (18.9)	-	-
<i>Syngnathus scovelli</i>	4.8 (1.7)	-	5.0"	<i>Sphoeroides maculatus</i>	1.3 (0.0)	0.8 ^{***}	7.0 ^{***}
<i>Prionotus paralatus</i>	4.1 (1.2)	-	-	<i>Chilomycterus schoepfi</i>	4.6 (3.8)	3.0 ^{***}	19.0 ^{***}

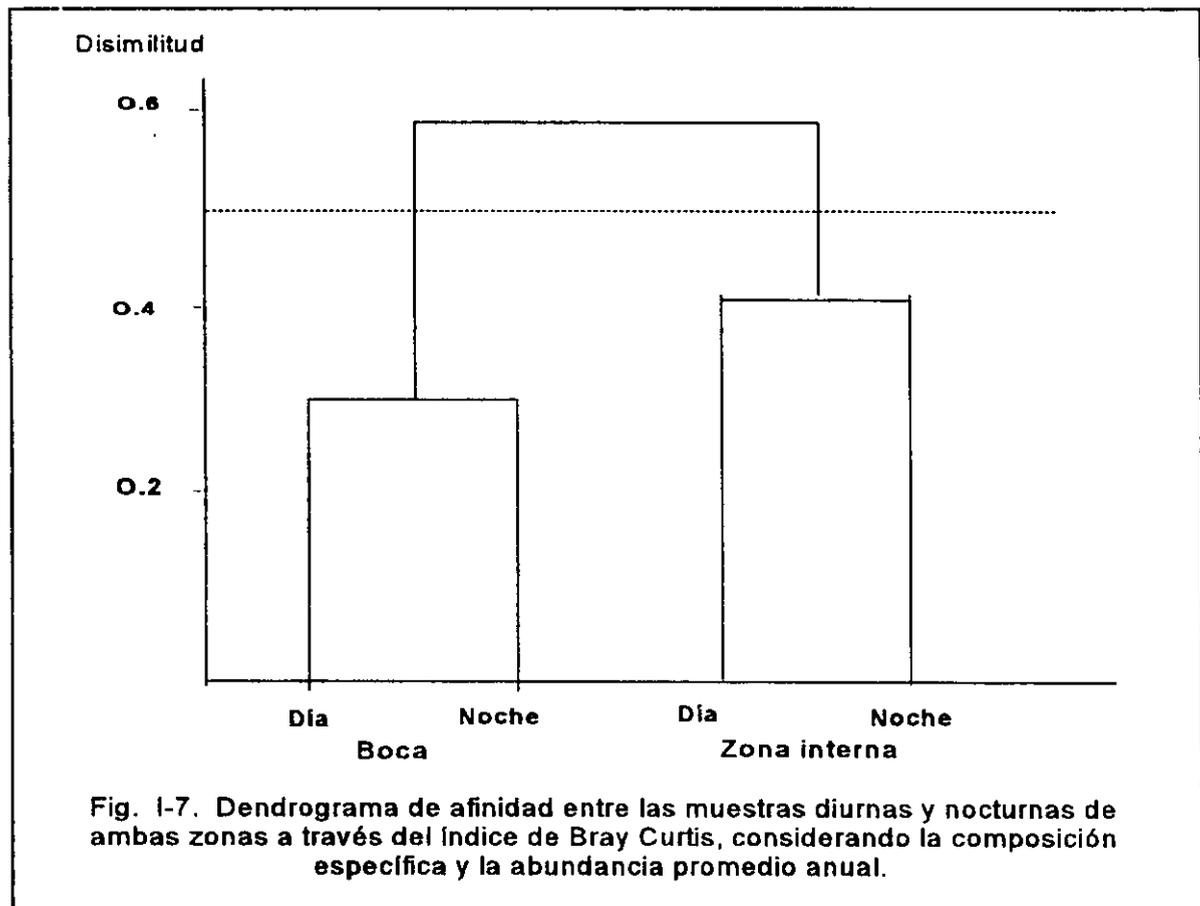
* Aguirre (1984), ** Allen (1985), *** Douglas, 1978,

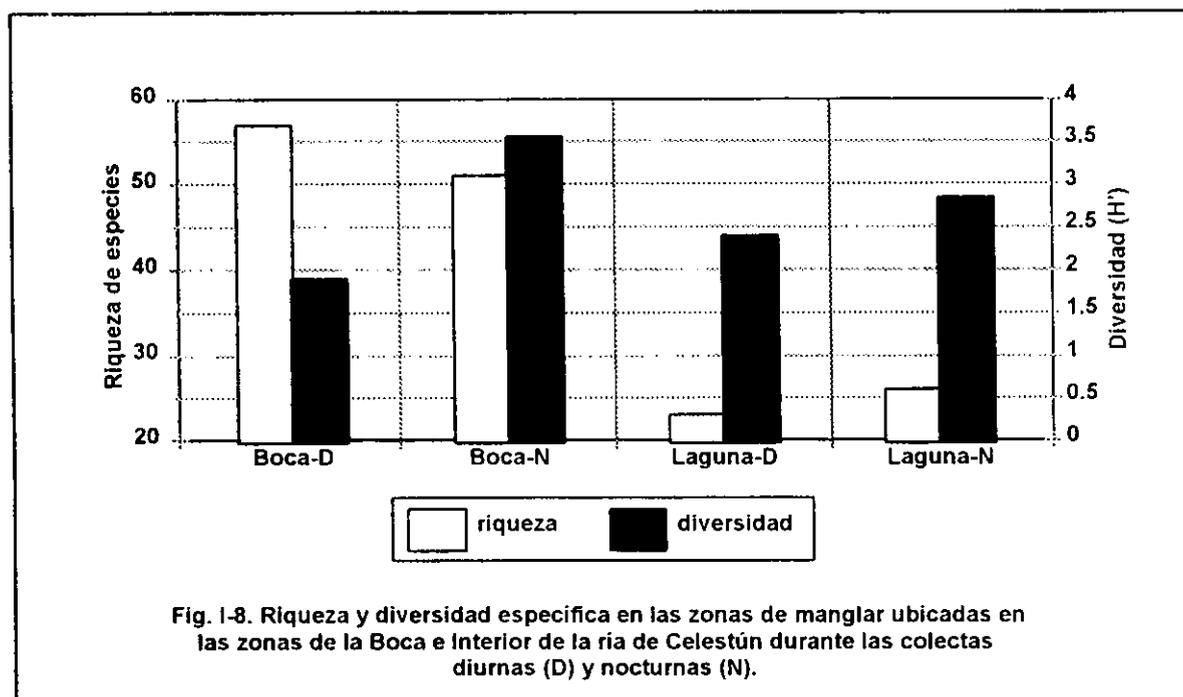
'Fritzche (1978), " Hardy (1978),''' Johnson (1978)

^aJones et al. (1978), ^{aa} Schoroder y Henry (1953)

Análisis de la comunidad

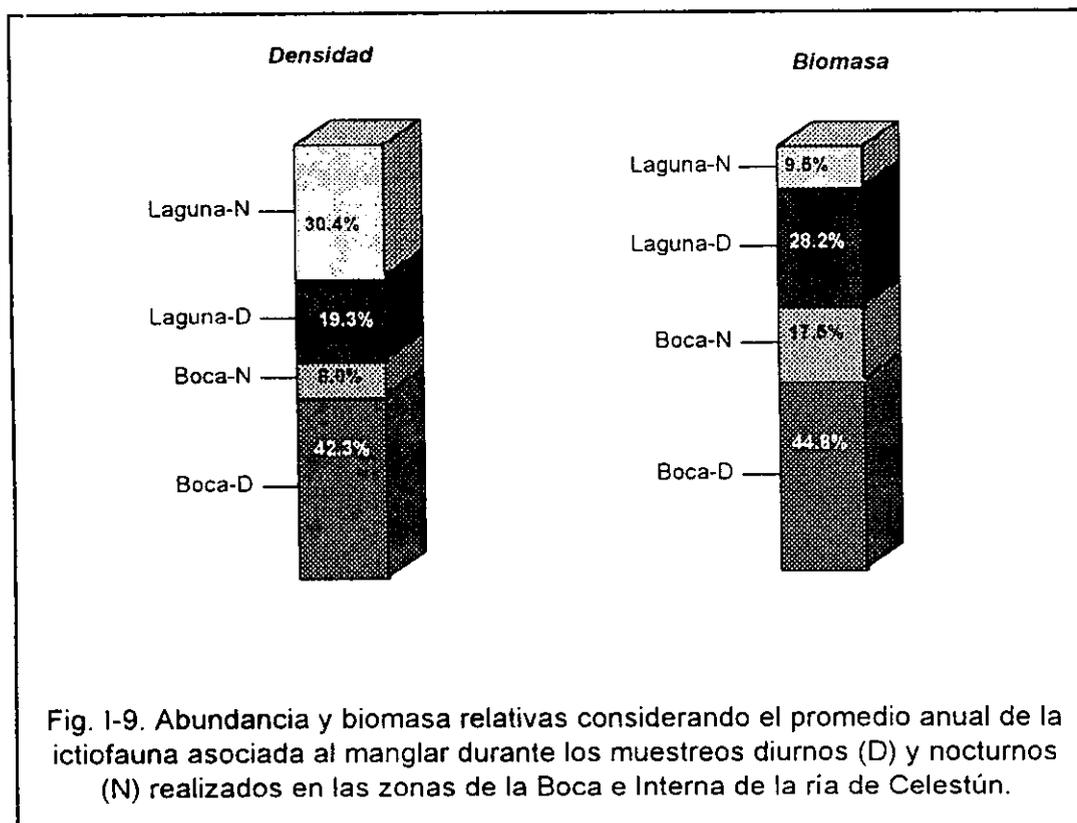
Se utilizó el análisis cluster para determinar la similitud de la composición específica y sus abundancias respectivas entre las dos zonas de muestreo y durante las colectas diurnas y nocturnas (Fig. I-7). En general, en la zona de influencia marina las colectas realizadas durante el día y la noche son más similares entre sí que con las de la zona interna, dando como resultado la formación de dos grupos con una disimilitud de 0.58. En la zona de la boca, la riqueza específica durante los muestreos diurnos y nocturnos fue de 57 y 51 especies respectivamente, mientras que en la zona interna el número de especies decreció a 23 y 26 respectivamente (Fig. I-8).





En la figura I-9 se observa la densidad y biomasa relativa estimadas en base al promedio anual de las capturas realizadas, donde se observa que los menores valores porcentuales se presentaron durante los muestreos nocturnos en la zona de la boca con respecto a la densidad y en el interior de la laguna en relación a la biomasa, con el 8.0 y 9.5% respectivamente. Por el contrario, los valores más altos se obtuvieron en la zona de influencia marina durante las colectas diurnas, con un 42.3% para la densidad y un 44.8% en la biomasa.

Considerando las diferencias significativas y la poca similitud de la composición y abundancia de la ictiofauna entre una zona y otra se consideró conveniente para una mejor comprensión del sistema, el análisis por separado de ambas zonas.



Variación diurna y nocturna

Zona de la Boca

El análisis de varianza entre las medias mensuales de la densidad y biomasa registradas en ambas zonas durante los muestreos diurnos y nocturnos, reveló para la zona de influencia marina diferencias significativas entre ambas colectas ($p < 0.05$), donde no obstante que el número de especies es similar entre el día (57) y la noche (51), la densidad fue seis veces más alta durante las colectas diurnas (8.2 ind/m^2) que en las nocturnas (1.5 ind/m^2) (Tabla I-VI). Similarmente, la biomasa se triplicó de 2.2 g/m^2 durante la noche a 5.7 g/m^2 en el día debido a la dominancia de *Anchoa hepsetus* y *A. mitchilli*, lo que a su vez origina un decremento de la diversidad a 1.9 bits en comparación de los 3.6 bits que se determinaron en la noche en esa misma zona al estar la abundancia distribuida más uniformemente entre las 51 especies (Figs. I-8 y I-9).

Tabla I-VI. Medidas ANOVA de la densidad y biomasa promedio mensual entre el día y la noche de la ictiofauna asociada al manglar en las zonas de la boca e interna de la ría de Celestún.

Zona	Fuente variación	SS	df	F	F-crit.
Boca	Densidad	574.59	17	9.01	4.49
	Biomasa	207.21	17	6.71	4.49
Interna	Densidad	329.64	13	0.22	4.75
	Biomasa	63.52	11	3.59	4.96

Las especies más representativas por su abundancia y biomasa diurna se presentan en la tabla I-VII. Durante el día, los engraulidos *Anchoa mitchilli* y *A. hepsetus* y los gérridos *Eucinostomus gula* y *E. argenteus*, comprendieron más del 90 % del número total. Estas mismas cuatro especies, además de *Lutjanus griseus* y *Strongylura timucu* dominaron con un 70% la biomasa total durante las colectas diurnas. Similarmente en la noche, la estructura de la comunidad estuvo representada numéricamente por los engraulidos y la mojarra *Eucinostomus argenteus*, mientras que por su biomasa *Sphoeroides testudineus* fue la más representativa (6.3 g/m²).

Tabla I-VII. Especies representativas de la zona externa en la ría de Celestún durante las colectas diurnas y nocturnas en base a sus abundancias y biomasa relativas.

Especie	Densidad (%)	Especie	Biomasa (%)
DIURNO			
<i>Anchoa mitchilli</i>	65.3	<i>Anchoa mitchilli</i>	33.4
<i>Anchoa hepsetus</i>	19.0	<i>Anchoa hepsetus</i>	10.7
<i>Eucinostomus argenteus</i>	5.8	<i>Lutjanus griseus</i>	10.4
<i>Eucinostomus gula</i>	1.1	<i>Strongylura timucu</i>	8.1
<i>Bairdiella chrysoura</i>	0.9	<i>Eucinostomus argenteus</i>	7.7
Total	92.1	Total	70.3
NOCTURNO			
<i>Eucinostomus argenteus</i>	28.5	<i>Sphoeroides testudineus</i>	37.3
<i>Anchoa mitchilli</i>	18.7	<i>Eucinostomus argenteus</i>	18.2
<i>Anchoa hepsetus</i>	16.1	<i>Gymnura micrura</i>	6.6
<i>Garmanella pulchra</i>	5.8	<i>Bairdiella chrysoura</i>	4.2
<i>Sardinella anchovia</i>	5	<i>Lutjanus griseus</i>	3.9
Total	74.1	Total	70.2

Resalta en la Boca la presencia del ciprinodontido *Garmanella pulchra* durante las colectas nocturnas, especie preferentemente dulceacuícola que utiliza estacionalmente el manglar de esta zona cuando la salinidad disminuye por la influencia de las lluvias (septiembre) y/o por la baja tasa de evaporación que se presenta en nortes (febrero). Asimismo, es interesante hacer notar que *Lutjanus griseus* se registra exclusivamente en la zona de influencia marina y constituye una de las especies que aportan mayor biomasa al sistema durante las colectas diurnas (10.4%) y nocturnas (3.9%).

A través del Índice del Valor de Importancia se determinó que las especies del género *Anchoa* dominaron durante las capturas diurnas con el 45% del total, mientras que en la noche *Eucinostomus argenteus* y *Sphoeroides testudineus* contribuyeron con el 30.7% (Fig. I-10). Adicionalmente, por su valor de importancia, se incluyen dentro de las especies dominantes en el día y la noche a *Lutjanus griseus*, *Strongylura timucu*, *Sardinella anchovia*, *Bairdiella chrysoura* y *Eucinostomus gula*, así como la presencia exclusiva de *Gymnura micrura* durante las capturas nocturnas.

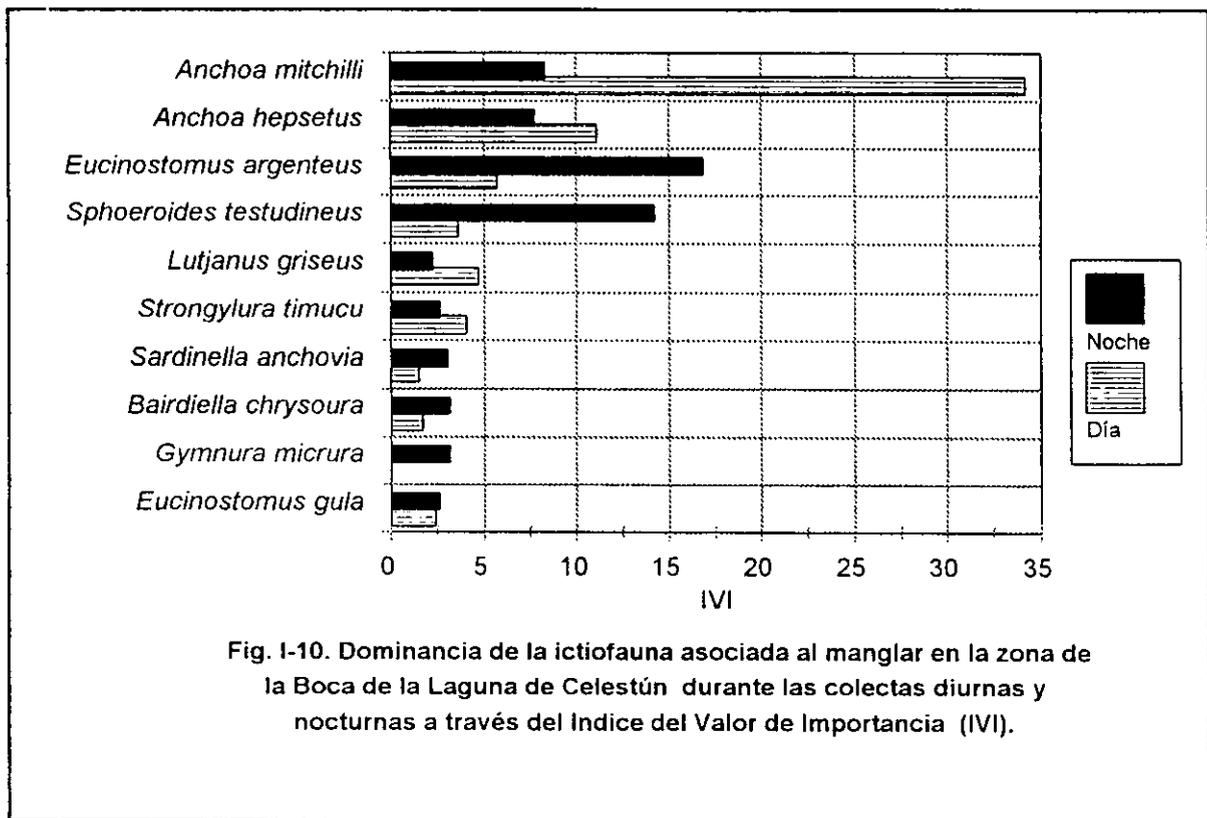


Fig. I-10. Dominancia de la ictiofauna asociada al manglar en la zona de la Boca de la Laguna de Celestún durante las colectas diurnas y nocturnas a través del Índice del Valor de Importancia (IVI).

Zona interna

Los análisis estadísticos realizados entre las abundancias y biomásas de las muestras diurnas y nocturnas, no revelaron diferencias significativas ($p < 0.05$), lo que indica que las especies en el interior de la laguna, no hacen un uso diferencial del hábitat de manglar en el transcurso del día, como ocurre en la zona de la boca. En esta zona se registró una menor riqueza con 23 especies en el día y 26 en la noche y poca variación de la diversidad entre ambas con 2.2 y 2.8 bits, respectivamente (Fig. I-8).

Tabla I-VIII. Especies representativas de la Zona Interna de la ría de Celestún durante los muestreos diurnos y nocturnos en base a sus abundancias y biomásas relativas.

Espece	Densidad (%)	Espece	Biomasa (%)
DIURNO			
<i>Menidia colei</i>	40.6	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	36.3
<i>Eucinostomus argenteus</i>	30.9	<i>Sphoeroides testudineus</i>	26.3
<i>Anchoa mitchilli</i>	10.0	<i>Eucinostomus argenteus</i>	19.2
<i>Floridichthys carpio</i>	6.2	<i>Strongylura timucu</i>	8.9
<i>Anchoa hepsetus</i>	3.0	<i>Eucinostomus gula</i>	2.1
Total	90.7	Total	92.8
NOCTURNO			
<i>Sardinella anchovia</i>	29.1	<i>Strongylura notata</i>	23.9
<i>Anchoa mitchilli</i>	22.8	<i>Eucinostomus argenteus</i>	22.7
<i>Eucinostomus argenteus</i>	18.2	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	20.3
<i>Harengula jaguana</i>	9.0	<i>Anchoa mitchilli</i>	9.3
<i>Anchoa hepsetus</i>	7.8	<i>Strongylura timucu</i>	4.4
Total	86.9	Total	80.6

A diferencia de la boca, la mayor densidad promedio anual en el interior de la laguna se encontró durante los muestreos nocturnos (5.9 ind/m^2), mientras que la mayor biomasa promedio (3.6 g/m^2) se registró en el día (Fig. I-9). No obstante, no existen diferencias significativas de la densidad y biomasa promedio mensual entre ambas zonas; es importante resaltar que la alta densidad nocturna se debe al gran número de individuos por metro cuadrado de *Sardinella anchovia* en el mes de junio y *Anchoa mitchilli* en febrero (10.3 y 8.1 ind/m^2 , respectivamente), lo que sugiere la

ocurrencia de un cardumen y lo que a su vez origina que ambas especies se encuentren entre las dominantes de la comunidad por contribuir con el 52% de su densidad relativa. Entre las especies representativas por su biomasa nocturna, se encuentran además de *Anchoa mitchilli*, a *Strongylura nota*, *Eucinostomus argenteus*, *Cichlasoma urophthalmus* y *Strongylura timucu*, las cuales contribuyen a la comunidad con el 80.6% de su peso.

Por el contrario, durante el día, ocurre otro cardumen del aterínido *Menidia colei* en el mes de agosto, lo que determina su dominancia numérica durante las colectas diurnas y que en conjunto con *Eucinostomus argenteus* y *Anchoa mitchilli* contribuyen con el 83.3% del total de los individuos colectados. Asimismo, la dominancia de especies de mayor talla como *Cichlasoma urophthalmus*, *Sphoeroides testudineus* y *Eucinostomus argenteus*, cuya contribución en peso es del 81.4%, determinan que en las colectas diurnas se registre la mayor biomasa (Tabla I-VIII).

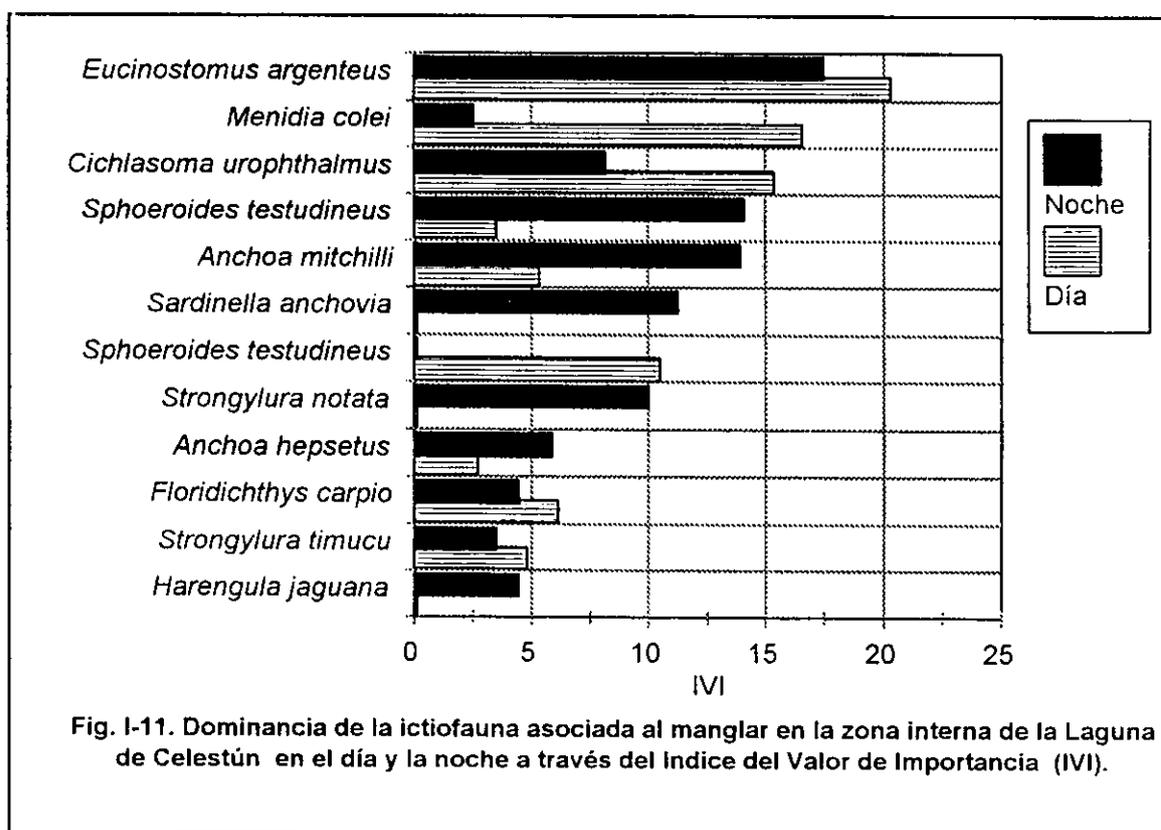


Fig. I-11. Dominancia de la ictiofauna asociada al manglar en la zona interna de la Laguna de Celestún en el día y la noche a través del Índice del Valor de Importancia (IVI).

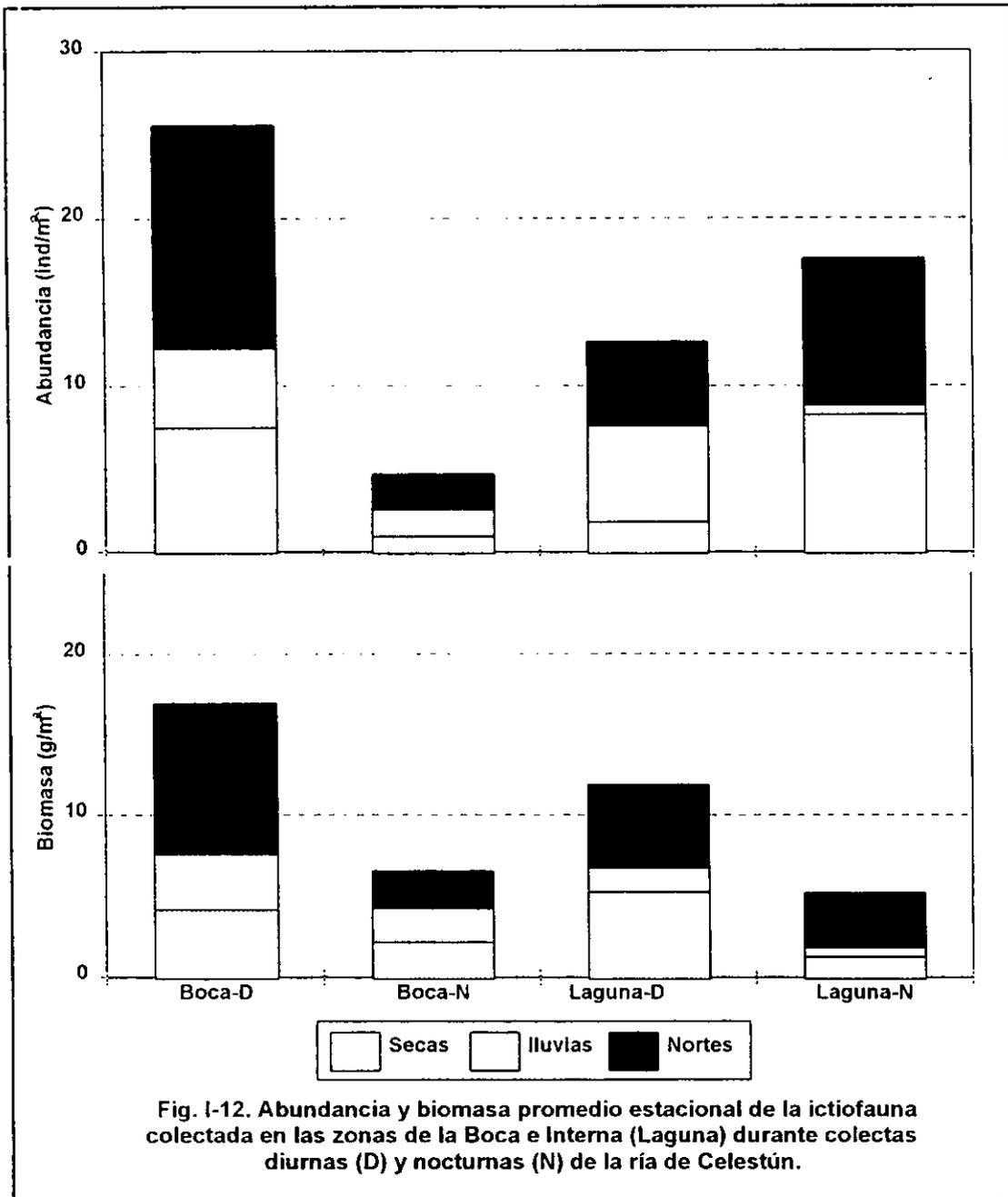
Con respecto al Índice del Valor de Importancia, se encontró a *Eucinostomus argenteus*, especie típicamente estuarina como la dominante en la zona interna con una amplia distribución en el sistema durante las colectas diurnas (20.2%) y nocturnas (17.4%). Adicionalmente, durante el día *Menidia colei* y *Sphoeroides testudineus* presentaron una alta dominancia, mientras que en la noche pueden no estar presentes o su representatividad es muy baja. Similarmente dentro de las colectas nocturnas algunas de las especies clasificadas como dominantes (*Sardinella anchovia*, *Harengula jaguana*, *Strongylura notata*) están ausentes en el día (Fig. I-11).

Estas diferencias cuantitativas sobre la abundancia y composición de las especies entre el día y la noche, implican movimientos hacia áreas de alta productividad biológica (patrones migratorios a pequeña escala) en función de sus requerimientos alimenticios.

Ocurrencia estacional y patrón de distribución

Las comparaciones del promedio estacional de las abundancias y biomásas para una misma zona, no revelaron diferencias significativas entre ellas ($p < 0.05$). Sin embargo, la comparación entre zonas muestra la mayor abundancia y biomasa en la zona de la boca durante las colectas diurnas de la época de nortes (13.2%) y los valores más bajos para esa misma zona durante los tres períodos climáticos. Estacionalmente los valores más bajos de abundancia y biomasa se registraron generalmente durante el período de lluvias para ambas zonas; época donde la salinidad al decrecer hasta 18.0‰ limita la penetración a la zona de manglar de especies de origen marino. Por el contrario, la presencia de fuertes vientos en el período de nortes, incrementan las corrientes y consecuentemente facilitan la penetración de aquellas especies en estadio juvenil a zonas interiores (Fig. I-12).

Los índices de diversidad de la comunidad de peces, mostraron tendencias similares en las variaciones estacionales entre las dos zonas (Tabla I-IX). Durante el período de nortes y lluvias, ambas zonas registraron la mayor y menor riqueza de especies respectivamente. Con respecto a la diversidad, los valores fueron relativamente altos, pero no mostraron una relación consistente con la estación o con el hábitat, mientras que los valores relativamente bajos de la equidad indicaron una alta dominancia de unas pocas especies en las comunidades de ambas zonas.



En la zona de la boca durante los muestreos nocturnos del período de nortes, se registró una alta riqueza (38 especies), diversidad (3.3 bits) y equidad (0.6), mientras que en la zona interna diurno y nocturno del período de lluvias se determinaron los valores más bajos de estos parámetros ecológicos, al presentarse una baja riqueza específica (10) y alta dominancia de una especie (*Menidia colei*).

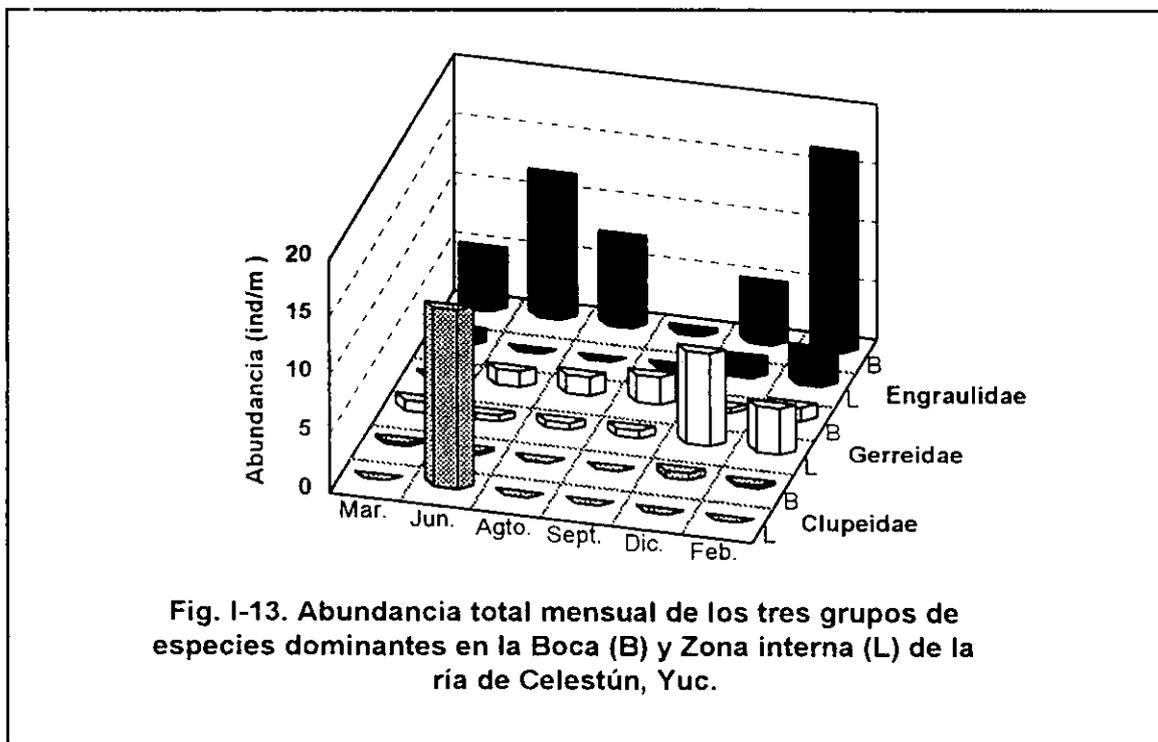
Tabla I-IX. Promedios estacionales de los parámetros de la ictiofauna asociada al manglar en las zonas de la Boca e Interna de la ría de Celestún durante las colectas diurnas y nocturnas (S=riqueza de especies, H'=diversidad y E=equidad).

Zona-Hora colecta	Secas			Lluvias			Nortes		
	S	H'	E	S	H'	E	S	H'	E
Boca-Día	35	2.3	0.4	23	2.1	0.5	36	1.4	0.3
Boca-Noche	27	2.8	0.6	26	2.3	0.5	38	3.3	0.6
Laguna-Día	11	2.7	0.8	13	0.8	0.2	19	2.0	0.5
Laguna-Noche	14	1.9	0.5	10	1.6	0.5	18	1.9	0.5

Con respecto al patrón temporal de utilización del manglar, se observa una variación estacional en cuanto al número y biomasa de las diferentes especies de peces que lo utilizan. La contribución por su abundancia de las familias representativas de la comunidad variaron con la localidad (Boca/Zona Interna) y temporalidad. En la Fig. I-13 se observa que la familia Engraulidae fue dominante en la zona de la boca con picos mensuales de abundancia en nortes (febrero) con 16.8 ind/m² y secas (junio) con 12.1 ind/m². En la zona interna representantes de la familia Clupeidae presentaron una mayor abundancia en secas y los de la familia Gerreidae durante el período de nortes. En relación a la época de lluvias, únicamente especies de la familia engraulidae localizadas en la zona de la boca presentaron un incremento de su densidad en el mes de agosto (7.6 ind/m²).

Considerando la ocurrencia estacional de las 70 especies, cada una de ellas se categorizó como: *Residente (R)*, *Inmigrante Marino (IM)*, *Marino (M)* y *Dulceacuícola (D)* (Tabla I-IV). El grupo de *Residentes* incluye el 27% del total de las especies y se consideraron aquellas de origen marino (*Harengula jaguana*, *Sardinella anchovia*, *Anchoa hepsetus*, *Anchoa mitchilli*, *Menidia colei*, entre otras) y

duceacuícolas (*Cichalsoma urophthalmus*, *Floridichthys carpio*, *Garmanella pulchra* y *Lucania parva*) que están presentes dentro de los manglares durante todo el año. Como *Inmigrantes marinos* se incluyeron las especies de origen marino que utilizan los manglares sólo durante cierta época del año, sea porque las condiciones hicológicas están dentro de sus rangos de tolerancia (*Strongylura marina*), o bien durante cierta etapa de su ciclo de vida para alimentarse y protegerse (*Diapterus rhombeus*, *Opisthonema oglinum*). Como *marinas* y *dulceacuícolas* se consideraron aquellas especies que viven en el mar (*Leptoconger perlongus*) o en el agua dulce (*Gambusia yucatanana*), pero que se encuentran ocasionalmente en el manglar.



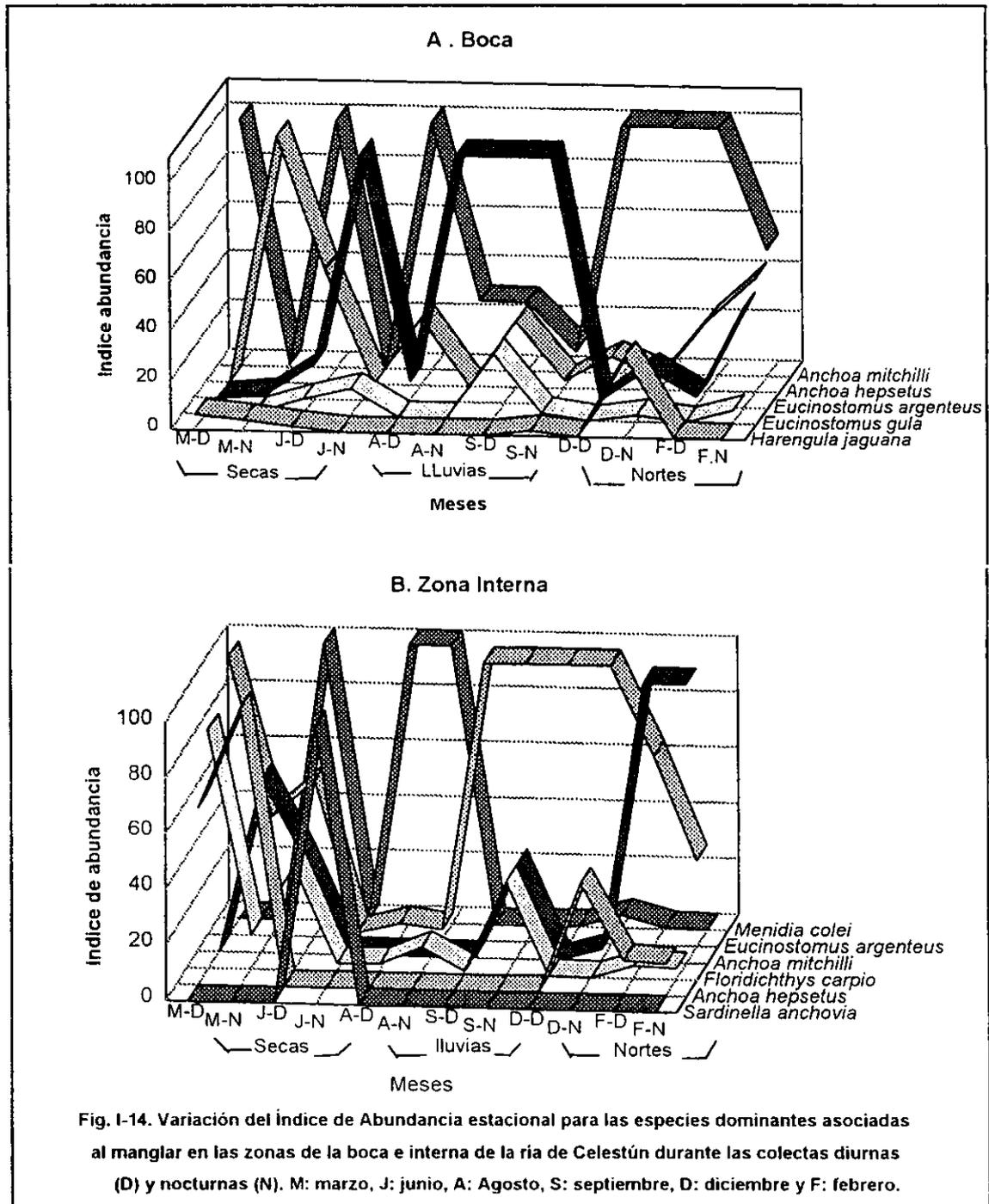
El seguimiento de la abundancia de las especies dominantes en cada zona, refleja más claramente el patrón temporal de utilización del manglar. Cada especie, presenta picos de máxima abundancia en meses y en una hora particular del día, que implica un uso secuencial del manglar por las diferentes especies.

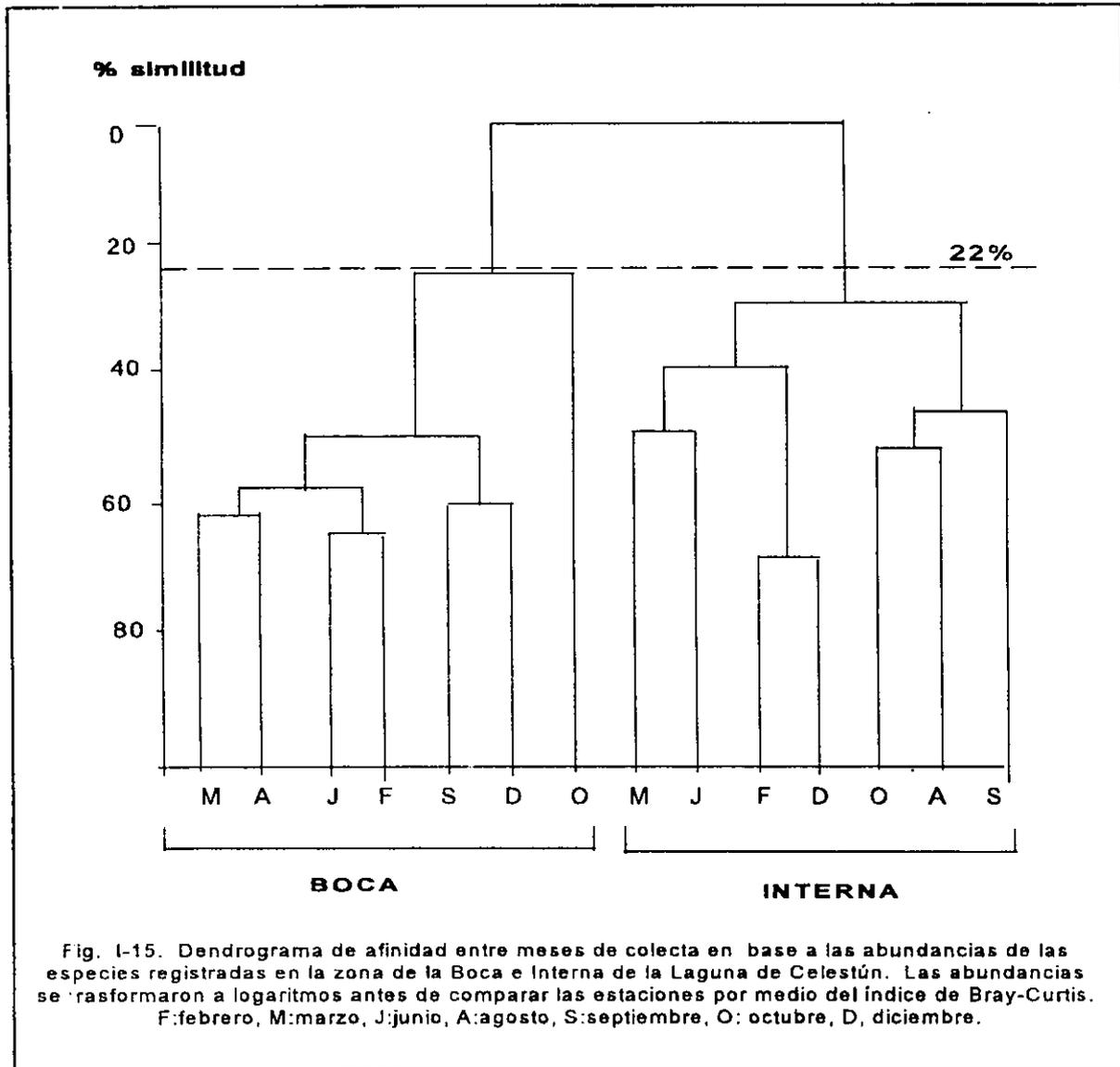
Las dos zonas de manglar son utilizadas por las mismas especies en tiempos diferentes o bien cada zona es utilizada exclusivamente por alguna especie en particular. Por ejemplo, en la zona de la boca *Anchoa mitchilli* está presente preferentemente en el día durante las épocas de secas y nortes, mientras que los mayores porcentajes de abundancia de *Eucinostomus argenteus* para esa zona se encuentran en la noche del período de lluvias (Fig. I-14A). Por el contrario, para la zona interna no obstante estas especies se encuentran tanto en el día como en la noche, su presencia se restringe para *A. mitchilli* al período de nortes y para *E. argenteus* en lluvias (Fig. I-14B). En este mismo sentido, *Harengula jahuana* se encuentra exclusivamente en la boca durante el período de nortes, mientras que *Sardinella anchovia*, *Menidia colei* y *Floridichthys carpio* utilizan la zona interna en diferente escala temporal.

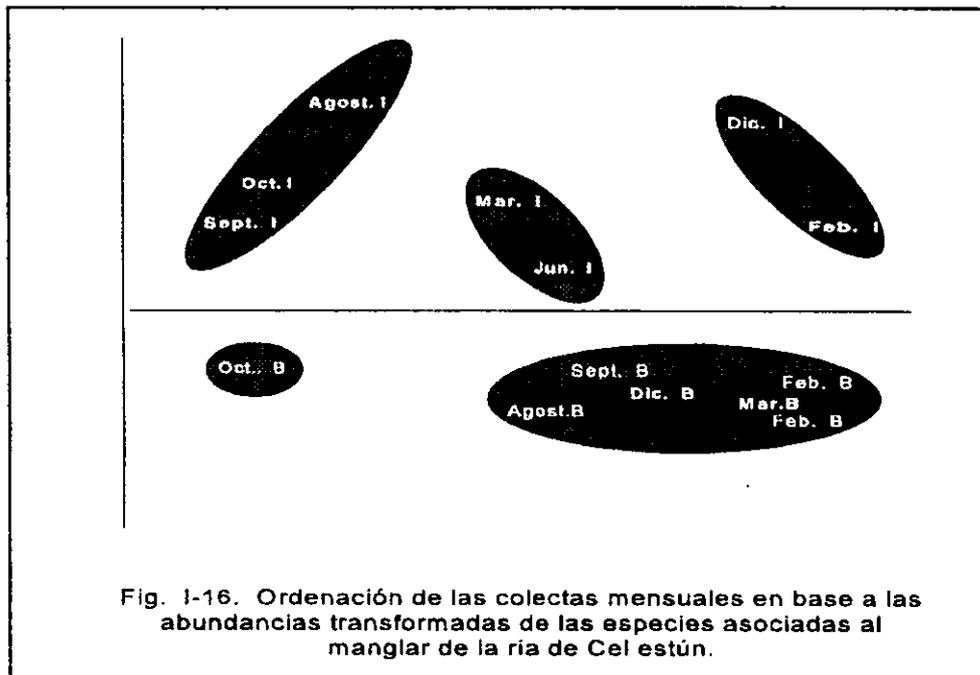
Clasificación y ordenación de la comunidad dentro del ecosistema

El dendrograma que muestra las afinidades entre las abundancias mensuales de las 70 especies de peces mediante la medida de similitud de Bray-Curtis por selección flexible, forma dos grandes agrupamientos a un nivel de 22%: la zona de la boca y la de la zona interna (Fig. I-15). El ordenamiento de estos resultados espacialmente por medio de los componentes principales muestra el mismo patrón de agrupamiento mensual obtenido por el dendrograma lo que denota claramente que la estructura de la comunidad en la zona de manglar de la boca es diferente a la de la zona interna (Fig. I-16).

De los resultados obtenidos, se observa que en la boca la composición y abundancia de las especies es muy homogénea entre los diferentes meses, exceptuando en octubre. En este mes, la presencia de abundantes lluvias ocasionaron un decremento brusco de la salinidad de casi 13 ‰ con respecto al mes anterior y se registró una disminución de la abundancia y una diferente composición específica. Por otra parte, en la zona interna se constituyen tres agrupamientos con una cercana relación entre ellos y que corresponden a las tres épocas climáticas de la región: lluvias (agosto, septiembre y octubre), secas (marzo y agosto) y nortes (diciembre y febrero) (Fig. I-16).

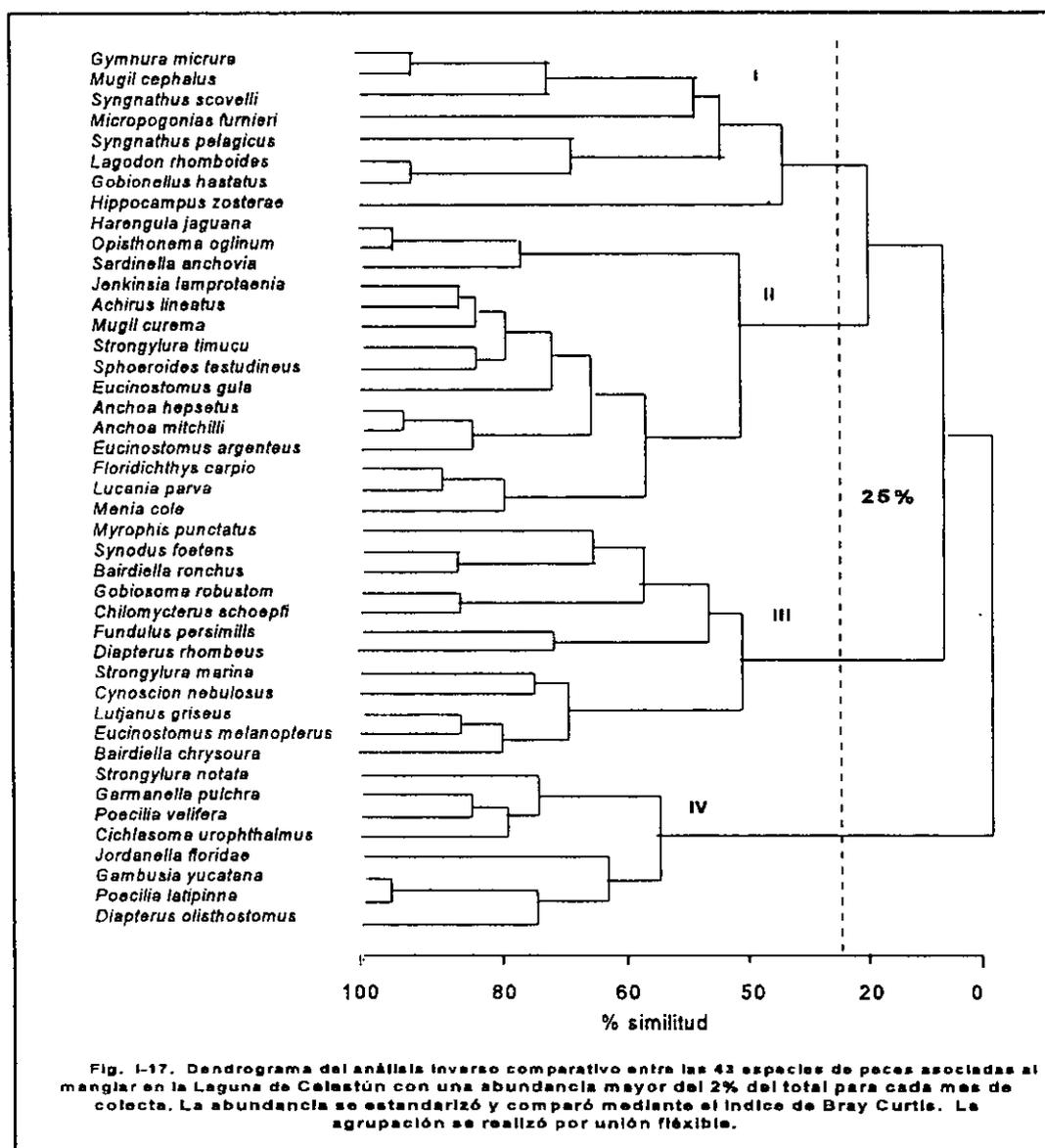






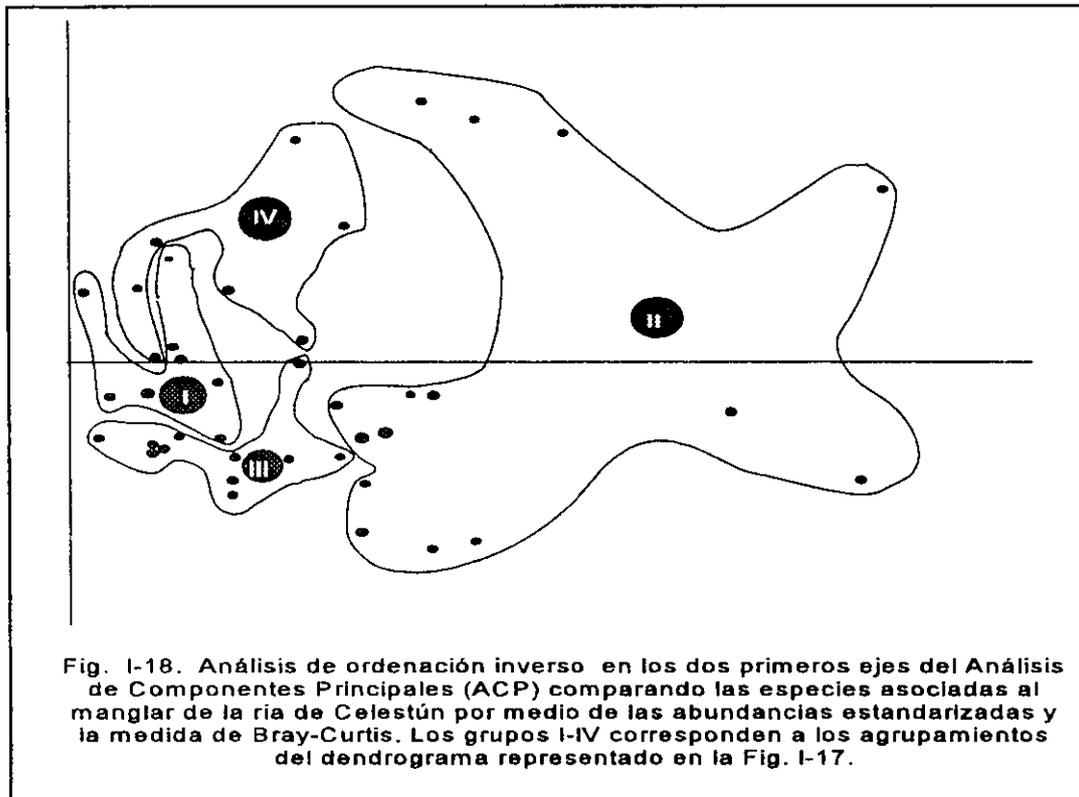
Para el análisis inverso, se eliminaron aquellas especies que se registraron en una sola ocasión y cuya abundancia fue menor del 2% para ese mes, reduciéndose el número total de especies de 70 a 43. El análisis de similitud de estas especies en base a las abundancias transformadas a logaritmos, resultó en la formación de 4 agrupamientos con una distribución espacial y temporal similar entre ellos (Fig. 1-17).

De la misma manera que en el análisis por estaciones, estos agrupamientos correspondieron directamente al análisis de ordenación inverso y similarmente las variaciones más altas fueron explicadas por los dos primeros ejes de coordenadas. El primero identificado plenamente con la salinidad presenta diferencias que conforman dos grandes grupos: zona de la boca y zona interna. El segundo eje puede ser la suma de varios factores que representan las características propias del ambiente (Fig. 1-18).



En los grupos I y III se incluyen las especies presentes exclusivamente en la zona de la boca y en el caso de que alguna de ellas se encuentre en la zona interna, ésta lo hace durante la época de secas (*Syngnathus scovelli* = Grupo I) o bien en nortes (*Diapterus rhombeus* = Grupo III) cuando la salinidad se encuentra entre 15 y

17‰. En el grupo II se agrupan las especies abundantes y frecuentes (i.e. alta constancia en varios sitios), las cuales son a su vez subdivididas en boca o zona interna dependiendo de su abundancia. Finalmente en el grupo IV se encuentran las especies distribuidas con una baja frecuencia preferentemente en la zona interna o bien, en el caso de que alguna especie utilice el manglar de la zona externa, lo hace durante las época de lluvias y nortes cuando la salinidad ha disminuido comparativamente y la proporción de materia orgánica en el sedimento es alta (6.2-9.0‰) como es el caso de *Cichlasoma urophthalmus*, *Gambusia yucatanana* y *Poecilia latipinna*.



Relación entre la abundancia y diversidad íctica con los factores abióticos.

Los parámetros ambientales que influyen directamente en la presencia y ausencia de ciertas especies fueron principalmente la salinidad, temperatura y nutrientes como los nitratos y silicatos. Similarmente el oxígeno disuelto, el pH, la transparencia y la concentración de materia orgánica se correlacionaron positiva o negativamente con ciertas especies.

La abundancia, biomasa, el número de especies y la diversidad de la comunidad de peces estuvieron correlacionadas positivamente con la salinidad y negativamente con la temperatura (Tabla I-X). Estos resultados reflejan que los peces que utilizan el manglar son preferentemente de origen marino, cuya penetración al sistema es facilitada por las corrientes de marea y los vientos que prevalecen durante la época de nortes. Similarmente, estos parámetros ecológicos se correlacionaron negativamente con la transparencia y positivamente con el carbono y materia orgánica, lo que refleja la importancia de los factores biológicos además de los fisicoquímicos sobre la distribución y ocurrencia de los juveniles en el manglar. Las aguas turbias ofrecen protección de los predadores, mientras que la materia orgánica está relacionada directamente con la disponibilidad de alimento.

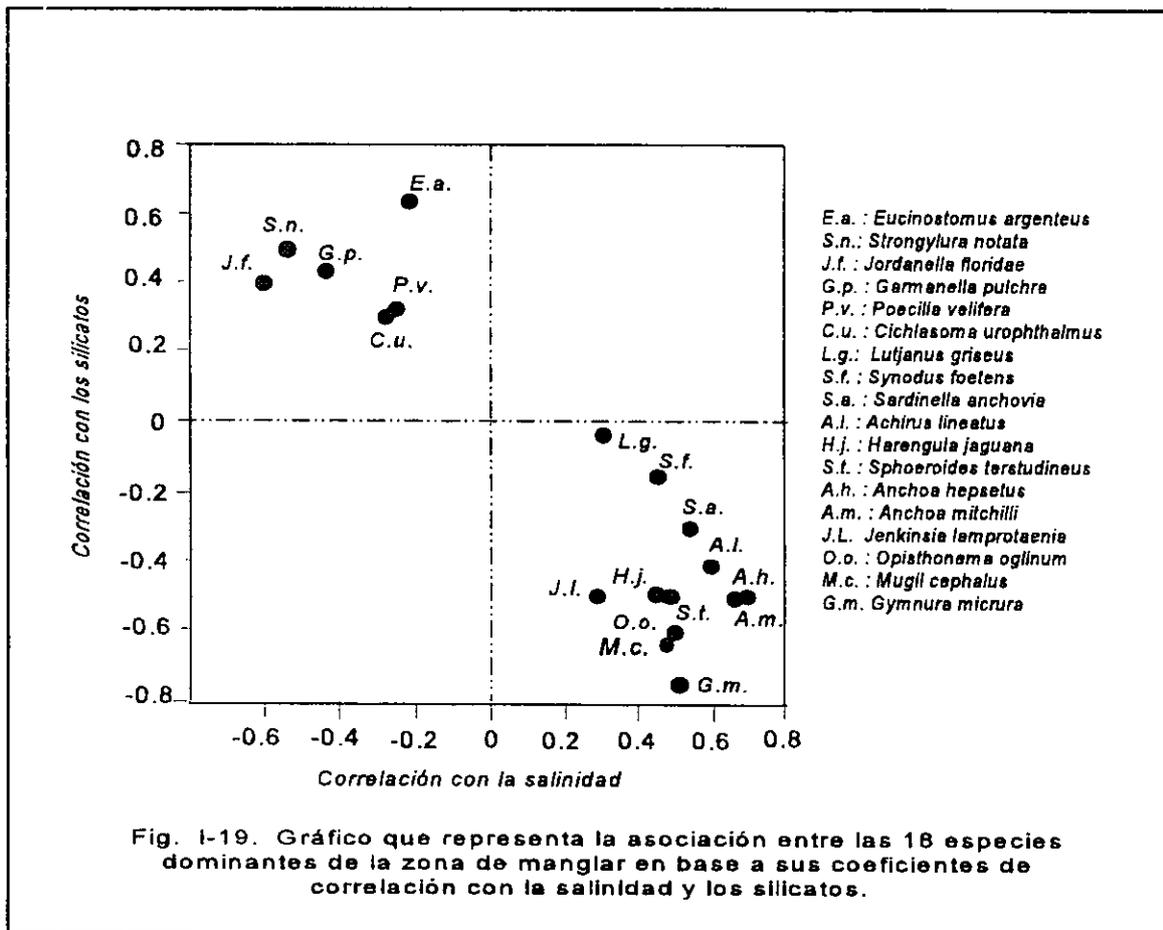
Más aún, para comprobar si el efecto de estos factores sobre la comunidad íctica es específica para cada especie, se correlacionó la abundancia de veinticuatro especies seleccionadas como las dominantes con los factores arriba mencionados (Tabla I-X). Se encontró que de este total, el 54.0 y 0.8% se correlacionaron positiva y negativamente con la salinidad, indicando una mayor representatividad en el sistema de especies marinas en comparación con las dulceacuícolas y las estuarinas. Seis de las especies más abundantes de la comunidad, se correlacionaron negativamente con la temperatura, mientras que para las restantes, sus correlaciones fueron insignificantes. Esto sugiere por una parte, que la preferencia de la temperatura es específica para cada especie y que las especies dominantes utilizan el sistema de manglar preferentemente durante la época de nortes. En relación a los nutrientes, *Eucinostomus argenteus* se correlacionó positivamente con los silicatos (0.62), *Poecilia velifera* con los nitratos (0.44) y *Micropogonias furnieri* con los fosfatos (0.71).

Tabla I-X. Coeficientes de correlación entre las especies de la fauna íctica y los factores abióticos. TEMP: temperatura, SAL: salinidad, OD: oxígeno disuelto, SIL: silicatos, NO3: nitratos, PO4: fosfatos, PROF: profundidad, TRANS: transparencia, MAT: materia orgánica. ***: $p < 0.01$, **: $0.01 < p < 0.05$.

	TEMP.	pH	SAL.	OD	SIL	NO3	PO4	PROF	TRANS	MAT.
Especies totales										
No. de Especies	-0.74**	0.31	0.55*	0.23	-0.46*	-0.01	0.16	-0.09	-0.56*	0.54*
Densidad (No/m ²)	-0.53*	0.3	0.51*	-0.31	-0.24	-0.31	0.33	-0.50*	-0.36	0.50*
Biomasa (g/m ²)	-0.81**	0.36	0.54*	0.33	-0.32	0.04	0.26	0.002	-0.52*	0.29
Diversidad (H')	-0.34	0.36	0.61**	0.42	-0.49*	-0.15	0.21	-0.01	-0.18	-0.02
Especies Dominantes										
<i>Gymnura micrura</i>	-0.05	0.42	0.49*	0.27	-0.72**	-0.12	-0.18	0.10	-0.44*	-0.09
<i>Harengula jaguana</i>	-0.18	0.36	0.45*	0.25	-0.50*	-0.15	0.10	-0.06	-0.26	0.08
<i>Jenkinsia lamprotaenia</i>	-0.10	0.23	0.34	0.10	-0.50*	-0.21	0.04	0.16	0.20	0.02
<i>Opisthonema oglinum</i>	-0.23	0.40*	0.51*	0.32	-0.60**	-0.14	0.07	0.04	-0.41	0.04
<i>Sardinella anchovia</i>	-0.26	-0.10	0.54*	0.30	-0.33	-0.34	0.14	0.36	-0.17	0.10
<i>Anchoa hepsetus</i>	-0.66**	0.47*	0.64**	0.24	-0.48*	-0.11	0.21	-0.25	-0.59**	0.31
<i>Anchoa mitchilli</i>	-0.72**	0.33	0.70**	0.23	-0.48*	-0.05	0.41	-0.30	-0.51*	0.45*
<i>Synodus foetens</i>	-0.51*	0.10	0.42	0.16	-0.15	-0.18	-0.21	0.01	-0.36	0.64**
<i>Strongylura timucu</i>	-0.29	0.61**	0.50*	0.23	-0.48*	-0.03	0.33	-0.23	-0.17	0.05
<i>Strongylura notata</i>	0.13	-0.05	-0.56*	-0.64**	0.45*	0.38	0.21	-0.47*	0.49*	0.49*
<i>Flondichthys carpio</i>	0.1	0.38	0.25	-0.16	-0.30	-0.14	0.23	-0.54*	-0.17	-0.29
<i>Garmanella pulchra</i>	-0.39	-0.12	-0.43	-0.33	0.40	0.43	0.32	-0.53*	-0.14	0.56*
<i>Jordanella floridae</i>	-0.19	0.13	-0.58*	-0.05	0.40	0.43	-0.10	-0.10	0.17	0.25
<i>Poecilia velifera</i>	-0.7**	-0.21	-0.25	0.13	0.34	0.44*	0.24	-0.21	-0.30	0.66**
<i>Lutjanus griseus</i>	-0.17	-0.12	0.27	0.37	-0.03	0.16	-0.06	0.23	-0.51*	0.09
<i>Eucinostomus argenteus</i>	-0.28	-0.11	-0.19	-0.30	0.62**	0.10	0.33	-0.30	0.07	0.49*
<i>Eucinostomus gula</i>	-0.10	-0.03	0.11	0.53*	-0.28	0.18	-0.16	0.25	0.23	-0.13
<i>Bairdiella ronchus</i>	-0.27	-0.06	0.38	0.10	-0.16	0.16	-0.20	0.11	-0.14	0.51*
<i>Micropogonias furnieri</i>	-0.49*	-0.36	0.10	-0.001	0.16	0.25	0.71**	-0.52*	-0.55*	0.35
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	-0.36	0.22	-0.30	-0.37	0.30	0.39	0.22	-0.56*	-0.07	0.24
<i>Mugil cephalus</i>	-0.35	0.27	0.42	0.43	-0.64**	-0.12	-0.08	0.11	-0.70**	-0.09
<i>Mugil curema</i>	-0.82**	0.02	0.38	0.20	-0.20	0.00	0.44	-0.22	-0.46*	0.55*
<i>Achirus lineatus</i>	0.35	-0.16	0.57*	0.21	-0.38	0.15	0.02	0.08	-0.51*	0.25
<i>Sphoeroides testudineus</i>	-0.23	0.22	0.51*	0.54*	-0.5*	0.03	-0.12	0.48*	-0.24	-0.02

Es interesante resaltar, que las especies que se correlacionaron positivamente con la salinidad tuvieron una correlación negativa con los silicatos y la transparencia, mientras que lo contrario se presentó en aquellas cuya relación con la salinidad fue negativa. Ésto indica que las especies marinas presentes en las zonas de mayor salinidad se encuentran en aguas turbias y con bajas concentraciones de silicatos, mientras que para las especies estuarinas y dulceacuícolas sus zonas óptimas en términos fisiológicos se encuentran en aguas de menor salinidad, mayor transparencia y con concentraciones más elevadas de silicatos.

Ésto es más claro al graficar los coeficientes de correlación entre la salinidad y los silicatos de 18 de las especies dominantes donde se conforman dos agrupamientos bien definidos (Fig. I-19). En el primero, doce de las especies están comprendidas en el área con altas salinidades y bajas concentraciones de silicatos, mientras que seis de ellas se encuentran en el área de influencia dulceacuícola con bajas salinidades y altos niveles de silicatos. Los resultados obtenidos indican que la abundancia y composición de la ictiofauna está grandemente influida por cambios de los factores abióticos y que la selección de las preferencias ambientales de los peces es diversa, siendo específica para cada especie.



Frecuencia de talla

El análisis de frecuencia de talla para las especies dominantes, resalta claramente que el hábitat de manglar presenta dos patrones de utilización por las especies dominantes: 1) es utilizado estacionalmente cuando las condiciones hidrológicas y de productividad son las adecuadas para la alimentación de los juveniles, 2) o bien, permanentemente a todo lo largo del año como una zona de reclutamiento en función de la actividad reproductiva de las especies. En las figuras elaboradas para cada una de las especies durante las diferentes épocas climáticas, se observa que *Cichlasoma urophthalmus*, *Lutjanus griseus* y *Eucinostomus gula* presentan un desplazamiento estacional de la moda donde se reúne al mayor número de individuos con tallas más pequeñas, a las de aquellas donde se reagrupa a un menor número de ejemplares de mayor talla. Para *C. urophthalmus*, los juveniles entre 1-5 cm de L.E. se concentran en la zona interna durante la época de lluvias, mientras *L. griseus* y *E. gula* con esos mismos intervalos de talla, se encuentran en la boca preferentemente durante la época de nortes y secas, respectivamente (Fig. I-20). Esta variación estacional del reclutamiento, apoya el concepto sobre la utilización sincronizada estacionalmente, el cual sugiere una repartición espacial y temporal de los recursos utilizados por las especies a través de los diferentes estadios de desarrollo, evitando la competencia e incrementando la eficiencia en el uso del hábitat de manglar como área de crianza, alimentación y protección durante esta etapa crítica en el desarrollo y crecimiento de las especies.

El segundo patrón lo presentan especies residentes o marinas que realizan descives continuos y cuyos juveniles al presentar una mayor tolerancia a las fluctuaciones hidrológicas correspondientes a cada período climático, aprovechan los valores ecológicos del manglar como son la productividad, nutrientes y la protección que ofrecen. Este patrón, lo presentan especies como *Eucinostomus argenteus*, *Menidia colej*, *Sardinella anchovia*, *Anchoa hepsetus* y *Anchoa mitchilli*, cuyos juveniles con longitudes estándar menores de 4.0 cm utilizan el manglar como área de alimentación independientemente de la época climática y de su localización dentro del sistema. Estos resultados reflejan la importancia de este hábitat como parte del ciclo de vida de las especies.

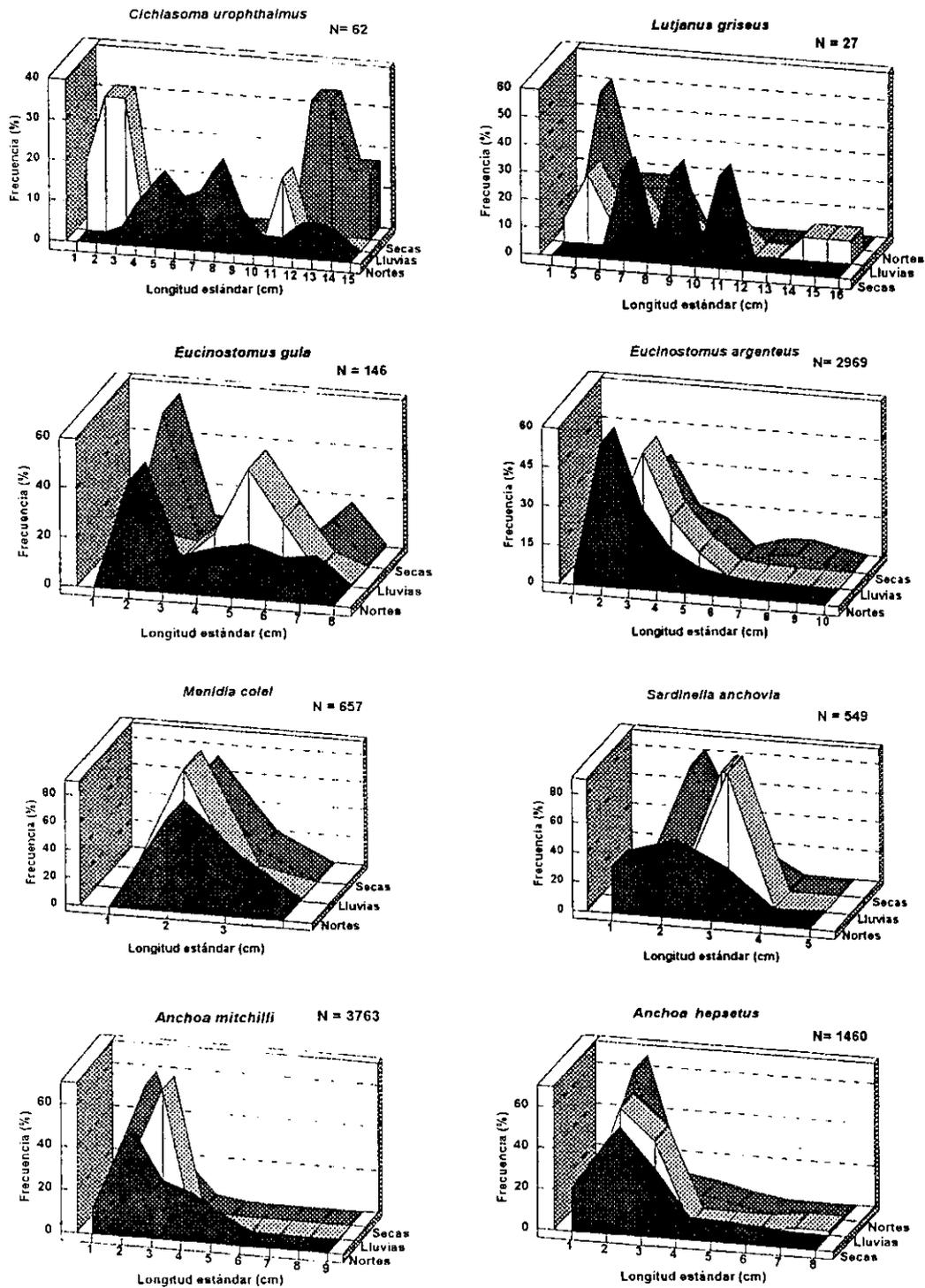


Fig. I-20. Frecuencias de longitud de las especies dominantes numéricamente y por peso en una base estacional. Se especifica el número total de individuos analizados (N) durante el desarrollo del estudio.

Discusión

Características hidrobiológicas

Las características hidrobiológicas están asociadas a *factores externos* como el intercambio de aguas por las mareas y el aporte fluvial a través de manantiales; por *factores internos* como la actividad biológica que puede determinar en gran parte las concentraciones de nutrientes en la columna de agua. La influencia de ambos factores está determinada por el patrón climático estacional, el cual se manifestó en un gradiente horizontal de la salinidad y oxígeno disuelto con una disminución de la boca hacia el interior de la laguna. Esto es atribuible a que en la zona interna la actividad heterotrófica y la respiración son más intensas por la presencia del macrofitobentos, mientras que en la boca la actividad autotrófica y procesos físicos de oxigenación y mezcla originan una mayor concentración de oxígeno (Herrera, 1988).

La zona interna se caracterizó hidrológicamente por una salinidad comparativamente más baja que en la boca (12-14 ‰), una mayor concentración de nutrientes y mayor transparencia. La presencia de diversos afloramientos además de suministrar agua dulce al sistema a través de pulsos estacionales, proporcionan nutrientes como los silicatos y nitratos. Así también, esta zona al no estar influida por las olas y consecuentemente no haber una remoción de los sedimentos, permite una mayor transparencia. Por el contrario, en la boca se registraron las salinidades más altas, la menor transparencia, las concentraciones más bajas de nutrientes y una menor productividad. Al respecto, se encontró que la salinidad se relacionó negativamente con los nutrientes y positivamente con el oxígeno (Tablas I-III). En respuesta a estas características físicas y biológicas, la estructura de la comunidad de peces presenta variaciones espaciales y estacionales en función de los pulsos estacionales de productividad del sistema y conforme a los requerimientos fisiológicos de cada especie para cierta etapa de su ciclo de vida.

Comunidad

La comunidad de peces en la ría de Celestún, tiene una característica en común con otras comunidades estuarinas (Austin, 1971, Odum y Heald, 1972; Allen y Horn 1975; Lasserre y Toffart 1977, Yáñez-Arancibia *et al.*, 1980, Bell *et al.*, 1984; Tzeng y Wang, 1992). Está constituida de pocas especies dominantes que residen

todo el año dentro del sistema o lo dejan por breves períodos de tiempo y, por varias especies dominantes que entran al manglar en ciertas épocas del año como juveniles o adultos. El patrón de las abundancias relativas de las especies dominantes (*Anchoa hepsetus*, *A. mitchilli*, *Eucinostomus argenteus* y *Menidia colei*) varió espacialmente con los engraulidos dominando en la boca y los gérridos en la zona interna. Cabe mencionar, que estas especies son juveniles de especies productivas y de bajos niveles tróficos (planctívoros o carnívoros de niveles inferiores) con altas eficiencias ecológicas (Engraulidae, Clupeidae, Atherinidae). Asimismo son importantes en términos económicos y ecológicos al estar unidas a las pesquerías en las aguas costeras y por su relación dentro de las tramas tróficas al funcionar como eslabones entre el plancton y los consumidores secundarios (Arreguín-Sánchez *et al.*, 1993).

La estructura comunitaria es similar a lo reportado para otros sistemas lagunares estudiados en la región del Caribe y Golfo de México. Stoner (1986) encontró que los soleidos, gérridos y engraulidos dominaron en la Laguna Joyuda en Puerto Rico, mientras que los haemulidos fueron un componente menor. Similarmente, Lasserre y Toffart (1977), Yáñez-Arancibia *et al.* (1980), Thayer *et al.* (1987) y Gilmore (1995), reportan a los gérridos y engraulidos dentro de las especies dominantes en la Bahía de Florida y zonas de manglar de Guadalupe en las Indias Occidentales, Laguna de Términos y en las camas de pastos marinos adyacentes a los manglares de Florida, respectivamente. En ese mismo sentido, Sheridan (1992) determinó como especie dominante de los manglares de Bahía Rookery en Florida a la mojarra *Eucinostomus argenteus*. Adicionalmente, Gilmore (1995) en el sistema lagunar del Río Indio en Florida, reporta 37 especies representativas de las zonas de manglar y de pastos marinos, de las cuales el 76% se encuentran en los manglares de Celestún. Por el contrario, Sedberry y Carter (1993) determinaron que la estructura comunitaria de los manglares en la laguna arrecifal de Belice está dominada por especies arrecifales como los Haemulidos, especialmente *Haemulon sciurus* y *Haemulon flavolineatum* debido a la poca distancia que separa a los arrecifes del ecosistema de manglar y la salinidad cercana al agua de mar.

La Tabla I-XI permite observar que el número de especies asociadas al manglar varía ampliamente entre regiones en función probablemente de la heterogeneidad de cada hábitat, del ambiente físico-químico e incluso del método de muestreo empleado. La riqueza específica registrada en el presente estudio indica que el método de muestreo utilizado (red de cerco) fue adecuado, permitiendo la obtención de ejemplares de talla pequeña que no hubieran sido registrados con otro

arte de pesca. Asimismo, refleja la riqueza del ecosistema en términos de su productividad primaria y secundaria, originada por la presencia de manglar en toda la zona interna y su producción final a detritus a través de la descomposición de la hojarasca en combinación con los nutrientes suministrados en pulsos estacionales a través de los afloramientos. En términos generales, se puede considerar que la riqueza ictiofaunística está relacionada directamente con la superficie estuarina y el área de vegetación emergente (marismas, manglares); las cuales a su vez, dependen directamente del área intermareal (profundidad y tamaño de la boca estuarina) y de la intensidad de las lluvias (Deegan *et al.*, 1986; Monaco *et al.*, 1992).

Tabla I-XI. Análisis comparativo del número de especies ícticas asociadas al manglar que han sido registradas en diversas regiones.		
Referencia	Región	No. especies
Valdez-Muñoz, 1985	Suroeste de Cuba	29
Stoner, 1986	Laguna Joyuda, Puerto Rico	41
Pinto, 1987	Pagbilao, Philipinas	128
Robertson y Duke, 1987	Noreste de Australia	133 *
Thayer <i>et al.</i> , 1987	Bahía de Florida	64
Rooker y Dennis, 1991	Sureste de Puerto Rico	41
Morton, 1990.	Bahía Moreton, Australia	42
Sheridan, 1992	Bahía Rookery, Florida	13
Tzeng y Wang, 1992	Río Tanshi, Taiwan	105*
Sedberry y Carter, 1993	Laguna arrecifal de Belice	74
Yáñez-Arancibia <i>et al.</i> , 1993	Laguna de Términos, México	77
Presente estudio	Laguna de Celestún, Mexico	70

* Se incluyen especies en estadio larval

Diversos estudios que comparan la estructura de la comunidad y la abundancia de las especies entre el ecosistema de manglar y los hábitats adyacentes, reportan significativamente una mayor riqueza y abundancia íctica en los manglares que en otros hábitats (Blaber *et al.*, 1985; Robertson y Duke, 1987; Thayer *et al.*, 1987; Morton, 1990; Sedberry y Carter, 1993; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1993). Ésto se atribuye a diferencias entre los factores físicos, heterogeneidad estructural o complejidad de hábitat, predación y disponibilidad alimenticia. La combinación de aguas tranquilas, con alto contenido de materia orgánica y altas densidades de invertebrados, hacen de este sistema una área de crianza y alimentación utilizada por diversas especies

(Yáñez-Arancibia *et al.*, 1994). En términos generales, el conocimiento de los mecanismos más relevantes que producen esta riqueza, permite determinar como poder conservarlos. Algunos de los más relevantes para este estudio son: 1) Un incremento de la turbidez y mayor heterogeneidad estructural que reducen la susceptibilidad a la predación, lo que es extremadamente valioso para las especies neríticas y arrecifales en estadio juvenil, las cuales están sujetas a una alta tasa predatoria y en muchos casos al canibalismo, 2) una mayor productividad y disponibilidad alimenticia como resultado de la dinámica del detritus la cual es exportada pasiva o activamente hacia los ecosistemas de pastos marinos adyacentes y que origina el reclutamiento de juveniles de muchas especies en busca de alimento (Oclum y Held 1972, 1975) y 3) relaciones faunísticas heterogéneas en términos biogeográficos a través de los procesos de migración y transporte (Gilmore, 1995).

Patrón de distribución y ocurrencia estacional

El patrón de distribución de los peces dentro del ecosistema reveló que los números totales de especies y abundancias en la Laguna, claramente decrecen de la boca hacia la zona interna. Esta diferencia puede deberse a las diferentes condiciones físicas y biológicas en el ambiente costero y la proximidad del mar cuyos procesos hidrográficos permiten que juveniles de especies ícticas marinas penetren al sistema. A través de los resultados, es posible deducir que la mayoría de las especies presentes en el manglar, son juveniles de origen costero transportados al interior del sistema por las corrientes de marea y el viento. Lo anterior explica las correlaciones positivas de riqueza, abundancia y biomasa de las especies con la salinidad (Tabla I-VII) y permite concluir que la presencia en la Laguna de Celestún de una boca abierta permanentemente proporciona una alta riqueza faunística. Resultados similares sobre la variación espacial en la composición de las especies y la disminución de la riqueza específica con la distancia, ha sido también reportada para otros sistemas (Stoner, 1986; Yoklavich *et al.*, 1991), la cual es explicada por una abundancia trófica, la disminución de predadores y el tipo de sedimentos.

Los procesos hidrográficos influyen directamente en la diversidad estuarina. La acción de las olas previene la deposición de limo y un buen crecimiento algal. Por otro lado, la marea permite el transporte de oxígeno al sistema de raíces (niveles subsuperficiales), remueve los materiales tóxicos y la sal del agua del subsuelo, controlando de esta manera la tasa de acumulación de sedimento o erosión e

indirectamente regenerando la pérdida de nutrientes de la zona de la raíz (Day *et al.*, 1932; Deegan *et al.*, 1986; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1992a, 1992b). Específicamente para los manglares, el movimiento del agua es muy importante porque ventila y renueva el ambiente inmediato de las superficies que están en contacto. Al respecto, Gosselink y Turner (1978) han mostrado que los humedales son más productivos en términos del recambio de materia orgánica a medida que se incrementa la energía hidrológica. Análisis similares se presentaron por Brown *et al.* (1979) para otros humedales boscosos.

A diferencia de las zonas templadas donde la abundancia y biomasa de las especies están correlacionadas con la temperatura (Allen, 1982; Onuf y Quammen, 1983) en la zona tropical, el patrón estacional de las lluvias determina el gradiente horizontal de la salinidad y consecuentemente la variación en la composición y abundancia de la ictiofauna, (Stoner, 1986; Cyrus y Blaber, 1992). En Celestún, la salinidad influyó directamente en el patrón de distribución estacional de la mayoría de las especies que habitan el manglar. Las mayores abundancias y riqueza específica se registraron en la zona de la boca al final de la época de lluvias y durante el período de nortes. Los fuertes vientos que prevalecen durante esta época climática (50-90 k/h) acompañados de los frentes polares decrecen la temperatura e incrementan la circulación. Esto significa que la zona de la boca es utilizada por los peces de origen marino como una área de tránsito y desove, asegurando que los huevos y larvas sean transportados al interior del sistema y distribuidos ampliamente por las corrientes prevalecientes durante la época de nortes. Resultados similares han sido observados para las costas de Florida y Australia, donde se considera que la significativa elevación del nivel del mar durante los meses de septiembre a diciembre, favorece la presencia de especies en tránsito hacia los bosques de manglar (Thayer *et al.*, 1987; Robertson y Duke, 1990; Gilmore y Snedeker, 1993; Lin y Beal, 1995). Asimismo, para las comunidades de peces demersales se reportan para la época de nortes, inmigraciones de peces juveniles hacia las zonas costeras en función de la mayor descarga fluvial y consecuentemente de productividad (Sánchez-Gil *et al.*, 1994). Sobre este aspecto, Cushing (1975) menciona que las migraciones de los camarones, así como la de los peces se adapta a la estructura de corrientes y al ciclo de producción.

En lo que se refiere a las zonas tropicales, la producción se mantiene a todo lo largo del año a través de pulsos secuenciales de los diferentes grupos funcionales de productores primarios, concepto denominado *programación estacional* que implica

la diferente utilización espacial y temporal del ecosistema a través del desarrollo ontogenético de una especie en sincronía con la estacionalidad, los patrones de corrientes y de producción primaria (Schelske y Odum, 1961; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988, 1993). Los ejemplares juveniles y adultos se alimentan de diversos grupos tróficos, los cuales son obtenidos en diferentes áreas en función de sus requerimientos fisiológicos y de la productividad del sistema. Estos períodos secuenciales de producción, se reflejan en una alternancia estacional en la ocurrencia de las especies dominantes, lo que es evidente cuando se considera el índice de abundancia estacional (Fig. I-14). Para *Anchoa mitchilli* y *Eucinostomus argenteus* se registraron las mayores abundancias en la zona de la boca durante las épocas de secas y nortes. Sin embargo, *A. mitchilli* está presente preferentemente en el día, mientras que *E. argenteus* durante las colectas nocturnas. Por el contrario, la ocurrencia de ambas especies en la zona interna tiene lugar preferentemente durante la época de lluvias y con una alternancia diurna contraria a la de la boca. Similarmemente, se observaron diferencias en el patrón temporal de utilización del sistema a través de los diferentes estadios de desarrollo para una especie dada (Fig. I-20). Por ejemplo, en la boca se observó el reclutamiento de gran número de peces juveniles de *Lutjanus griseus* con longitudes menores de 5 cm de L.S durante la época de nortes y para *Cichlasoma urophthalmus* en la zona interna del período de lluvias. Esta variación estacional en el reclutamiento de los juveniles, así como la diferente utilización espacial y estacional de las especies, reditúa en el uso más eficiente del estuario evitando la competencia por el mismo nicho a través del uso compartido del sistema en tiempos diferentes (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988; Tzeng y Wang, 1992).

En relación a los cambios de la composición y abundancia de las especies entre el día y la noche, se ha observado en el Caribe, influjos significativos de predadores nocturnos hacia las camas de pastos marinos, similares a los realizados por los peces arrecifales a ecosistemas vecinos en búsqueda de alimento (Valdez, 1981; Parrish, 1989). Este patrón de actividad conductual, considerado por Odum (1971) como "la respuesta que el organismo emprende para adaptarse a las circunstancias ambientales con objeto de asegurar su sobrevivencia", va a depender de los requerimientos y preferencias alimenticias de cada especie y la disponibilidad de sus presas, asegurando al mismo tiempo la protección necesaria para no ser apresados. En el presente estudio, se observó una comunidad íctica más diversa y abundante entre las raíces del manglar en el día que durante la noche. Sin embargo, algunas especies fueron más abundantes durante la noche que en el día, lo que conduce a apoyar la anterior hipótesis y concluir que los movimientos de forrajeo

puæden ser los responsables de la baja abundancia nocturna que se observa en la zona de la boca. Similarmente, en los manglares de Puerto Rico se reporta una mayor actividad diurna de peces herbívoros y omnívoros como los scaridos y acanturidos, los cuales son reemplazados en la noche por consumidores secundarios que se alimentan principalmente de crustáceos (Rooker y Dennis, 1991)

Análisis de ordenación

A través de los análisis de componentes principales y ordenación se observa que el régimen de salinidad y nutrientes influye en los patrones de distribución estacional de muchas de las especies, donde los niveles de ambos factores están determinados por el patrón de lluvias. En este ecosistema en particular, donde el suministro de nutrientes es a través de los afloramientos subterráneos, se caracteriza durante la época de lluvias por un decremento de la salinidad y consecuentemente elevadas concentraciones de silicatos y nitratos suministrados a través del manto freático. Esto se corrobora con la correlación negativa entre ambos factores (-0.93). Respecto a las correlaciones positivas que existen entre la abundancia y biomasa con el contenido de materia orgánica, se considera que son originadas por el enriquecimiento del ecosistema a través de la descomposición de la hojarasca. La producción del detritus por esta vía, favorece el incremento de fauna béntica, la cual a su vez es utilizada dentro de la trama trófica a través de las diversas interacciones multispecíficas que finalmente favorecen la presencia de altas densidades de peces. Correlaciones similares han sido reportadas para especies bentopelágicas y bénticas, cuyos contenidos estomacales revelan la presencia de detritus en sus dietas (Pinto, 1987), o una fuente alimenticia constituida principalmente de organismos detritívoros (Sánchez-Gil *et al.*, 1994).

Los análisis de similitud y ordenamiento separan a las especies dominantes en dos grandes bloques: 1) las de la zona de la Boca caracterizadas como marinas y 2) las del interior del sistema como dulceacuícolas. A su vez estos dos grandes grupos se subdividen de acuerdo a su tolerancia a la salinidad para dar lugar a cuatro patrones en el ciclo de vida de las especies que utilizan el manglar en Celestún: 1) especies marinas que desovan en o cerca de la boca y cuya penetración al sistema es facilitada por las corrientes prevalecientes durante la época de nortes. Tres especies que siguen este patrón son *Gymnura micrura*, *Micropogonias furnieri*, *Syngnathus pelagicus*; 2) especies marinas estuarinas con una mayor tolerancia a la salinidad y consecuentemente una distribución espacial y temporal más amplia

como *Anchoa mitchilli*, *Anchoa hepsetus* y *Eucinostomus argenteus*; 3) especies marinas que desovan todo el año cerca de la boca y cuyos juveniles utilizan los manglares exclusivamente de la zona de la boca. Tal es el caso de *Lutjanus griseus*, que se presenta en julio, octubre, septiembre y febrero; 4) especies dulceacuícolas que desovan en aguas de baja salinidad y con un patrón de distribución limitado espacial y estacionalmente por la salinidad (*Jordanella floridae*, *Cichlasoma urophthalmus*).

Parece claro, que este patrón se ha desarrollado en el ciclo de vida de las especies asegurando una mayor biomasa y el uso óptimo del hábitat de manglar a través de diversos procesos migratorios y de distribución influidos por el patrón de corrientes, mareas, salinidad y productividad. Esto se corrobora por los factores de correlación entre los factores hidrobiológicos y la abundancia, los cuales no fueron consistentes para cada especie. Algunas de estas correlaciones pueden ser consideradas como relaciones primarias basadas sobre causa y efecto, mientras que otras pueden ser relaciones accidentales o secundarias (Pinto, 1987). Asimismo, estas observaciones indican que no sólo los factores físico-químicos determinan la ocurrencia y abundancia de las especies, sino también los biológicos, tales como aquellos que disminuyen la predación (% turbidez) o los que conducen a la abundancia del alimento (mat. orgánica), los cuales influyen en la preferencia de estos hábitats por los juveniles y en la diferente respuesta diurna/nocturna de cada una de las especies dentro del sistema.

Valor ecológico del manglar

La función de los manglares como áreas de crianza ha sido bien documentada para diversas regiones (Thayer *et al.*, 1987; Robertson y Duke, 1987, 1990; Pinto, 1987; Blaber y Milton, 1990; Robertson y Duke, 1990; Tzeng y Wang, 1992; Sedberry y Carter, 1993; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1993; Gilmore, 1995), donde se ha establecido que dichos ecosistemas, proveen alimento suficiente, protección, ausencia de turbulencia y reducción de predación. Los resultados obtenidos apoyan esta hipótesis dado que los manglares de Celestún albergan entre sus raíces una gran proporción de peces juveniles costeros, así como especies de talla pequeña. La presencia de las raíces de manglar y el incremento de turbidez, les ofrecen protección al disminuir la posibilidad de ser detectados visualmente por sus predadores. Adicionalmente, la presencia de materia orgánica como resultado de la dinámica del detritus asegura un suministro alimenticio continuo para las especies en sus diferentes niveles tróficos. Se

puede considerar esta separación espacial entre juveniles y adultos como una respuesta adaptativa que ayuda a reducir la competencia intraespecífica y resulta en una tasa más alta de sobrevivencia y de crecimiento, al contrario de lo que se presenta en otros ecosistemas como es el arrecifal, donde la predación es particularmente intensa especialmente sobre peces juveniles (Norris, 1985). Una rápida tasa de crecimiento normalmente reduce la presión predatoria a la que están sujetos los reclutas y por supuesto, decrece el tiempo requerido para madurar sexualmente y reproducirse, lo que a su vez amortigua las perturbaciones predatorias al proporcionar de nuevos reclutas las áreas de forrajeo (Carr y Reed, 1993).

El valor del manglar representa una fuente de bienes económicos al ser un hábitat crítico de los recursos pesqueros que dependen tróficamente de él. En la ría de Celestún, la presencia de afloramientos y la diversidad de hábitats a través del desarrollo de la vegetación sumergida y emergente, le confieren una gran riqueza faunística en términos de biodiversidad. Esto se refleja en la presencia de especies sujetas a protección especial como es el caso de *Floridichthys carpio*, *Poecilia velifera* y *Cichlasoma urophthalmus* (Diario de la Federación, 1993; Espinosa *et al.*, 1993). Cabe mencionar, que el conocimiento de esta biodiversidad interpretada por los números relativos de especies dentro de una comunidad biótica es el primer paso para una comprensión funcional de las relaciones especies-ambiente que nos permitirán responder el "cómo" y el "por qué" una cierta especie se encuentra en un hábitat particular o dentro de un ecosistema.

CAPÍTULO II

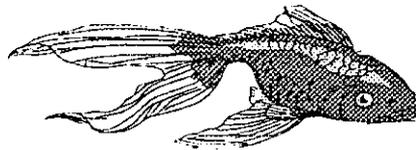
INTERACCIONES TRÓFICAS DE LA COMUNIDAD DE PECES ASOCIADA AL ECOSISTEMA DE MANGLAR

A través del desarrollo del presente capítulo se dará respuesta a las siguientes preguntas que ayudarán a comprender la función de la comunidad nectónica dentro del ecosistema de manglar.

¿Cómo está constituida la trama trófica de las especies dominantes ?

¿Como es la repartición de los recursos alimenticios entre las especies que utilizan temporal y permanentemente el ecosistema de manglar ?

¿Que importancia representa el detritus dentro de la trama trófica de la comunidad íctica?



Introducción

Un aspecto de gran importancia para el conocimiento funcional de los ecosistemas acuáticos, es el estudio de la trama trófica y las diversas interacciones predador/presa entre los grupos funcionales que la constiuyen. Por una parte indican las relaciones entre productor y consumidor, lo que es especialmente valioso cuando hay diferentes grupos de importancia económica en el ambiente y finalmente indican las relaciones ecológicas entre los organismos, lo que sirve para una mejor interpretación de la dinámica general del ecosistema estudiado. Adicionalmente, el estudio de los hábitos alimentarios es necesario para comprender la biología y ecología de los organismos ya que el alimento constituye uno de los factores más importantes que regulan o afectan la sobrevivencia, abundancia, crecimiento y migración, entre otros. Un análisis ecológico de la alimentación debe de responder tres preguntas básicas: de qué organismos se alimenta una especie, cuánto y cuándo consume? (Wootton, 1990; Gerking, 1994).

En la última década, las tramas alimenticias han sido comparadas desde un aspecto teórico con énfasis sobre su estructura y los factores que la constituyen (Schoener, 1989). La teoría de la trama trófica, indica que sus interacciones complejas no son al azar, sino grandemente estructuradas y limitadas por procesos biológicos, fundamentalmente fuerzas dinámicas y energéticas en conjunto con las características morfológicas de los animales (Pimm, 1982, Yodzis, 1989).

Dentro de la trama trófica, los peces como consumidores secundarios son importantes en la transferencia y flujo de nutrientes y energía. Ellos almacenan la energía, controlan su magnitud a través de la cadena del pastoreo de los recursos alimenticios y la transfieren a través de la migración hacia ecosistemas adyacentes.

Particularmente en los ecosistemas de manglar, se llevan a cabo importantes interacciones predador/presa al coincidir en el mismo hábitat una alta ocurrencia de peces juveniles que encuentran entre las raíces condiciones óptimas de protección y alimentación (Bell *et al.*, 1984) y de adultos fundamentalmente piscívoros, que se alimentan de estos juveniles (Blaber, 1986). Estas interacciones tróficas ilustran la función del ecosistema de manglar dentro de la ecología de los peces y permite la elaboración de modelos que indican la contribución cualitativa y cuantitativa de cada componente dentro del flujo energético total de la comunidad.

A su vez, la variedad de los recursos alimentarios que se encuentran como presas, documenta los cambios en diversidad trófica y preferencias alimenticias en respuesta a los cambios diurnos y estacionales de la disponibilidad del alimento y de los requerimientos fisiológicos con el crecimiento, lo que se conoce como adaptabilidad trófica. Generalmente, la diversidad trófica de una sola especie que habita en los manglares comprende más de 20 diferentes presas, que abarcan más de un nivel trófico (Odum y Heald, 1972). En general, las relaciones tróficas entre los peces asociados al manglar se caracterizan por: 1) una flexibilidad trófica espacial y temporal, 2) la división o repartición de los recursos alimenticios más abundantes entre grupos de especies; 3) el consumo por cada especie de recursos alimenticios pertenecientes a diferentes niveles de la trama alimenticia; 4) el cambio de la dieta con el crecimiento, la diversidad alimenticia y la localidad dentro del estuario; 5) El consumo de presas pelágicas y bénticas por una especie dada (Twilley *et al.*, 1995).

La información existente en la literatura sobre los hábitos alimentarios de las especies asociadas al hábitat de manglar es muy escasa. Los primeros trabajos fueron realizados por Odum (1970) y Odum y Heald (1975) quienes examinaron las tramas alimentarias para una comunidad de manglar (*Rhizophora mangle*) en el Sur de Florida, U.S.A. Su estudio es una de las descripciones más detalladas acerca de las relaciones tróficas en los manglares, donde concluyen que el detritus originado por la descomposición de las hojas de manglar es uno de los elementos más importantes en la trama alimenticia de los sistemas costeros.

En otro estudio, De Silva (1975) compara la estructura de las tramas alimenticias en las comunidades de manglar en Vietnam defoliadas a consecuencia de la guerra (1960-1970) con aquellas que no habían sido alteradas. Sus resultados sugieren, por lo menos para los peces, que el principal efecto de la defoliación, es la simplificación de sus tramas. Posteriormente, Redfield (1979) menciona que para una comprensión de la trofodinámica del ecosistema de manglar, se requiere:

1) El conocimiento de la composición de las especies, incluyendo su variación en la abundancia espacial, temporal y de productividad sobre una macro y micro escala, así como información a corto término de la utilización del sistema a través de las diferentes etapas del ciclo de vida de las especies. Esta información, en conjunto con el conocimiento de los diversos componentes de la infauna y pelágicos que constituyen la comunidad de manglar, conducen a una evaluación de la dependencia directa e indirecta de cada especie sobre el ecosistema.

2) El conocimiento de la alimentación y de la función trófica de cada especie dentro de la comunidad, lo que implica el examen de los contenidos estomacales, observaciones de la alimentación *in situ*, y un estudio de la utilización por diferentes etapas del ciclo de vida de las especies.

3) Estudios a nivel descriptivo-experimental de los componentes funcionales, no solamente de sus tramas alimenticias y sus principales uniones implicadas, sino también la adaptabilidad de las especies que considera relaciones competitivas, tolerancias y flexibilidades fisiológicas, productividad y transferencias de energía y nutrientes entre compartimentos.

La mayoría de los estudios sobre ecología trófica han sido realizados en las especies de peces dominantes que habitan los sistemas costeros (Aguirre, 1984; Sumpston y Greenwood, 1990) y en ambientes arrecifales resaltando su valor como área de crianza y alimentación (Harmelin-Vivien y Bouchon-Navaro, 1983) o bien sobre la ecología trófica de alguna especie en particular (Chavance *et al.*, 1986; Brewer y Warburton, 1992; Grover, 1993; Pérez-España y Abitia-Cárdenas, 1996), cuya importancia económica justifica el conocimiento de su biología y ecología trófica (Wöhler y Sánchez, 1994).

Particularmente, en la plataforma del Golfo de México se han realizado algunos estudios sobre la biología y ecología trófica de algunas de las especies que habitan como juveniles en la Laguna de Celestún y como adultos forman parte de la pesquería artesanal de chinchorro playero realizado en sus costas (Vega, 1990b, 1993; Vega-Cendejas *et al.*, 1994; Chumba, 1995; Perdomo, 1996). A través de ellos, se ha determinado que la progresión ontogenética alimentaria y una alimentación diversa dificultan la ubicación de una especie determinada en un nivel trófico particular; mientras que para la pesquería se han identificado de acuerdo a las preferencias y similitud trófica de las especies que la constituyen, cinco gremios tróficos: consumidores de microcrustáceos, de poliquetos, piscívoros, omnívoros y herbívoros.

Es inevitable la necesidad de estudios multiespecíficos para comprender e interpretar correctamente las interacciones dentro de los sistemas ecológicos. A nivel mundial se toman diariamente decisiones de gran impacto para la viabilidad en un futuro, no sólo de los manglares, pero también de las pesquerías costeras asociadas directamente e indirectamente a este ecosistema (Redfield, 1979). La comprensión global de las tramas tróficas de este ecosistema, contribuye a su manejo óptimo y

consecuentemente de la fauna asociada que lo utiliza, la mayoría de gran valor comercial. Sin embargo, la poca información existente al respecto, principalmente sobre los ecosistemas de nuestro país, motiva la presente investigación que contribuirá no sólo al conocimiento de su valor funcional a través de la dinámica trófica, sino también al entendimiento de la estructura y función del ecosistema en su conjunto. Cabe mencionar, que el conocimiento de la estructura comunitaria, ecología y dinámica a través del estudio de las tramas tróficas provee una mejor comprensión y ofrece soluciones a problemas tales como la predicción biológica a concentraciones de contaminantes, mejores estrategias para el manejo integrado de pesticidas, en el tratamiento de aguas residuales y en la conservación del hábitat para la fauna silvestre (Cohen *et al.*, 1993).

Objetivo

En el presente capítulo se describe la dieta y ecología trófica de las especies representativas de la comunidad de peces. A través del análisis de sus interacciones tróficas, del traslape interespecífico de la dieta y su amplitud trófica se pretende cubrir el siguiente objetivo:

Evaluar la función del ecosistema de manglar a través de los requerimientos alimenticios de cada una de las especies y establecer las interacciones tróficas multiespecíficas considerando las preferencias alimenticias y la variación trófica ontogenética de cada una de ellas.

Metodología

Análisis de contenidos estomacales

Para el análisis de las dietas, los contenidos estomacales previamente removidos del tubo digestivo se examinaron dependiendo del tamaño de las presas en un microscopio óptico u estereoscópico. Los estómagos vacíos no se incluyeron en los análisis. Los diversos componentes de la dieta se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible en función del grado de digestión en que se encontraban

los organismos (Yáñez-Arancibia, 1976). El detritus se consideró como el material alimenticio que debido a su consistencia, grado de digestión y la presencia de arena sugiere que es materia orgánica en descomposición.

Las diferentes presas se evaluaron cuantitativamente mediante el método gravimétrico, el cual consiste en determinar el peso húmedo de cada una de las presas (Hyslop, 1980). Para tal efecto, los artículos alimenticios se separaron por categoría o grupo trófico, posteriormente se colocaron en papel filtro para remover el exceso de humedad y finalmente se pesaron. El resultado obtenido se expresó como porcentaje en relación al peso total del alimento del estómago donde la presa estuvo presente. Esta metodología se aplicó en los ejemplares cuyos elementos alimentarios es posible registrarlos cuantitativamente en una balanza analítica, mientras que para aquellos cuyas presas son demasiado pequeñas (fitoplancton y zooplancton), se utilizó el porcentaje por área. En este método, la proporción de cada componente se obtuvo a partir del área que ocupaba sobre una superficie dividida en milímetros. En ambos casos, las categorías alimenticias se establecieron a partir de presas filéticas afines.

Como complemento para precisar si una presa dada es accidental o es el alimento preferencial en la dieta del predador, se utilizó el método de frecuencia de ocurrencia (%FO) (Bowen, 1983). A partir de éste, se determinó la proporción de ejemplares que consumen un determinado artículo alimenticio y se expresó como porcentaje, donde n es el número de estómagos con una cierta presa y NE el número total de estómagos analizados.

$$F = (n / NE) \cdot 100$$

A partir del análisis de contenido estomacal se elaboró el espectro trófico general para cada especie y se evaluó la importancia relativa de las categorías tróficas. Para establecer cuáles son las que tienen mayor importancia en la dieta, así como aquellas que son consumidas de manera accidental, se utilizó el Índice alimentario (IA) modificado por Lauzanne (1975)

$$IA: \%FO \times \%P (\%A) / 100$$

Este índice al relacionar las preferencias alimenticias (%F) y la importancia relativa de la presa en peso (%P) o área (%A), reúne los artículos alimentarios en una función que permite distinguir al alimento preferencial de aquel cuyo consumo es de baja frecuencia (Rosechi y Nouaze, 1987). Los valores del IA variaron de 0 a 100 % y se categorizaron en función de su importancia relativa como: i) alimento preferencial (IA>50), ii) secundario (25<IA<50), iii) frecuente (10<IA<25) y accidental (IA <10).

Para estimar las preferencias alimenticias con el crecimiento (variación trófica ontogénica), se establecieron clases de longitud de 1.0 cm en función del intervalo de tallas obtenido para cada especie. Los pesos de las presas, se relacionaron para esos intervalos y los datos de los contenidos estomacales se promediaron sobre todos los individuos pertenecientes a cada clase.

Análisis de los datos

El grado de interacción entre dos especies se analizó a través de la sobreposición de los recursos comunes utilizados por ambas, lo que permite evaluar cuantitativamente el grado de utilización de los mismos recursos alimentarios que individuos de una especie o de dos o más especies comparten al coexistir en un mismo hábitat. Adicionalmente a través de la similitud trófica interespecífica se agruparon las especies en gremios de acuerdo a sus preferencias tróficas. Para tal efecto, se realizó un análisis de conglomerados por medio del Índice Morisita (1959) modificado por Horn (1966), utilizando como algoritmo de agrupamiento el método de unión media no ponderada (Sokal y Rohlf, 1981).

$$Im = \frac{2 \sum_{i=1}^n X_i \cdot Y_i}{\sum_{i=1}^n X_i^2 + \sum_{i=1}^n Y_i^2}$$

donde Im es el Índice de transape entre dos especies predatoras, n el número total de categorías alimenticias, X_i y Y_i , son las proporciones de la dieta total de las especies X y Y tomadas de la categoría alimenticia i con respecto al total de los recursos utilizados por ambas especies ($i = 1, 2, 3, \dots, n$). El dato utilizado para una especie de pez en particular fue el peso porcentual para todos los artículos alimenticios representados por 0.1% o más del peso total. El índice varía de 0 cuando

no hay elementos de la dieta en común a 1.0 cuando todos los artículos alimentarios son comunes y ocurren en las mismas proporciones para ambas especies de predadores. Los agrupamientos se asociaron arbitrariamente a un coeficiente trófico de similitud mayor del 50%.

Similarmente, los cambios en la composición del alimento con el incremento de talla del predador se expresaron gráficamente a partir de un análisis de conglomerados con base en la similitud de Morisita (1959), agrupándose las entidades por unión simple. Se utilizó este índice porque es independiente del tamaño de la muestra o de la diversidad de los artículos dentro de ella (Wolda, 1981).

Adicionalmente, se determinó la amplitud de la dieta de cada especie (amplitud de nicho). Esta medida precisa cuantitativamente si los organismos son generalistas cuando presentan una alimentación variada o si son especialistas al consumir preferentemente una presa (Krebs, 1989). Para tal efecto se utilizó la medida de Levins (1968), la cual propone que la amplitud puede ser estimada a partir de la uniformidad en la distribución de los individuos entre los diversos recursos alimenticios. Esta medida se estandarizó para las fracciones de máxima amplitud posible por el método de Hespenehede (1975) utilizando una escala de 0 a 1 donde:

$$B = \frac{1}{\sum_{j=1}^n P_j^2} \qquad B_s = \frac{B - 1}{n - 1}$$

B es la medida de Levins sobre la amplitud de la dieta; B_s la medida de Levins estandarizada; P_j equivale a la proporción con la cual cada categoría de presa contribuye a la dieta y n es el número total de recursos alimenticios. B_s es máxima cuando la especie consume los diferentes recursos alimenticios en la misma proporción, lo que significa que la especie no discrimina entre los recursos alimenticios y por lo tanto su nicho trófico es el más amplio posible. Por el contrario, B_s alcanza su mínimo valor cuando los individuos se alimentan preferentemente de un único tipo alimenticio (mínima amplitud de la dieta, máxima especialización).

Resultados

Del total de las especies registradas, se analizaron un total de 32 con un número variable de ejemplares cada una en función de la abundancia específica (Tabla II-I). No se consideraron las especies con una abundancia menor del 2%, ni los ejemplares que al ser analizados presentaron los contenidos estomacales totalmente digeridos o vacíos. Las especies con el mayor número de ejemplares analizados correspondieron a *Anchoa mitchilli* (739), *A. hepsetus* (571) y *Eucinostomus argenteus* (1008). Se consideró importante incluir los resultados de las especies poco representativas como *Etrumeus teres*, *Strongylura marina*, *S. notata*, *Syngnathus scovelli*, *Syngnathus pelagicus*, *Diapterus olisthostomus*, *Archosargus rhomboidalis* y *Gobiosoma robustum*, donde no obstante el bajo número de ejemplares analizados (3-9), su frecuencia relativa y la distribución por tallas de estas especies representan la estructura de la comunidad y consecuentemente la descripción de sus hábitos alimenticios contribuyen al conocimiento de su trama trófica.

Artículos alimenticios

Los taxa identificados en los estómagos de cada una de las especies se agruparon en 13 categorías alimenticias, para un mejor manejo de las asociaciones e interacciones tróficas multiespecíficas. Como microcrustáceos bénticos se consideraron a los copépodos harpacticoideos, anfípodos, tanaidaceos, mysidaceos e isópodos; mientras que en los macrocrustáceos están comprendidos los decápodos y braquiuros. Dentro del fitoplancton se identificaron varios taxa de clorofíceas y bacillariofíceas (aproximadamente 14 géneros) y en el zooplancton se consideran a los copépodos calanoideos, huevos y larvas de peces, zoeas). Como macrófitas, se incluyeron a los pastos marinos, restos de manglar y algas. Dentro de la categoría de "otros", se incluyeron aquellos taxa con una baja representatividad como los sipuncúlidos, priapúlidos y equinodermos.

De estos recursos presa, los microcrustáceos bentónicos fueron el artículo alimentario más importante, contribuyendo con el 51% de la biomasa consumida por los peces y se encontraron en el 85% de los contenidos estomacales analizados. Dentro de los microcrustáceos, los anfípodos, copépodos harpacticoideos, mysidaceos y tanaidaceos, constituyeron los principales recursos alimenticios (Tablas II-IV y II-VI). El otro componente importante dentro del espectro trófico, lo comprenden las presas planctónicas (fitoplancton y zooplancton), las cuales estuvieron presentes

en el 51% de los predadores y comprendieron conjuntamente el 30%. A su vez, las macrófitas se encontraron en 6% de los estómagos analizados con una contribución del 4%. Por otra parte, poliquetos, moluscos y el componente piscívoro estuvieron presentes en 5% de los ejemplares analizados y presentaron una frecuencia relativa mayor del 2% (Tabla II-II).

Tabla II-I. Listado taxonómico de las especies utilizadas en el análisis trófico de la comunidad de peces asociada al manglar en las zonas de la Boca e Interna de la ría de Celestún. Se especifica la clave de identificación (CL), el número de ejemplares con contenidos identificables (N) y el intervalo de longitud en cm para cada una de las especies (LE).

Familia	Especie	CL	Boca		Interna	
			N	LE	N	LE
Clupeidae	<i>Harengula jaquana</i>	Hj	26	2.1-15.0	17	1.1-3.0
	<i>Opisthonema oglinum</i>	Oo	26	1.6-3.5	-	-
	<i>Sardinella anchovia</i>	Sa	78	0.1-6.0	17	0.1-3.0
	<i>Etrumeus teres</i>	Et	-	-	5	1.6-2.0
Engraulidae	<i>Anchoa mitchilli</i>	Am	594	1.6-6.0	145	1.6-5.0
	<i>Anchoa hepsetus</i>	Ah	392	1.1-9.0	179	1.1-4.0
Synodontidae	<i>Synodus foetens</i>	Sf	17	3.1-12.0	-	-
Batrachoididae	<i>Opsanus beta</i>	Ob	6	2.5-12.5	-	-
Muulidae	<i>Muul curema</i>	Mcu	39	1.1-3.5	11	1.1-2.0
Atherinidae	<i>Menidia colei</i>	Mco	26	1.6-2.4	102	1.0-2.7
Belontiidae	<i>Strongylura marina</i>	Sm	5	3.5-12.4	-	-
	<i>Strongylura notata</i>	Sn	7	1.0-31.0	2	33.5-38.5
	<i>Strongylura timucu</i>	St	65	1.0-35.9	-	-
	<i>Fundulus persimilis</i>	Fp	29	0.7-1.8	-	-
Cyprinodontidae	<i>Floridichthys carpio</i>	Fc	21	1.1-5.0	149	0.1-4.5
	<i>Lucania parva</i>	Lp	25	0.6-3.0	71	1.1-3.5
	<i>Garmanella pulchra</i>	Gp	21	1.1-2.5	7	0.6-2.5
Lutjanidae	<i>Lutjanus griseus</i>	Lq	21	0.1-20.0	-	-
	<i>Rhomboplites aurorubens</i>	Ra	9	1.2-1.7	-	-
Gerreidae	<i>Eucinostomus argenteus</i>	Ea	618	0.1-10.0	390	0.1-9.0
	<i>Eucinostomus gula</i>	Eq	64	1.1-8.0	15	1.1-7.0
	<i>Eucinostomus melanopterus</i>	Em	57	1.1-4.5	-	-
	<i>Diapterus rhombeus</i>	Dr	35	1.6-4.0	-	-
	<i>Diapterus olisthostomus</i>	Do	5	5.0-7.9	-	-
Sparidae	<i>Laqodon rhomboides</i>	Lr	7	4.0-8.0	-	-
Sciaenidae	<i>Bairdiella chrysoura</i>	Bc	73	1.1-15.0	-	-
	<i>Micropogonias furnieri</i>	Mf	12	2.1-7.0	52	1.1-6.0
	<i>Micropogonias undulatus</i>	Mu	8	1.6-22.0	-	-
	<i>Bairdiella ronchus</i>	Br	88	0.1-14.0	-	-
Cichlidae	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Cu	-	-	63	0.1-16.0
Soleidae	<i>Achirus lineatus</i>	Al	46	0.6-3.0	25	2.1-3.0
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides testudineus</i>	Ste	38	1.1-19.0	7	10.1-19.0

Tabla II-II. Frecuencia de ocurrencia (FO) y relativa (FR) de las categorías tróficas a grandes grupos en la dieta de los peces. Se especifica el número de ejemplares que consumen una determinada presa (NE) de un total de 3705 analizados. Otros: agrupa a sipuncúlidos, priapúlidos, equinodermos.

Categorías tróficas	NE	FO	% F. R.
Microcrustáceos	3155.0	85.2	50.6
Fitoplancton	1227.0	33.1	19.7
Zooplancton	653.0	17.6	10.5
Macrófitas	236.0	6.4	3.8
Poliquetos	190.0	5.1	3.0
Peces	175.0	4.7	2.8
Moluscos	166.0	4.5	2.7
Insectos	150.0	4.0	2.4
Macrocrustáceos	111.0	3.0	1.8
Protozoarios	91.0	2.5	1.50
Nemátodos	27.0	0.7	0.40
Detritus	24.0	0.6	0.4
Otros	24.0	0.6	0.4

Gremios tróficos

El agrupamiento de las especies de acuerdo a su similitud trófica en base al índice de Morisita, permite observar la plasticidad trófica que la mayoría de las especies asociadas al manglar presentan al utilizar las vías bentónica (microcrustáceos) y pelágica (zooplancton y fitoplancton). De acuerdo a sus preferencias alimenticias, las especies ícticas representativas de ambas zonas, se agruparon en cinco categorías o gremios tróficos (Fig II-1):

1) *Fitoplantófagos*. Dentro de este gremio, *Harengula jaguana*, *Etrumeus teres*, *Mugil curema* y *Eucinostomus melanopterus* consumen cantidades significativas de diatomeas y algas clorofíceas.

2) *Zooplanctófagos*. Esta categoría está representada por una especie, *Fundulus persimilis* con una longitud estándar menor de 2 cm y cuya alimentación está constituida fundamentalmente de zooplancton (80%).

3) *Omnívoros*. Se incluyen a *Opisthonema oglinum* y *Diapterus olisthostomus*. Ambas especies no presentan una preferencia por una determinada presa, consumen indistintamente fitoplancton, zooplancton, microcrustáceos y poliquetos.

4) *Piscívoros*. Dentro de este gremio se agrupan cinco especies que se caracterizan por el consumo de peces y cuyas presas principales son de las familias engraulidae y gerreidae.

5) *Consumidores de microcrustáceos.* Comprende al mayor número de especies (20) caracterizadas por el consumo preferencial de microcrustáceos bénticos desde 21% del peso total del contenido estomacal (*Sphoeroides testudineus*) hasta el 97% (*Micropogonias furnieri*) (Tabla II-VI).

Tabla II-III. Relación porcentual predador /presa para cada una de las especies de peces representativas de la zona de manglar de la ría de Celestún. *: Agrupa a los Protozoarios, Nemátodos, Sipuncúlidos, Priapúlidos y Ascidas, **: Incluye a las zoeas, copépodos calanoides, cladoceros, larvas de braquiuros y huevos de peces. Las claves para las especies corresponden a las de la tabla II-I.

E s p e c i e																
Artículos presa	Hj	Oo	Sa	Et	Ah	Am	Sf	Ob	Sm	Sn	St	Fc	Fp	Lp	Gp	Mco
Fitoplancton	46.6	20.2	27.8	100.0	16.8	17.5	1.0	20.0	0.0	0.0	0.2	28.4	0.0	19.4	23.7	11.5
Macrófitas	8.9	33.1	6.6	0.0	1.7	3.0	16.6	0.0	0.0	0.4	16.1	0.6	0.0	3.5	0.0	3.9
Detritus	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Zooplancton **	3.4	22.0	10.0	0.0	18.9	26.9	8.5	0.0	0.0	0.0	0.0	28.2	79.6	6.5	5.0	22.4
Insectos	0.0	0.0	0.4	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	4.4	15.5	10.8	0.0	0.0	1.7	5.0	0.7
Microcrustáceos	35.3	24.7	55.2	0.0	52.2	52.8	13.8	67.5	14.2	28.1	16.8	35.6	12.4	64.3	66.3	54.5
Macrocrustáceos	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.4	4.0	0.0	0.0	0.0	7.0	3.7	0.0	2.2	0.0	0.7
Moluscos	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.2	0.0	0.0	0.0	0.0
Poliquetos	2.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.7	0.0	0.0	1.7	0.0	0.0
Peces	4.8	0.0	0.0	0.0	7.0	0.2	56.0	12.5	81.4	55.0	39.5	0.2	8.0	0.0	0.0	0.0
Otros*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.7	0.0	6.3
Totales	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

E s p e c i e																
Artículos presa	Lg	Ra	Ea	Eg	Em	Dr	Do	Lr	Bc	Mf	Mu	Br	Cu	Mcu	Al	Ste
Fitoplancton	0.0	0.0	0.8	0.0	27.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	77.9	4.2	0.0
Macrófitas	4.9	0.0	0.9	4.4	1.5	2.6	66.1	14.0	2.8	0.2	0.0	4.4	6.3	6.0	1.2	4.2
Detritus	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.8	16.7	0.0	0.0	7.9
Zooplancton **	0.0	40.2	8.7	0.0	21.6	34.9	0.0	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	6.3	3.6	1.0
Insectos	0.0	0.0	3.6	2.2	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0	2.1	0.0	0.0	0.6	0.0	1.3	0.3
Microcrustáceos	34.6	51.5	74.7	72.3	15.5	58.5	33.9	55.0	68.2	97.4	72.7	84.5	47.3	0.0	83.7	21.4
Macrocrustáceos	34.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.0	0.0	27.3	1.9	1.6	9.8	2.1	18.6
Moluscos	0.2	0.0	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	24.7	0.0	0.0	40.6
Poliquetos	1.3	8.3	9.4	18.1	33.9	0.0	0.0	10.0	3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8	1.2
Peces	25.0	0.0	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	20.0	15.1	0.0	0.0	8.1	2.8	0.0	0.0	4.6
Otros*	0.0	0.0	0.3	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.1	0.1
Totales	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

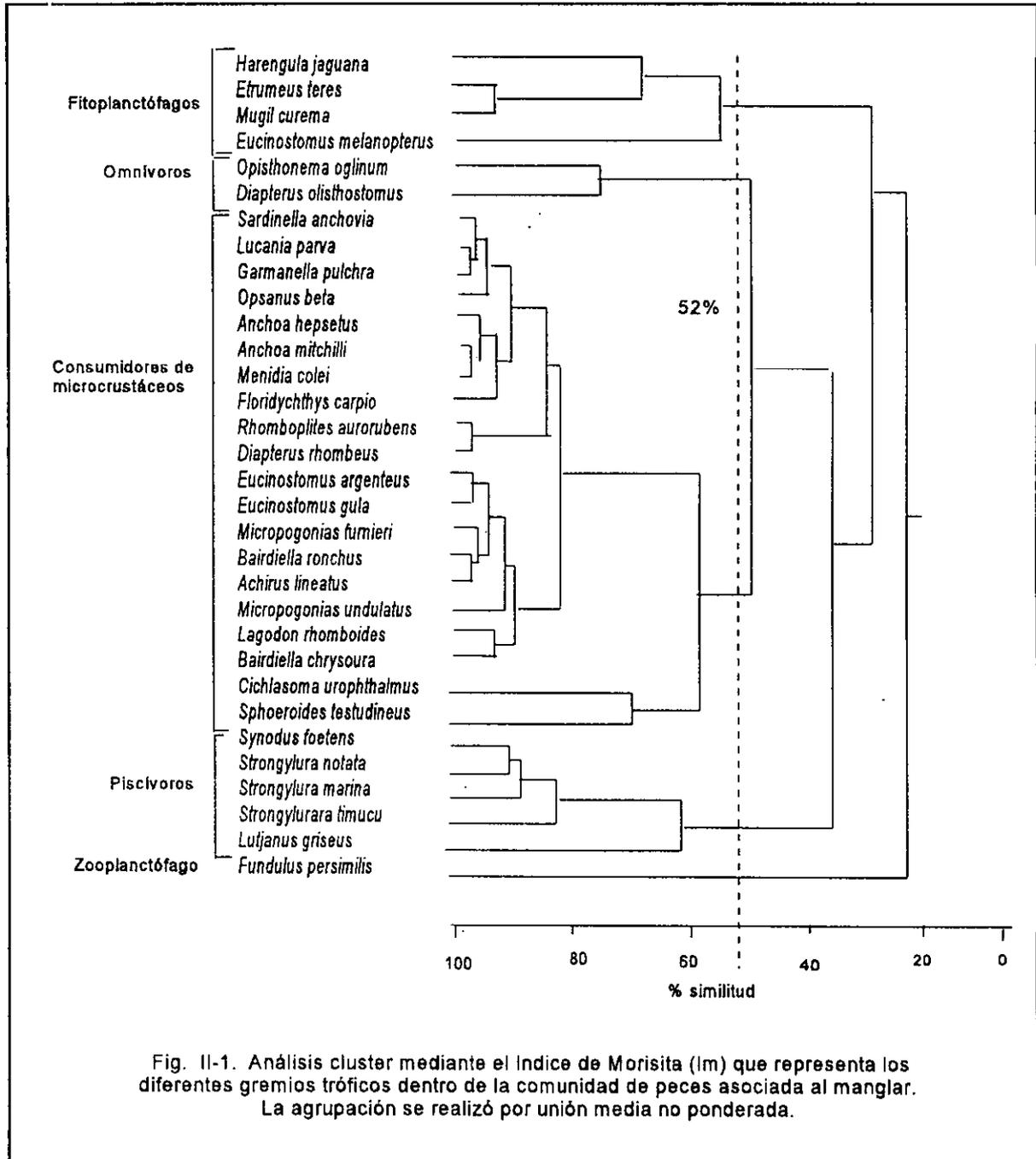
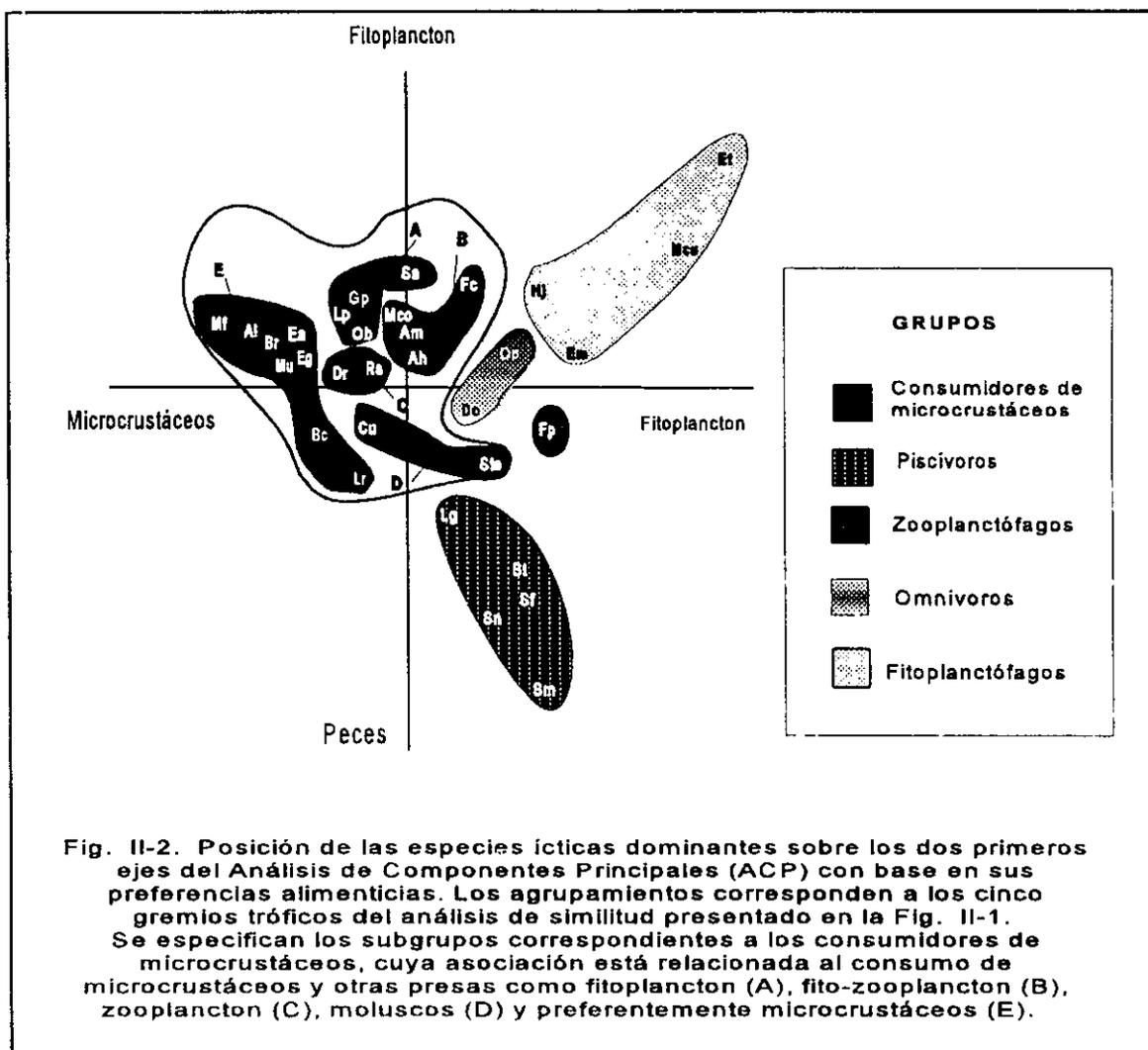


Fig. II-1. Análisis cluster mediante el Índice de Morisita (Im) que representa los diferentes gremios tróficos dentro de la comunidad de peces asociada al manglar. La agrupación se realizó por unión media no ponderada.

Con la misma matriz predador/ presa, el análisis de componentes principales (ACP) muestra la distribución de las preferencias alimenticias de cada una de las especies sobre dos ejes principales (C1 y C2) que explican el 64%, de la varianza total. Dentro de las especies consumidoras de microcrustáceos, se observan seis subgrupos, cuya posición en el análisis, corresponde al consumo relativo de los microcrustáceos y la incorporación de otros artículos presa en su dieta como el fitoplancton, zooplancton y moluscos (Fig. II-2).



Consumidores de microcrustáceos

Subgrupo A

Dos especies de ciprinodontidos *Garmanella pulchra* y *Lucania parva*, así como *Sardinella anchovia* y *Opsanus beta* consumen cantidades significativas de microcrustáceos (>50%) e incluyen al fitoplancton dentro de su alimentación (20-33%), el cual en base al índice alimentario (>10.0%) se considera un alimento frecuente. Ambas categorías tróficas constituyen más del 80% del peso del contenido estomacal (Tabla II-IV).

Para *S. anchovia*, el plancton comprende cerca del 40% y dentro de los microcrustáceos, los copépodos harpacticoideos fueron prácticamente su única presa. Dado que los peces analizados presentaron longitudes estándar menores de 6.0 cm (Tabla II-I), se considera que durante su etapa juvenil esta especie es principalmente plactófaga, filtrando los copépodos bentónicos por la baja profundidad del agua que prevalece entre las raíces del manglar.

En *G. pulchra* y *L. parva* el plancton y los microcrustáceos comprendieron respectivamente, más del 20 y 60% del total del contenido estomacal. Dentro de los microcrustáceos, los ostrácodos, anfípodos y tananidaceos fueron los de mayor preferencia y considerando el índice alimentario se categoriza a este grupo trófico como secundario.

El consumo de fitoplancton por *O. beta*, está comprendido casi en su totalidad por clorofíceas y respecto a los microcrustáceos por anfípodos e isópodos. Además de estos grupos, incluye en su dieta a peces de las familias gerreidae y poecilidae. No obstante, el índice alimentario obtenido para esta categoría trófica es bajo (4.2%), constituyen el 12.5% del peso del alimento (Tabla II-IV).

Subgrupo B

Los engraulidos *Anchoa hepsetus* y *A. mitchilli* y las especies *Menidia colei* y *Floridichthys carpio* se agruparon con un 95.5% de similitud por el consumo de microcrustáceos (36 a 55%), fitoplancton (12 a 28%) y zooplancton (19 a 28%). En la tabla II-IV, se observa que los organismos del plancton (zooplancton y fitoplancton) constituyen aproximadamente el 50% del contenido estomacal, mientras que el otro 50% está comprendido por microcrustáceos bénticos, donde los copépodos

harpacticoides son los más abundantes. Considerando el índice alimentario, los microcrustáceos son de naturaleza preferencial al comprender más del 50%, mientras que los moluscos, insectos y peces como fuentes accidentales (<1.0%).

Estudios cuantitativos sobre los hábitos alimenticios de ambas especies de engraulidos realizados por Darnell (1961), Odum (1971), Carr y Adams (1973) y Modde y Ross (1983) reportan que ejemplares juveniles de hasta 40 mm de longitud, se alimentan principalmente de organismos zooplanctónicos como copépodos, larvas veliger e ictioplancton. Con el crecimiento, estas especies reemplazan al zooplancton por pequeños crustáceos bénticos, principalmente anfípodos y copépodos harpacticoides. Recientemente, Perdomo (1996) analiza la interacción trófica entre ambas especies de engraulidos y las reporta como planctófagas, con una variación trófica ontogénica y estacional que les permite una distribución de los recursos alimenticios y consecuentemente evita la competencia interespecífica por el alimento. Durante su etapa juvenil se comportan como consumidores primarios y posteriormente en estado adulto como secundarios.

De las especies que constituyen este subgrupo, *F. carpio* es la que ingiere un mayor número de componentes alimentarios, incluyendo a los moluscos como un alimento frecuente (>10.0%) y dentro de los microcrustáceos a los anfípodos y tanaidáceos. Sobre esta especie, Odum y Heald (1975) la consideran omnívora por consumir pequeños organismos (microcrustáceos) y detritus. Cabe mencionar, que la información trófica que se tiene sobre esta especie es escasa, principalmente los registros cuantitativos. De tal manera, que los resultados tróficos presentados en este estudio, se consideran como un aporte para su conocimiento biológico y ecológico. Similarmente para *Menidia colei*, los estudios realizados se han efectuado sobre especies del mismo género como *M. beryllina*, donde se reporta que consume microcrustáceos, principalmente isópodos y anfípodos (Odum, 1971).

Subgrupo C

Diapterus rhombeus y *Rhomboplites aurorubens* se agrupan en esta categoría trófica (98.8%) al incluir en su dieta además de los microcrustáceos bénticos (52-59%) al zooplancton (35-40%). Ambas especies con una longitud estándar menor de 4.0 cm consumen principalmente anfípodos (50.0%), mientras que en relación al zooplancton, *D. rhombeus* se alimenta de copépodos (32.0%) y *R. aurorubens* de larvas zoeas (Tabla II-V).

Subgrupo D

Cichlasoma urophthalmus y *Sphoeroides testudineus* consumen principalmente microcrustáceos y moluscos (77.2%). Sin embargo, la abundancia y preferencia de ambas presas varía entre las dos especies que se refleja por su menor porcentaje de similitud trófica en comparación con los otros subgrupos (Fig. II-1). En *C. urophthalmus*, los microcrustáceos constituyen el alimento preferencial, siendo los anfípodos y tanaidáceos las presas más abundantes (44.0%), mientras que los moluscos y el detritus sólo comprenden el 25 y 17%, respectivamente. Por el contrario en *S. testudineus*, los moluscos son un alimento abundante y frecuente (40.0%), mientras que los microcrustáceos constituyeron el 21% y los braquiuros el 19% del peso total del alimento. El tipo de dientes en forma de placas que esta especie presenta, permite que las conchas de los moluscos y los caparazones quitinosos de los decápodos sean fácilmente triturados. Adicionalmente, consume otros grupos como los insectos, detritus y peces que se consideran accidentales por su bajo índice alimentario (<5.0%).

Estos resultados coinciden con la información existente en otras especies de esta familia, donde se reporta que juveniles de *S. spengleri* se alimentan principalmente de braquiuros (*Callinectes sapidus*) y bivalvos (Randall, 1967), mientras que *S. nephelus* con tallas menores a los 2.5 cm son principalmente detritívoros (Carr y Adams, 1973). *C. urophthalmus* se considera carnívoro primario de tipo omnívoro, donde la materia orgánica constituye el alimento más importante (Caso-Chávez *et al.*, 1986). Sin embargo, su estructura mandibular, la presencia de dientes faríngeos y la longitud del intestino sugiere una alimentación carnívora, consumiendo principalmente invertebrados (Martinez-Palacios y Ross, 1988).

Subgrupo E

Dentro de esta categoría trófica se agrupan las mojarras *Eucinostomus gula* y *E. argenteus*, los scianidos *Micropogonias furnieri*, *M. undulatus*, *Bairdiella chrysoura*, *B. ronchus* y las especies *Achirus lineatus* y *Lagodon rhomboides* por su consumo preferencial de microcrustáceos bénticos (>73%). Estos resultados coinciden con estudios de tipo cuantitativo realizados en juveniles de *E. gula* (Odum, 1971; Carr y Adams, 1973; Adams, 1976), que la reportan con una alimentación constituida principalmente de anfípodos y poliquetos con una transición gradual de una etapa planctófaga en ejemplares menores de 15 mm para decrecer su consumo con el crecimiento e incrementarse a su vez el de poliquetos.

Resultados similares se han encontrado sobre las preferencias alimenticias de *E. argenteus* en una zona de manglar de Celestún, donde los copépodos harpacticoideos y anfípodos del género *Corophium* son las presas principales (Castillo, 1996). La boca altamente protusible de ambas especies de gérridos y su ocurrencia en ambientes arenosos y lodosos, les permiten capturar invertebrados que viven usualmente abajo de la superficie.

Similarmente *Bairdiella chrysoura* y *Lagodon rhomboides*, se reportan como carnívoros de invertebrados bénticos donde los anfípodos gamáridos y decápodos son las presas dominantes. *B. chrysoura* a través de su crecimiento presenta varias etapas tróficas pasando de una planctófaga a otra carnívora donde consume miscidáceos, decápodos y pequeños peces gobidos, espáridos y ejemplares de la misma especie, lo que indica canibalismo (Odum, 1971; Carr y Adams, 1973; Adams, 1976). Estos resultados coinciden con los obtenidos en este estudio para *B. chrysoura* y *B. ronchus*, donde los microcrustáceos contribuyeron con el 68 y 85% del peso total del contenido estomacal, respectivamente (Tabla II-VI). Dentro de los microcrustáceos, los anfípodos y miscidáceos son las presas principales (>50%). Los otros componentes de importancia secundaria son los decápodos en *B. chrysoura* (9.0%) y el componente íctico en ambas especies (8.1 y 16%, respectivamente). Sin embargo, éste último, debido al alto grado de digestión en que se encontraban los peces, no lograron identificarse, exceptuando los de la familia gobidae.

En *L. rhomboides* los microcrustáceos y peces contribuyeron con el 76 % del peso del contenido estomacal; sin embargo, en lugar de decápodos consume materia vegetal y poliquetos. Estudios previos reportan a esta especie como exclusivamente carnívora (Darnell, 1961; Odum, 1971; Odum y Heald, 1975), en otros como omnívora, donde la materia vegetal comprende más del 30% del contenido estomacal (Hansen, 1969; Carr y Adams, 1973; Weinstein *et al.*, 1982) y con una amplia variación trófica espacio-temporal en función con la talla (Stoner, 1980).

En las otras especies de scianidos, se determinó a *Micropogonias furnieri* como exclusivamente carnívora de pequeños crustáceos bénticos al encontrarse anfípodos y tanaidáceos en el total de los ejemplares analizados con una abundancia del 97%, mientras que *Micropogonias undulatus* además de los microcrustáceos, incluyen a los peneidos como alimento secundario. Similarmente en *Achirus lineatus*, los microcrustáceos constituyeron su alimento preferencial, principalmente anfípodos y copépodos harpacticoideos al comprender más del 80% del peso total del alimento.

Tabla II-IV. Contribución porcentual de cada artículo alimentario en las especies que consumen microcrustáceos y fitoplancton (subgrupo A), microcrustáceos, fitoplancton y zooplancton (Subgrupo B). El índice alimentario se especifica entre paréntesis. N = Número de ejemplares analizados.

Artículo Alimentario	Subgrupo A				Subgrupo B			
	<i>S. anchovia</i>	<i>G. pulchra</i>	<i>L. parva</i>	<i>O. beta</i>	<i>A. hepsetus</i>	<i>A. mitchilli</i>	<i>M. colei</i>	<i>F. carpio</i>
N	95	28	96	6	571	739	128	170
F topiancton								
Bacillariophyceae no ident	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Amphora sp</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.1	0.2	0.0
<i>Bidulphia sp</i>	1.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.4	0.0	0.0
<i>Climacodium sp</i>	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Coscinodiscus sp</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.0	0.0	0.0
<i>Diploneis sp</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0
<i>Fragilaria sp</i>	0.0	0.1	0.0	0.0	0.01	0.2	0.0	0.0
<i>Grammatophora sp</i>	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Gyrosigma sp.</i>	0.0	2.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	3.7
<i>Mastogloia sp</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5
<i>Melosira sp</i>	0.2	0.0	0.0	0.0	8.2	9.1	0.0	0.0
<i>Navicula sp</i>	0.1	6.4	6.7	0.0	0.0	0.2	1.9	7.9
<i>Nitzschia sp</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1
<i>Pleurosigma sp</i>	0.0	13.0	0.0	0.0	0.1	0.4	2.4	0.3
<i>Rhabdonema sp.</i>	0.8	0.0	0.03	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Sthepanodiscus sp</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.0	0.0
<i>Stnatella sp.</i>	13.4	0.0	3.8	0.0	6.2	1.2	5.7	5.9
<i>Synedra sp.</i>	0.2	0.0	1.4	0.0	0.8	0.3	0.0	2.6
<i>Tabellaria sp.</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.02	0.0	0.0
<i>Thalassiotrix sp</i>	11.0	0.0	0.0	0.0	0.2	5.5	0.0	2.1
<i>Triceratium sp</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.1	0.0	0.0
Clorophyceae	1.1	0.0	7.4	19.4	0.0	0.0	0.9	5.3
Totales	27.8 (14.1)	23.7 (9.35)	19.4 (12.0)	20 (10.0)	16.8 (10.0)	17.5 (10.6)	11.5 (4.7)	28.4 (23.1)
Nacrófitas								
<i>Oscillatoria sp.</i>	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.7	0.0
Otras algas	3.5	0.0	3.5	0.0	0.3	1.8	3.2	0.6
Otros pastos	1.4	0.0	0.0	0.0	1.2	0.7	0.0	0.0
Mangle	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0
Totales	6.6 (1.3)	0.0	3.5 (0.1)	0.0	1.7 (0.2)	3.0 (0.2)	3.9 (0.3)	0.6
Zooplancton								
Calanoideos	0.4	0.0	0.0	0.0	17.7	23.3	0.0	0.0
Ciclopoidea	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0
Copépodos no identif.	0.0	0.0	6.5	0.0	0.0	0.0	0.0	27.5
Nauplio	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	22.4	0.7
Zoeas	1.2	5.0	0.0	0.0	1.0	2.5	0.0	0.0
Larvas de crustáceos	8.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Larvas de peces	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.19	0.0	0.0
Totales	10 (1.8)	5.0 (0.2)	6.5 (0.5)	0.0	18.9 (6.0)	25.9 (6.8)	22.4 (6.4)	28.2 (9.1)
Anelídeos								
Polychaeta	0.0	0.0	1.7	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0
Totales	0.0	0.0	1.7 (0.05)	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0
Microcrustáceos								
Harpacticocidea	48.9	0.0	2.5	0.0	18.4	19.0	22.2	4.4
Ostracoda	0.0	34.3	3.3	0.0	5.0	3.8	0.6	1.3
<i>Ampelisca</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	10.8	8.5	0.0	0.0
Anfipodos no identif.	6.3	11.4	11.3	42.5	6.4	8.5	3.5	13.9
Isopoda	0.0	0.0	6.8	25.0	0.6	2.0	2.9	0.8
Mysidacea	0.0	0.0	3.4	0.0	2.4	4.1	0.0	1.5
Apseudidae	0.0	0.0	0.0	0.0	1.4	0.5	0.0	0.0
Tanaidacea no ident	0.0	20.6	36.9	0.0	6.7	6.3	25.4	13.7
Cumacea	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0
Totales	55.2 (44.1)	66.3 (45.0)	64.3 (37.5)	67.5 (56.3)	52.2 (52.2)	52.8 (52.8)	54.5 (36.5)	35.6 (56.7)
Macrocrustáceos								
Decapoda	0.0	0.0	2.2	0.0	1.0	0.8	0.7	3.7
Totales	0.0	0.0	2.2 (0.1)	0.0	1.0	0.6	0.7	3.7 (0.2)
Mollusca								
Micromoluscos	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.01	0.0	0.0
<i>Brachiodonte citinus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.2
<i>Benthonella sp</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0
Otros bivalvos	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0
Totales	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.0	0.0	2.2 (11.6)
Insecta								
Himenoptera	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Diptera	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.03	0.7	0.0
Insectos no identif	0.0	5.0	1.7	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0
Totales	0.4	5.0 (0.2)	1.7	0.0	0.1	0.1	0.7	0.0
Pisces								
Engraulidae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0
Gerreidae	0.0	0.0	0.0	7.9	0.0	0.0	0.0	0.0
Poecilidae	0.0	0.0	0.0	4.6	0.0	0.0	0.0	0.0
Peces no identif	0.0	0.0	0.0	0.0	6.8	0.0	0.0	0.0
Escamas	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.19	0.0	0.2
Totales	0.0	0.0	0.0	12.5 (4.2)	7.0	0.2	0.0	0.2
Otros								
Rotifera	0.0	0.0	0.0	0.0	0.07	0.03	6.2	0.0
Nematoda	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.2	0.0
Foraminifera	0.0	0.0	0.0	0.0	0.07	0.0	0.0	0.7
Espículas esponjas	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.4
Protozoa no ident	0.0	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Totales	0.0	0.0	0.7	0.0	0.2	0.1	6.3 (1.2)	1.1

Tabla II-V. Contribución porcentual de cada artículo alimentario en las especies que consumen microcrustáceos y zooplancton (Subgrupo C), microcrustáceos y moluscos (Subgrupo D). Índice alimentario entre paréntesis. N= número de estómagos analizados.				
Artículo Alimentario	Subgrupo C		Subgrupo D	
	<i>D. rhombeus</i>	<i>R. aurorubens</i>	<i>C. urophthalmus</i>	<i>S. testudineus</i>
N	31	9	63	45
Macrófitas				
Algas no ident.	0.0	0.0	4.5	2.2
<i>Halodule sp.</i>	0.0	0.0	0.0	2.0
Mangle	2.6	0.0	0.0	0.0
Patos marinos no identif.	0.0	0.0	1.8	0.0
Totales	2.6(0.2)	0.0	6.3 (2.1)	4.2 (1.5)
Detritus	0.0	0.0	16.7 (4.0)	7.9 (0.7)
Zooplancton				
Calanoidea	0.0	8.3	0.0	1.0
Copépodos no ident.	0.0	31.9	0.0	0.0
Zoeas	34.9	0.0	0.0	0.0
Totales	34.9 (10.1)	40.2 (22.3)	0.0	1.0
Annelidae				
Polychaeta	0.0	8.3	0.0	1.2
Totales	0.0	8.3 (0.9)	0.0	1.2
Microcrustáceos				
Harpacticoida	7.9	0.0	0.0	0.0
Ostracoda	0.1	0.0	0.0	1.9
<i>Ampelisca sp.</i>	0.0	0.8	0.0	0.0
Anfípodos no ident.	48.4	50.7	33.7	12.3
Isópoda	0.0	0.0	2.2	7.2
Mysidacea	2.2	0.0	0.5	0.0
Otros tanaidaceos	0.0	0.0	10.9	0.0
Totales	58.5 (41.5)	51.5 (28.6)	47.3 (35.9)	21.4 (11.9)
Macrocrustáceos				
Decapoda	0.0	0.0	0.0	2.13
Brachyura	0.0	0.0	1.7	16.5
Totales	0.0	0.0	1.7	18.6 (5.0)
Mollusca				
<i>Anachis sp.</i>	0.0	0.0	0.0	1.8
<i>Benthonella sp.</i>	0.0	0.0	5.7	0.6
<i>Brachiodonte citrinus</i>	0.0	0.0	0.0	18.7
<i>Bulla sp.</i>	0.0	0.0	0.0	1.7
<i>Calliostoma sp.</i>	0.0	0.0	0.0	0.3
<i>Cerithium sp.</i>	0.0	0.0	0.0	3.5
<i>Crepidula sp.</i>	0.0	0.0	0.0	0.3
<i>Hyalina sp.</i>	0.0	0.0	0.0	0.2
<i>Modulus sp.</i>	0.0	0.0	0.0	1.6
Bivalvos no identi.	0.0	0.0	0.2	11.9
Assiminea	0.0	0.0	15.3	0.0
Littorinidae	0.0	0.0	3.5	0.0
Totales	0.0	0.0	24.7 (14.5)	40.6 (40.0)
Insecta				
Diptera	4.0	0.0	0.2	0.0
Insectos no identif.	0.0	0.0	0.4	0.3
Totales	4.0 (0.3)	0.0	0.6 (0.1)	0.3
Peces				
<i>Menidia sp.</i>	0.0	0.0	0.1	0.0
<i>Menidia colei</i>	0.0	0.0	0.0	1.43
<i>Anchoa mitchilli</i>	0.0	0.0	0.0	0.26
Gerreidae	0.0	0.0	0.0	2.54
Gobidae	0.0	0.0	0.0	0.36
Peces no identif.	0.0	0.0	2.7	0.0
Totales	0.0	0.0	2.8 (0.7)	4.6 (4.9)
Otros				
Holothuroidea	0.0	0.0	0.0	0.1
Totales	0.0	0.0	0.0	0.1

Tabla II-VI. Contribución porcentual de los artículos alimentarios en las especies que consumen preferencialmente microcrustáceos (Subgrupo E). El índice alimentario se especifica entre paréntesis. N= número de estómagos analizados.

Artículo Alimentario	<i>E. argenteus</i>	<i>E. gula</i>	<i>L. rhomboides</i>	<i>B. chyroura</i>	<i>B. ronchus</i>	<i>M. furnieri</i>	<i>M. undulatus</i>	<i>A. lineatus</i>
N	1008	79	7	73	88	64	8	71
Fitoplancton								
<i>Melosira</i> sp	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Vavilula</i> sp	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Striatella</i> sp	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Citrophyceae	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.2
Totales	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.2 (0.2)
Macrófitas								
<i>Bathophora</i> sp	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Caulerpa</i> sp	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0
Algas no ident.	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.04	0.0	0.0
<i>Halodule</i> sp	0.4	0.0	14.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1.0
<i>Thalassia testudinum</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.04	0.0	0.0
Otros pastos marinos	0.0	4.0	0.0	2.8	2.8	0.0	0.0	0.2
Totales	0.9	4.4 (0.3)	14.0 (4.0)	2.8 (0.5)	4.4 (0.7)	0.2	0.0	1.2 (0.2)
Detritus	0.4	0.0	0.0	0.0	0.8	0.4	0.0	0.0
Zooplancton								
Citianoidea	6.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
Ciclopoidea	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.5
Copépodos no ident.	0.0	0.0	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0
Idioplancton	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Nauplio	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Zoóreas	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Totales	8.7 (0.9)	0.0	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0	3.6 (0.5)
Annelidae								
Polychaeta	9.4	18.1	10.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8
Totales	9.4 (1.2)	18.1 (3.4)	10 (1.4)	0.0	0.3	0.0	0.0	3.8 (0.4)
Microcrustáceos								
Harpacticoida	21.8	40.4	0.0	0.0	31.1	0.0	0.0	20.2
Ostracoda	1.6	2.1	0.0	0.02	0.0	0.02	0.0	0.0
<i>Artemisa</i> sp	0.1	0.0	0.0	2.2	0.4	0.0	0.6	7.6
Arripodos no ident.	28.7	27.5	51.8	28.4	45.8	49.8	0.0	50.3
Isópoda	1.2	0.1	0.0	2.8	0.2	0.0	0.0	0.0
Mysidacea	0.8	0.0	0.0	32.5	6.1	0.04	72.1	0.0
Tenidaceas no ident.	20.5	2.4	4.2	2.3	0.9	47.5	0.0	5.6
Cumacea	0.01	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Totales	74.7 (68.3)	72.3 (72.3)	66.0 (32.0)	68.2 (69.0)	84.6 (86.0)	97.4 (100.0)	72.7 (66.2)	83.7 (83.0)
Macrocrustáceos								
Decapoda	0.0	0.0	0.0	9.0	0.0	0.0	27.3	2.1
Penaeidae	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0
Brachyura	0.0	0.0	0.0	0.03	0.8	0.0	0.0	0.0
Totales	0.0	0.0	0.0	9.0 (2.7)	1.9	0.0	27.3 (10.2)	2.1 (0.2)
Mollusca								
Micromoluscos	0.06	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Benthonella</i> sp	0.03	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Brachiodonte</i> sp.	1.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Totales	1.30	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0
Insecta								
Diptera	3.48	2.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.4
Insectos no identif.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.1	0.0	0.0
Himenoptera	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Totales	3.6 (0.3)	2.2 (0.1)	0.0	0.0	0.0	2.1 (0.1)	0.0	1.4
Peces								
Escamas	0.0	0.01	20.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Otolitos	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Peces no ident.	0.0	0.0	0.0	15.1	7.2	0.0	0.0	0.0
Gobiidae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0
Totales	0.0	1.6	20 (5.7)	15.1 (3.3)	8.1 (1.7)	0.0	0.0	0.0
Otros								
Rctifera	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Sipunculida	0.01	1.4	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0
Prapulida	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Pctifera	0.03	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Nematoda	0.02	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Fotaminiferida	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
Totales	0.3	1.4	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.1

Fitoplanctófagos

Haregula jaguana, *Eucinostomus melanopterus*, *Mugil curema* y *Etrumeus teres* se agruparon con una similitud de 54% por el consumo de fitoplancton desde 28.0% (*E. melanopterus*) hasta el 100% (*E. teres*) (Tabla II-VII).

Tabla II-VII. Contribución porcentual de los artículos presa en la dieta de las especies fitoplanctófagas. El índice alimentario se especifica entre paréntesis N= número de estómagos analizados.				
Artículo Alimentario	<i>E. teres</i>	<i>E. melanopterus</i>	<i>H. jaguana</i>	<i>Mugil curema</i>
N	5	57	42	50
Macrófitas				
Algas no ident.	0.0	0.0	0.0	1.7
<i>Oscillatoria sp.</i>	0.0	0.0	0.0	4.3
Macrófitas no ident.	0.0	1.5	5.4	0.0
Pastos marinos	0.0	0.0	3.5	0.0
Totales	0.0	1.5	8.9 (2.1)	6.0 (1.4)
Fitoplancton				
Bacillariophyceae				
<i>Amphora sp.</i>	0.0	0.0	0.0	3.2
<i>Asterionella sp.</i>	0.0	0.0	0.0	1.0
<i>Bidulphia sp.</i>	0.0	0.0	3.9	0.0
<i>Cocconeis sp.</i>	0.0	0.04	0.0	0.0
<i>Fragilaria sp.</i>	0.0	0.0	0.0	1.9
<i>Gyrosigma sp.</i>	0.0	0.0	0.0	1.0
<i>Melosira sp.</i>	0.0	0.0	4.8	0.0
<i>Navicula sp.</i>	0.0	7.1	0.0	4.7
<i>Pleurosigma sp.</i>	0.0	0.0	0.0	7.3
<i>Striatella sp.</i>	100.0	0.0	26.8	0.5
<i>Synedra sp.</i>	0.0	0.0	9.7	0.0
<i>Triceratium sp.</i>	0.0	0.0	0.4	0.6
Clorophyceas	0.0	20.4	0.0	57.7
Totales	100 (100)	27.5 (9.2)	45.6 (41.3)	77.9 (78.0)
Zooplancton				
Calanoidea	0.0	21.6	3.25	0.0
Copépodos no ident.	0.0	0.0	0.0	6.3
Larvas de crustáceo	0.0	0.0	0.12	
Totales	0.0	21.6 (2.7)	3.4 (0.3)	6.3 (0.6)
Annelidae				
Polychaeta	0.0	33.9	2.03	0.0
Totales	0.0	33.9 (13.1)	2.0 (0.1)	0.0
Microcrustáceos				
Mysidacea	0.0	0.0	2.36	0.0
Harpacticoida	0.0	2.5	24.0	0.0
Ostracoda	0.0	0.03	0.0	0.0
Anfipodos no ident.	0.0	12.7	4.87	0.0
Isopoda	0.0	0.3	0.23	0.0
Caridea	0.0	0.0	1.71	0.0
Brachyura	0.0	0.0	2.13	9.8
Totales	0.0	15.5 (4.1)	35.3 (19.3)	9.8 (0.5)
Otros				

En *E. teres* y *H. jaguana* el género *Striatella* fue el dominante, mientras que *E. melanopterus* y *M. curema* consumen clorofíceas. De las especies que comprenden este grupo, *E. melanopterus* es la que más difiere entre ellas, dado que además del fitoplancton, consume copépodos calanoideos y poliquetos. No obstante, las longitudes analizadas de esta especie son menores a 5.0 cm, es probable que esta diferencia se deba a cambios de su espectro trófico con el incremento de talla.

En *H. jaguana*, el fitoplancton contribuyó con el 46%, mientras que dentro de los microcrustáceos, los copépodos harpacticoideos comprendieron el 24%. Moode y Ross (1983) reportan que ejemplares juveniles de esta especie mayores de 5.5 cm, se alimentan preferencialmente de copépodos calanoideos y harpacticoideos, larvas veliger y zoeas de decápodos y encuentran una diferencia en su alimentación entre los peces más pequeños y los grandes. Al respecto, Chumba (1995) determina que especie a tallas mayores de 13.5 cm de longitud estándar, presenta una tendencia al consumo de peces. Respecto a la lisa, Odum y Heald (1975) consideran a *M. cephalus* como herbívora por el consumo de microalgas y detritus.

Zooplanctófagos

Fundulus persimilis fué la única especie que se ubicó dentro de esta categoría trófica. Su presencia en las zonas de manglar se restringe a etapas juveniles con una longitud estándar no mayor de 2.0 cm. Considerando la abundancia del zooplancton dentro del contenido estomacal (80.0%) y su índice alimentario (70.0%), se considera a este componente como el alimento preferencial de esta especie donde las presas principales son huevos de pez (28.0%) y copépodos (52.0%).

Omnívoros

La dieta de *Opisthonema oglinum* y *Diapterus olisthostomus* está constituida tanto por material vegetal como animal y determinada por la disponibilidad de los diferentes tipos alimenticios. Dentro del componente vegetal, las macrófitas y el fitoplancton constituyen conjuntamente más del 50%, mientras que los copépodos tanto planctónicos como bentónicos conforman el componente animal (Tabla II-VIII).

Tabla II-VIII. Contribución porcentual de los artículos presa en la dieta de las especies zooplanctofagas y omnívoras. El índice alimentario se especifica entre paréntesis. N= número de estómagos analizados.			
Artículo Alimentario	Zooplanctófagas	Omnívoras	
	<i>Fundulus persimilis</i>	<i>Diapterus olisthostomus</i>	<i>Opisthonema oglinum</i>
N	29	6	26
Macrófitas			
<i>Halodule sp.</i>	0.0	0.0	25.0
Macrófitas no ident.	0.0	66.1	8.1
Totales	0.0	66.1 (55.0)	33.0 (16.5)
Fitoplancton			
Bacillariophyceae			
<i>Actinoptychus sp.</i>	0.0	0.0	0.1
<i>Bidulphia sp.</i>	0.0	0.0	1.1
<i>Melosira sp.</i>	0.0	0.0	6.4
<i>Triceratium sp.</i>	0.0	0.0	0.5
<i>Striatella sp.</i>	0.0	0.0	12.3
Total	0.0	0.0	20.2 (20.4)
Zooplancton			
Huevos de pez	27.7	0.0	0.0
Copépodos no ident.	51.9	0.0	22.0
Totales	79.6	0.0	22.0 (9.3)
Microcrustáceos			
Harpacticoida	0.0	21.4	0.0
Ostracoda	0.0	3.3	1.3
Anfípodos no ident.	0.0	9.3	6.8
Isopoda	0.0	0.0	0.0
Crust. no indentif.	12.4	0.0	16.7
Totales	12.4	33.9 (34)	24.8 (9.5)
Peces			
Escamas	8.0	0.0	0.0
Totales	8.0 (1.1)	0.0	0.0

Aunque sólo seis ejemplares de *D. olisthostomus* con longitudes estándar de 5.0 a 8.0 cm se utilizaron en el análisis trófico, se observó que todos ellos presentaron un consumo preferencial de macrófitas (66%) y copépodos harpacticoides (34%). Para *O. oglinum* con longitudes entre 0.1 y 3.5 cm, las macrófitas y fitoplancton constituyeron el 53%, mientras que los copépodos y microcrustáceos el 47% restante. Car y Adams (1973) reportan para juveniles de esta especie, una alta proporción en el consumo de larvas veliger que decrece con el crecimiento y a la vez se incrementan los copépodos, misidáceos y larvas megalopas. Resultados similares se reportan en otras regiones (Filho, 1979; Kinch, 1979). El adulto, *O. oglinum* varía su espectro trófico estacionalmente y en función de la madurez gonádica, lo que está determinado por los requerimientos energéticos reproductivos (Chumba, 1995). Así también, se considera un oportunista con gran adaptabilidad trófica, tomando la fuente alimenticia más accesible durante una determinada época climática (Vega *et al.*, 1997).

Piscívoros

Este gremio con una similitud trófica mayor del 60% está constituido por *Synodus foetens*, *Lutjanus griseus* y los belonidos *Strongylura timucu*, *S. marina* y *S. norata*. Los peces comprenden desde el 25% en *Lutjanus griseus* hasta más del 80% del peso del alimento en *S. marina*. Su dominancia en la dieta también se demuestra por el valor del índice alimentario, el cual comprende más del 19% en cuatro de las cinco especies (Tabla II-IX). El componente no piscívoro, lo constituyen los crustáceos, siguiendo en importancia las macrófitas e insectos dependiendo de la especie.

Sobre *S. marina*, Carr y Adams (1973) la reportan como exclusivamente piscívora, particularmente en estadio adulto y con una alimentación inicial de pequeños crustáceos, especialmente anfípodos y decápodos. Entre sus presas principales se encuentran peces de las familias engraulidae (*Anchoa sp.*) y clupeidae (*Jenkinsia lamprotaenia*). Considerando la confusión existente y la poca información taxonómica entre las especies simpátricas de *S. marina* y *S. timucu* mencionadas por Colette (1968), se hizo una revisión detallada de los ejemplares de estas especies a fin de no entrar en confusión y mezclar la información trófica entre ambas.

De los resultados obtenidos, se observó en *Synodus foetens* canibalismo y el consumo de ejemplares de *Bairdiella sp.* Respecto a los belonidos, las especies presas que lograron identificarse fueron gérridos en *S. nota* y *S. timucu*; aterinidos y ciprinodontidos en *S. timucu* y poecilidos en *S. marina*. Asimismo, los anfípodos constituyeron para las tres especies un componente alimenticio importante, principalmente para *S. nota*, el cual presentó una abundancia mayor del 28 % con un índice alimentario del 16%. Adicionalmente, esta especie ingiere insectos (himenópteros). Similarmente *S. timucu* incluye a los insectos en su dieta, sin embargo adiciona a los pastos marinos y decápodos (Tabla II-IX).

En *Lutjanus griseus* se observa una menor tendencia piscívora que en las otras especies y un mayor consumo de anfípodos, decápodos y braquiuros con una total ausencia de peneidos. Los peces identificados como presas fueron de la mojarra (*Eucinostomus sp.*). La abundancia de este gérrido y la ausencia de peneidos en sus estómagos, sugiere que los juveniles de esta especie se alimentan exclusivamente dentro del manglar. Resultados similares han sido encontrados para esta especie en los manglares de Florida (Starck, 1971; Thayer et al., 1987).

Tabla II-XI. Contribución porcentual de los artículos presa en la dieta de las especies piscívoras. El índice alimentario se especifica entre paréntesis. N= número de estómagos analizados.

Artículo Alimentario	<i>S. foetens</i>	<i>S. timucu</i>	<i>S. marina</i>	<i>S. notata</i>	<i>L. griseus</i>
N	17	65	5	9	21
Fitoplancton					
<i>Striatella</i> sp.	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0
Bacillariophyceae no ident.	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Totales	1.0	0.2	0.0	0.0	0.0
Zooplancton					
Zoeas	8.5	0.0	0.0	0.0	0.0
Totales	8.5 (0.4)	0.0	0.0	0.0	0.0
Macrófitas					
Algas no ident.	0.0	2.2	0.0	0.0	0.6
Halodule sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	4.3
Pastos marinos	0.0	13.9	0.0	0.4	0.0
Macrófitas no ident.	16.6	0.0	0.0	0.0	0.0
Totales	16.6 (0.5)	16.1 (5.4)	0.0	0.43	4.9 (0.9)
Annelidae					
Polychaeta	0.0	9.7	0.0	0.0	1.2
Totales	0.0	9.7 (1.0)	0.0	0.0	1.2
Microcrustáceos					
Amfipodos no ident.	7.0	12.1	8.3	19.0	32.6
Mysidacea	7.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Tanaidacea	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5
Isopoda	0.0	4.7	0.0	9.1	1.3
Microcrustáceos no ident.	0.0	0.0	5.93	0.0	0.0
Totales	13.9 (1.6)	16.8 (6.5)	14.2 (5.7)	28.1 (15.6)	34.4 (14.8)
Macrocrustáceos					
Peneidae	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Decapoda no ident.	0.0	7.0	0.0	0.0	26.5
Brachyura	0.0	0.0	0.0	0.0	7.6
Totales	4.0	7.0 (0.6)	0.0	0.0	33.1 (13.8)
Mollusca					
Bivalvos no identi.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2
Totales	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2
Insecta					
Hemiptera	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0
Hymenoptera	0.0	10.5	4.4	15.5	0.0
Coleoptera	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0
Totales	0.0	10.8 (2.0)	4.4 (0.9)	15.5 (5.2)	0.0
Peces					
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	10.5
<i>Synodus foetens</i>	18.3	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Anchoa</i> sp.	2.8	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Bairdiella</i> sp.	10.5	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Eucinostomus</i> sp.	0.0	1.0	0.0	0.0	15.7
<i>Floridichthys</i> sp.	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0
<i>Menidia</i> sp.	0.0	0.0	0.0	12.4	0.0
Atherinidae	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0
Gerreidae	0.0	0.0	0.0	43.5	0.0
Cyprinodontidae	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0
Poecilidae	0.0	0.0	20.1	0.0	0.0
Peces no ident.	24.4	35.3	61.3	0.0	0.0
Totales	56 (24.0)	39.5 (25.0)	81.4 (82.0)	55.9 (19.0)	26.2 (4.0)

Variación trófica ontogenética

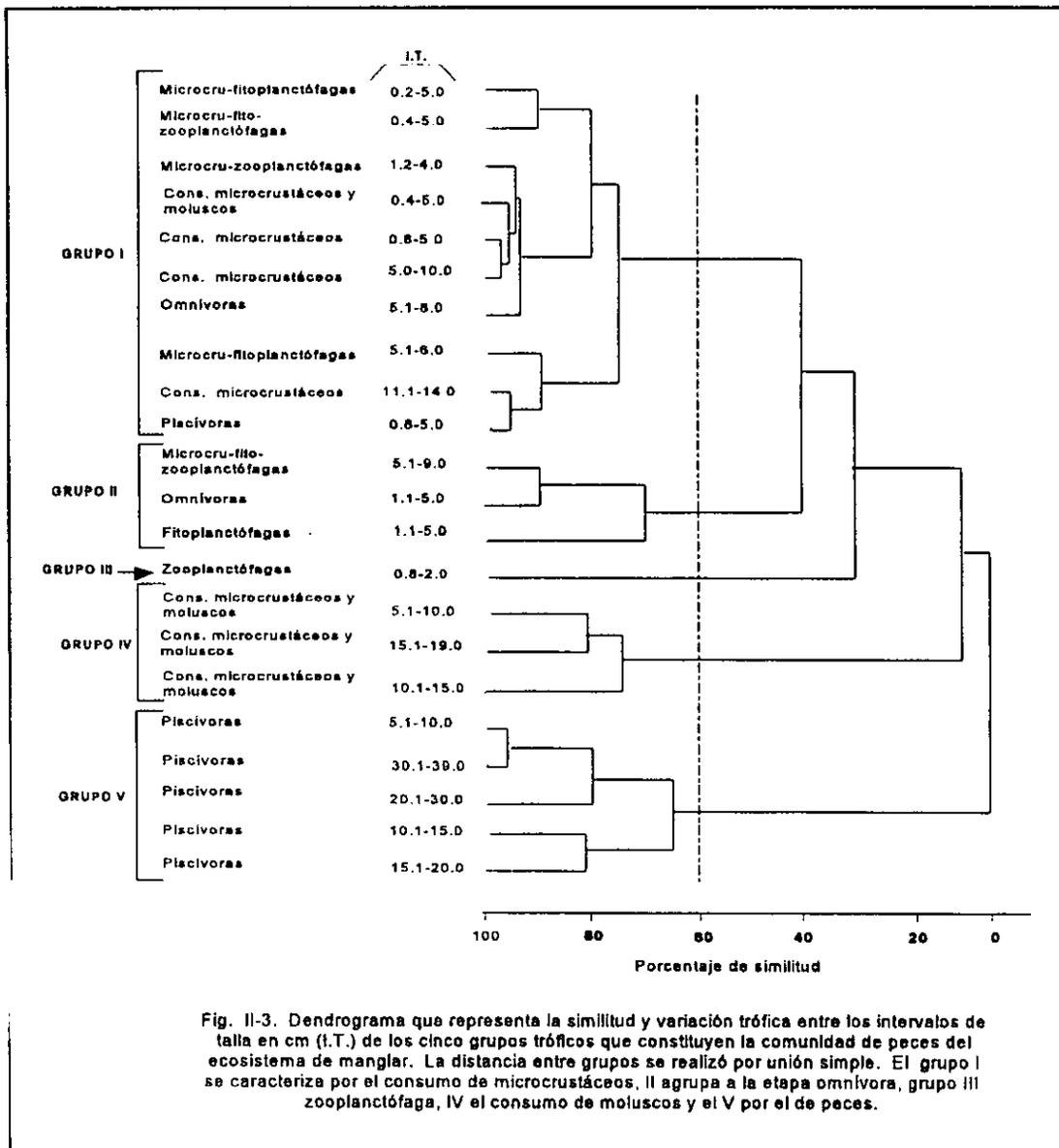
Para evaluar el cambio en la dieta con el crecimiento, se analizó la similitud de las preferencias alimenticias entre las 32 especies agrupadas por gremios tróficos con diferentes intervalos de longitud por medio del índice de Morisita (1959). De esta manera, se realizó una matriz de recursos formadas en sus columnas por los gremios tróficos con intervalos de longitud de aproximadamente 5.0 cm y en sus renglones el valor porcentual de las presas consumidas por cada uno de ellos en relación al total de tipos alimentarios. La diferenciación de los agrupamientos en el análisis de conglomerado se realizó utilizando un valor de similitud de 0.60, a partir del cual se determinaron los grupos tróficos que no presentan una variación de su espectro alimentario con el incremento en longitud y en las cuales, debido a un cambio significativo de sus preferencias alimenticias con el crecimiento, realizan una diferente función trófica dentro del ecosistema. A partir de este análisis se determinaron cinco etapas tróficas entre los miembros representativos de la comunidad de peces, que se definen y caracterizan por el consumo preferencial de ciertas presas en: 1) consumo de microcrustáceos, 2) omnívora, 3) zooplanctófaga, 4) consumo de moluscos y 5) piscívora (Fig. II-3).

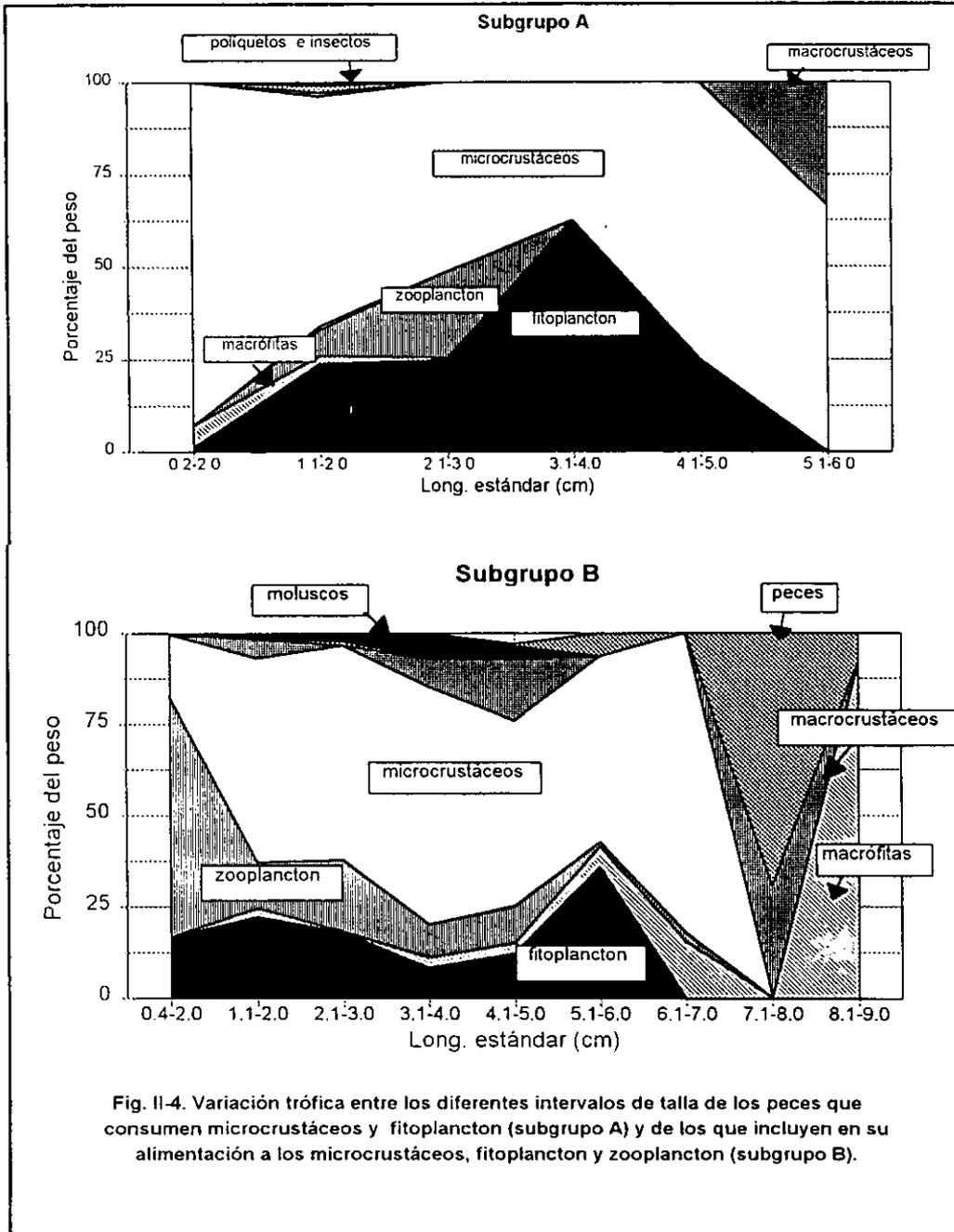
Consumidores de microcrustáceos

Con un 71% de similitud se conforma la mayor asociación de especies, las cuales presentan una de las tres siguientes respuestas tróficas: i) aquellas que desde prejuveniles con longitudes estándar de 0.8 cm hasta adultos con 14 cm, consumen preferencialmente microcrustáceos (>50.0%) y consecuentemente no presentan una variación significativa de su espectro trófico con el incremento de longitud, ii) presentan una etapa juvenil con tallas menores de 5 cm caracterizada por el consumo de microcrustáceos y posteriormente con el crecimiento cambian sus preferencias alimenticias a peces o moluscos y iii) presentan una variación trófica ontogenética, pero en este caso, los ejemplares mayores de 5.0 cm son los que consumen microcrustáceos y los más pequeños presentan otra tendencia trófica (omnívoros).

Dentro de las especies que no presentaron a través de las longitudes analizadas una variación trófica, se tienen las ubicadas en el subgrupo A (*Garmanella pulchra*, *Lucania parva*, *Sardinella anchovia* y *Opsanus beta*) y del B (*Anchoa hepsetus*, *A. mitchilli*, *Menidia colei* y *Floridichthys carpio*) que se caracterizan por el consumo de microcrustáceos y organismos del planctónicos. Sin embargo, como se

observa en la figura II-4, el consumo del plancton se restringe a la etapa juvenil en una proporción cercana al 30%, para decrecer con el crecimiento (>8.0 cm). Esta misma tendencia se observa en *Diapterus rhombeus* y *Rhomboplites aurorubens* (subgrupo C), donde no obstante el cambio de la dieta no es significativo debido a la poca variación en el intervalo de tallas, ejemplares con longitudes menores de 3.0 cm, cor sumen además de microcrustáceos a organismos del zooplancton (Fig. II-5).





En el caso de las especies dentro del subgrupo E, caracterizadas por el consumo preferencial de microcrustáceos (*Eucinostomus argenteus*, *E. gula*, *Micropogonias furnieri*, *M. undulatus*, *Bairdiella chrysoura*, *B. ronchus*, *A. lineatus* y *L. rhomboides*), se observó que este recurso alimenticio es importante tanto en ejemplares juveniles como adultos (Fig. II-6). Sin embargo, los más pequeños consumen fundamentalmente copépodos harpacticoideos e incluyen organismos planctónicos. Posteriormente con el crecimiento, incorporan poliquetos e insectos.

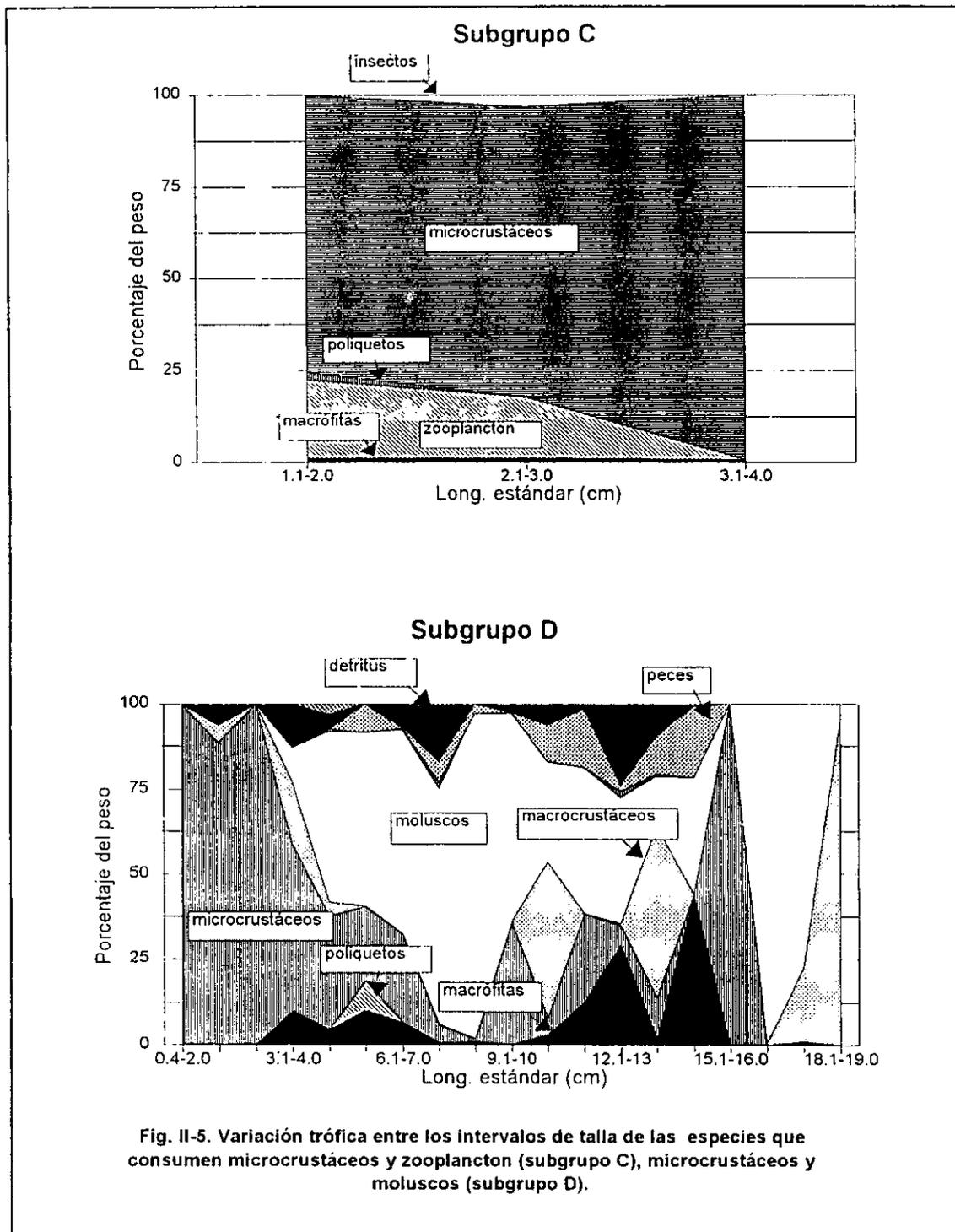
Por otra parte, *Cichlasoma urophthalmus* y *Sphoeroides testudineus* (subgrupo D) así como las especies piscívoras, presentaron una variación trófica con el crecimiento. En etapa juvenil (< 5.0 cm) consumen más del 50% de microcrustáceos y con el crecimiento se alimentan de moluscos y peces, respectivamente (Fig. II-5 y II-6). Por el contrario, en ejemplares más grandes (5.1-8.0 cm) de las especies consideradas como omnívoras en el análisis trófico general (*Opisthonema oglinum* y *Diapterus olisthostomus*), los microcrustáceos dominaron en la dieta, siendo los anfípodos y copépodos harpacticoideos los de mayor preferencia (Fig. II-7).

Omnívoras

Con una similitud de 70% se agrupan ejemplares mayores de 5.0 cm de las especies que consumen microcrustáceos, fitoplancton y zooplancton (subgrupo B) así como juveniles de las categorizadas omnívoras y fitoplanctófagas por la presencia en su dieta de materia vegetal y animal (Fig. II-4). Esta etapa la presentan las especies omnívoras (*Opisthonema oglinum* y *Diapterus olisthostomus*) de tallas menores a los 5 cm de L.S. que consumen macrófitas como un alimento importante en su dieta. Por otra parte, en las fitoplanctófagas (*Harengula haguana*, *Eucinostomus melanopterus*, *Mugil curema* y *Etrumeus teres*), no obstante el intervalo de tallas es muy estrecho (1.0-5.0 cm), la tendencia omnívora es más clara a partir de los 4.0 cm al disminuir el consumo de fitoplancton e incrementarse el de las macrófitas y poliquetos (Fig. II-8).

Consumo de moluscos

Las especies ubicadas dentro del grupo de consumidores de microcrustáceos y moluscos presentan dos etapas. En la primera, los peces juveniles menores de 5 cm consumen preferentemente microcrustáceos y en la segunda, se incrementa significativamente la importancia de los moluscos hasta comprender junto con los macrocrustáceos el 100% del peso total del contenido estomacal en ejemplares de más de 16 cm (Fig. II-5).



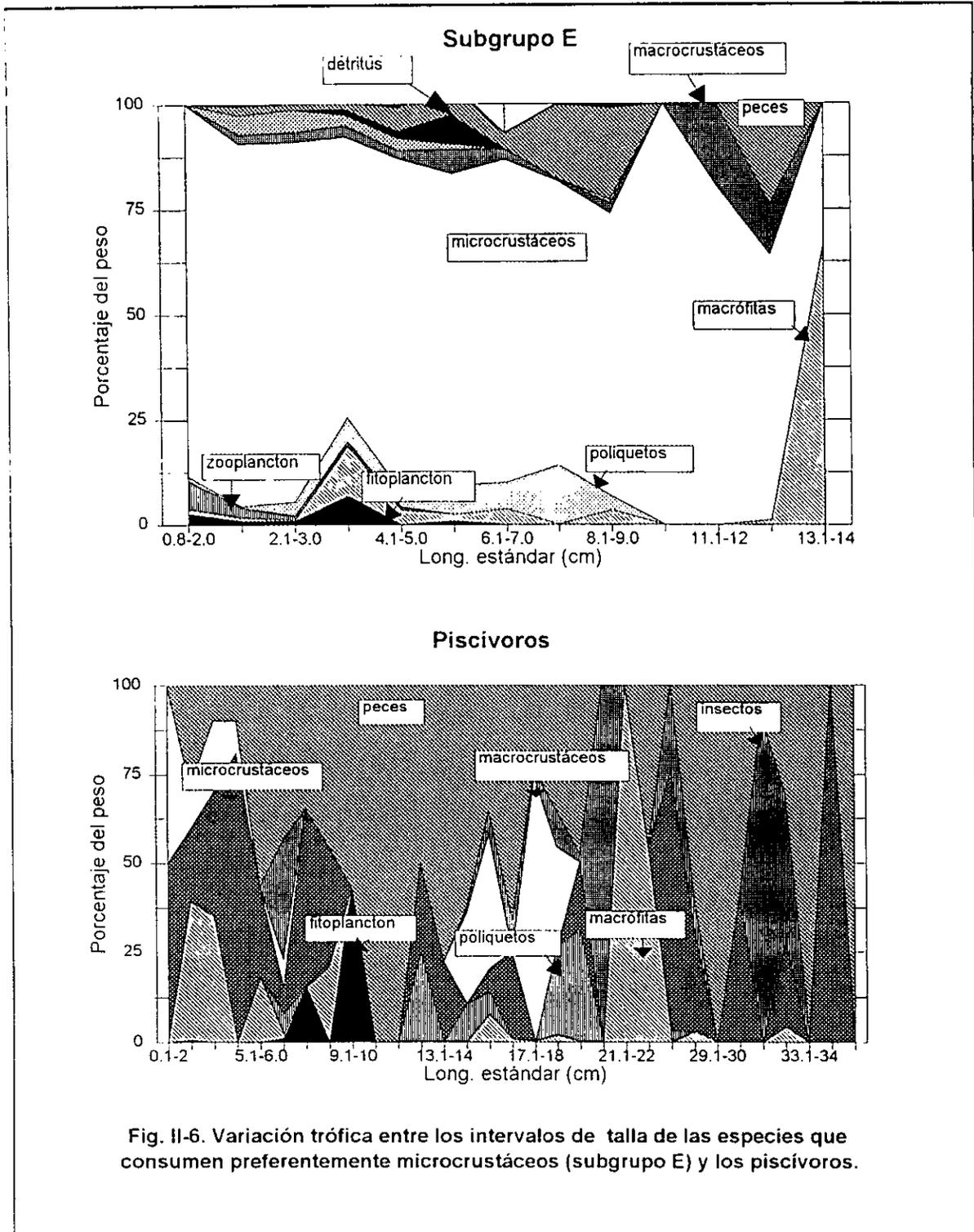


Fig. II-6. Variación trófica entre los intervalos de talla de las especies que consumen preferentemente microcrustáceos (subgrupo E) y los piscívoros.

Piscívoros

Similarmente, en las especies categorizadas como piscívoras (*Lutjanus griseus*, *Strongylura marina*, *S. timucu* y *S. notata*), se presenta un cambio en la alimentación. Ejemplares menores de 5 cm de longitud consumen preferentemente microcrustáceos (47%) y con el crecimiento las dietas estuvieron dominadas por el componente íctico, además de que incluyen a los macrocrustáceos e insectos (Fig. II-6).

Zooplanctófaga

Dentro de esta etapa trófica se ubicó una sola especie (*Fundulus persimilis*) con alta preferencia alimenticia por el zooplancton y sin una variación trófica significativa debido al estrecho intervalo de tallas analizado (0.8-2.0 cm). Sin embargo, se observa en la figura II-8 que el consumo de este recurso tiende a decrecer con el crecimiento e incrementarse a su vez el de los microcrustáceos.

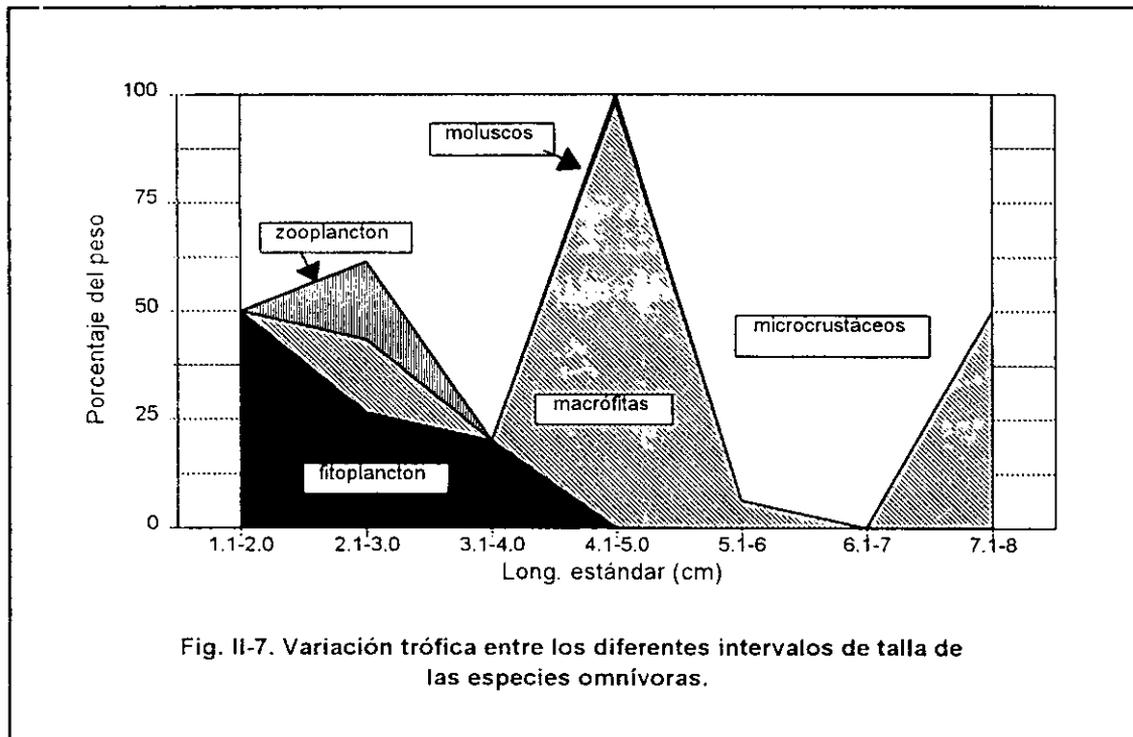
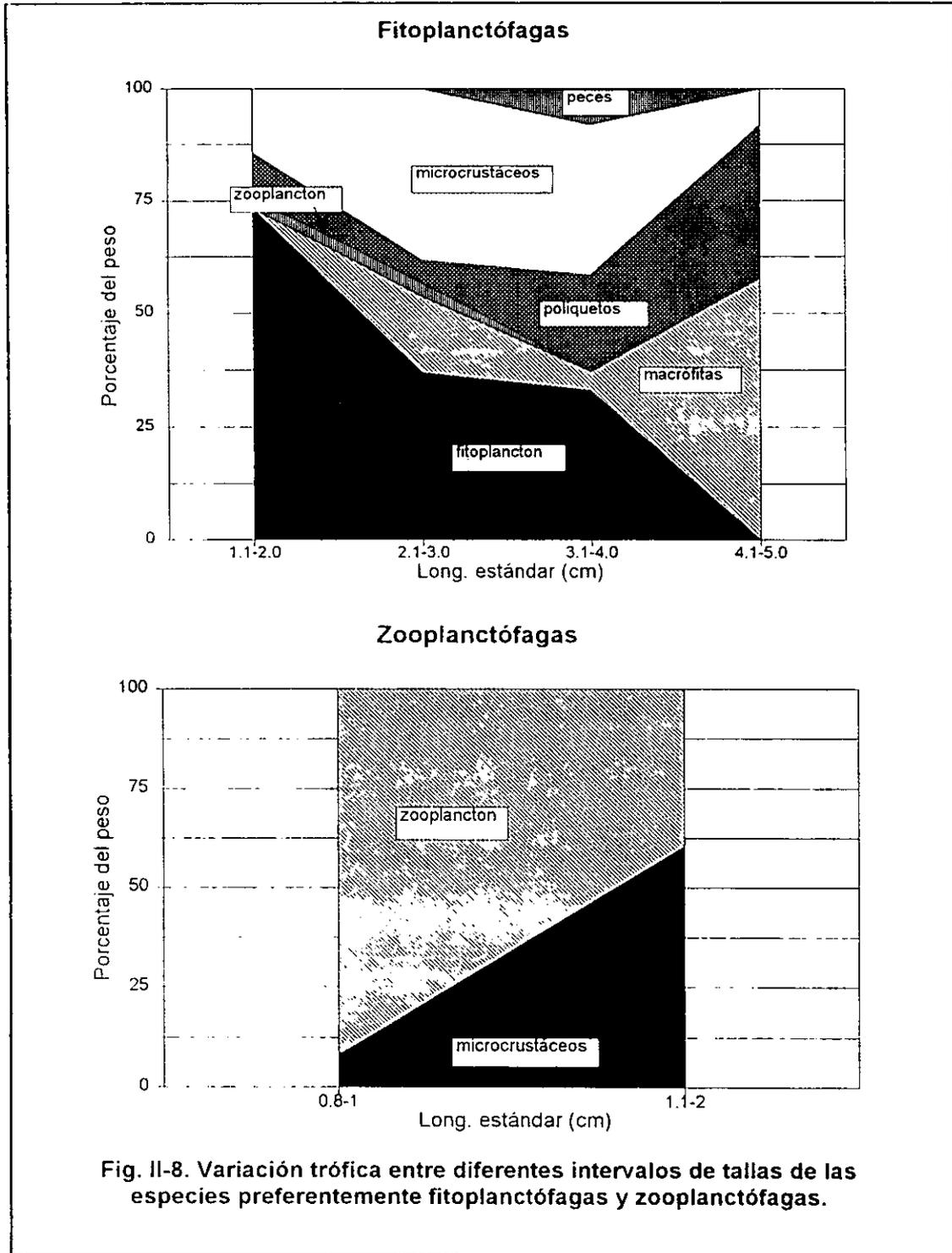
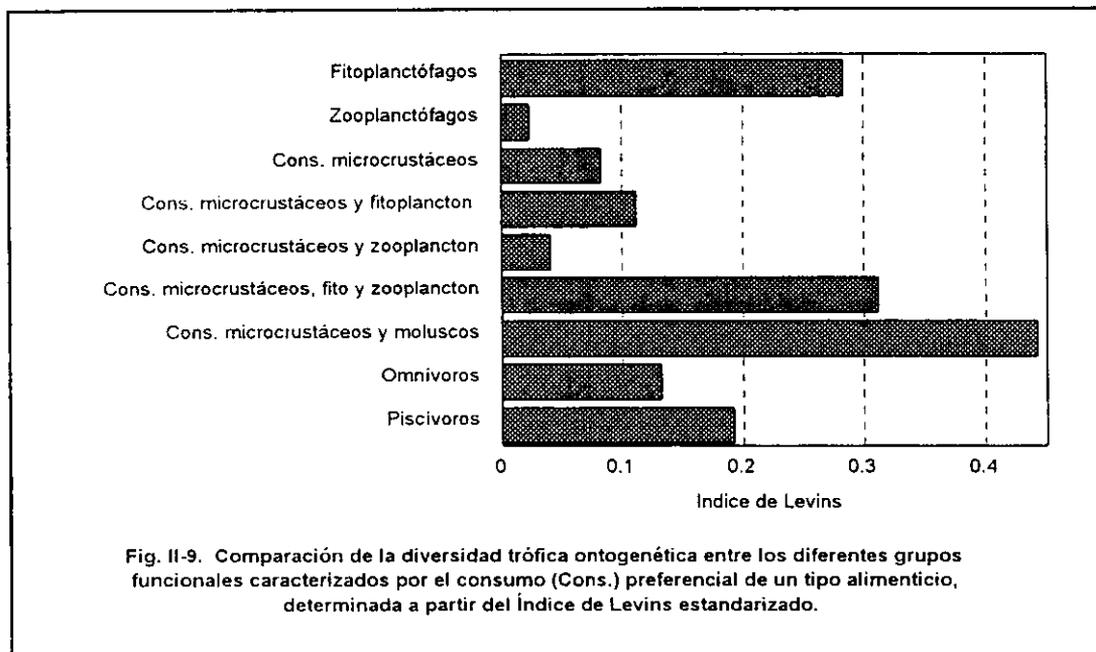


Fig. II-7. Variación trófica entre los diferentes intervalos de talla de las especies omnívoras.



Diversidad trófica

La diversidad del espectro alimentario, también considerada por diversos autores como la amplitud del nicho trófico (Krebs, 1989; Winemiller, 1990), indica el grado de generalización y especialización en los hábitos alimenticios de una especie. En la figura II-9 se observa que esta diversidad en los nueve grupos funcionales es menor de 0.5, por lo que se puede considerar que todos ellos presentan cierto grado de especialización que se refleja en la dominancia de alguna presa en particular. Sin embargo, dentro de esta baja diversidad el grupo de los consumidores de microcrustáceos y moluscos presentó el valor más alto (0.4), siguiendo el de los consumidores de microcrustáceos, fito-zooplancton (0.3). Por el contrario, los zooplanctófagos y los consumidores de microcrustáceos y zooplancton presentaron el mayor grado de especificidad trófica con valores de 0.02 y 0.04, respectivamente.



La mayor diversidad trófica determinada en estos grupos, está dada tanto por el mayor número de componentes alimenticios, así como su utilización en proporciones similares. Como se observa en la figura II-5, el grupo de los consumidores de microcrustáceos y moluscos se alimenta de estas presas en

proporciones similares (32.0 y 38.9%, respectivamente); mientras que el gremio de los consumidores de microcrustáceos, fitoplancton y zooplancton, donde no obstante los microcrustáceos constituyen un 75% del contenido estomacal, la amplitud de su nicho trófico es mayor. Por el contrario, los más especializados, se caracterizan por el consumo de un menor número de presas y la dominancia de un recurso. Particularmente en los zooplanctófagos, el espectro trófico está conformado por zooplancton en un 65.9% y microcrustáceos con un 34.2%.

Generalmente, cada especie varía la amplitud de su nicho trófico con el crecimiento en función de los cambios morfológicos y requerimientos fisiológicos. La capacidad de tomar el suministro alimenticio de mayor beneficio a un tiempo particular, es conocido como adaptabilidad o plasticidad trófica (Gerking, 1994). En la tabla II-XII, se observa que la mayoría de los ejemplares analizados en cada grupo funcional presentaron longitudes menores de 10 cm, lo que dificulta determinar la variación de su diversidad trófica con el incremento en longitud. Sin embargo, a partir del intervalo de tallas analizadas, se puede considerar que los más pequeños se caracterizan por una etapa de especialización en el consumo de fitoplancton y zooplancton, posteriormente con el crecimiento incluyen otros componentes en su alimentación que diversifica su dieta y finalmente en los ejemplares adultos como en los piscívoros, una etapa de especialización (menor diversidad trófica).

Tabla II-XII. Diversidad trófica calculada para diferentes intervalos de talla de los grupos funcionales (gremios) que constituyen la comunidad de peces asociada al ecosistema de manglar en la ría de Celestún por medio del Índice de Levins estandarizado (1968). Cons. : consumidores.

Gremios tróficos	Intervalos de talla (cm)					
	0.2-5.0	5.1-10.0	10.1-15.0	15.1-19.0	20.1-30.0	30.1-39.0
Fitoplanctófagos	0.29	-	-	-	-	-
Zooplanctófagos	0.08	-	-	-	-	-
Cons. de microcrustáceos	0.05	0.10	0.14	-	-	-
Cons. de microcrustáceos y fitoplancton	0.11	0.08	-	-	-	-
Cons. de microcrustáceos y zooplancton	0.04	-	-	-	-	-
Cons. microcrustáceos, fito y zooplancton	0.20	0.30	-	-	-	-
Cons. microcrustáceos y moluscos	0.05	0.10	0.40	0.18	-	-
Omnívoros	0.21	0.04	-	-	-	-
Piscívoros	0.22	0.23	0.06	0.26	0.28	0.17

Discusión

Aun cuando en México se han realizados algunos estudios sobre las relaciones tróficas en peces costeros (De la Cruz y Franco, 1981; Abarca *et al.*, 1981; Abarca, 1991; Torruco, 1994, Vega *et al.*, 1994), se desconocen este tipo de interacciones entre los peces juveniles que habitan en las zonas de manglar. Cabe señalar, que este conocimiento es necesario para comprender la dinámica de las relaciones ecológicas que existen entre las especies y consecuentemente proporciona información que contribuye al manejo de los recursos pesqueros. Sobre este aspecto, es necesario mencionar que este conocimiento no sólo es importante en las especies de valor económico, sino también para aquellas que lo son ecológicamente al afectar directa e indirectamente la supervivencia de una especie comercial. De ahí resulta la importancia de los resultados generados en el presente estudio, dado que para algunas de las especies que constituyen el ecosistema, se tiene poco conocimiento de su biología trófica o no se tienen registros cuantitativos sobre sus hábitos alimenticios.

Una de las formas de describir la organización trófica de la comunidad es a través del concepto de "gremio" propuesto por Root (1967), el cual agrupa las especies de peces que explotan un suministro alimenticio común y las clasifica en grupos funcionales en base a sus relaciones alimenticias. Una ventaja de este concepto es que simplifica la información al concebir a la comunidad como un conjunto de gremios formado por varias especies que interactúan a diferentes niveles y enfoca la atención en todas las especies simpátricas implicadas en una interacción competitiva a pesar de las relaciones taxonómicas. Entre las desventajas se tienen: la naturaleza subjetiva de su delimitación y la variabilidad temporal de los grupos alimenticios a través de los cambios estacionales y diurnos en la dietas. Sin embargo, al estar fundamentados con información detallada de los hábitos alimenticios permite que los agrupamientos sean menos arbitrarios.

Los análisis de los contenidos estomacales mostraron que aunque la importancia relativa de un artículo alimenticio en particular varió entre los predadores; en general los micro-crustáceos constituyeron las presas más importantes al comprender el 46% de la biomasa total (Tabla II-II). De estos resultados emergen dos aspectos importantes: ¿por qué los microcrustáceos son el artículo presa dominante? y las implicaciones probables de su abundancia. Una alta abundancia de los microcrustáceos en la zona de manglar puede conducir a su dominancia como presa.

Esto implica que sin considerar el valor energético de las presas consumidas, su abundancia puede reducir considerablemente el tiempo de búsqueda del predador y consecuentemente se incrementa el consumo energético por unidad de tiempo.

Dentro de los microcrustáceos bénticos, se observa una alta selección hacia los anfípodos. Esto probablemente es el resultado de su proximidad más cercana a la superficie del sedimento en comparación con los organismos presentes en la infauna, tales como los poliquetos, cumáceos e isópodos. Al respecto, varios autores han encontrado poca predación sobre poliquetos y otros invertebrados (Whitfield, 1988), así como un alto consumo de anfípodos (Schlacher y Wooldridge, 1996).

No obstante que el consumo de microcrustáceos es una característica dominante en la estructura trófica de los peces asociados al manglar, no prevalece una sola estrategia. Se observan amplios niveles divergentes de especialización dentro y entre las especies con diferentes respuestas tróficas que tienden a seguir líneas definidas de organización. Ésto se observa en el análisis de clasificación, donde se distinguieron cinco gremios tróficos: fitoplanctófagos, zooplanctófagos, omnívoros, piscívoros y los consumidores de microcrustáceos (Fig. II-1). A su vez, el análisis de componentes principales resultó ser una herramienta muy útil para diferenciar los grupos formados en el dendrograma, siendo posible determinar cinco agrupamientos dentro de los consumidores de microcrustáceos, los cuales se distribuyeron en función de la incorporación en su dieta de otros tipos alimenticios. El primer y segundo componente mostraron a los microcrustáceos y peces como los de mayor peso en su región negativa, mientras que el fitoplancton en la positiva. Estas diferencias en sus preferencias alimenticias, permite una repartición de los recursos alimenticios y la coexistencia de las especies al reducir la competencia (Fig. II-2). En general, la preferencia de cada especie por un tipo particular de presa, está relacionada a la morfología del predador, a la conducta y tipo de microhábitat de la presa. Así también, está correlacionada con la variabilidad temporal y espacial en la composición de la comunidad bentónica (Macdonald y Green, 1986), a su distribución y actividad dentro del hábitat (Brewer y Warburton, 1992).

Un aspecto importante y característico de este ecosistema, es la presencia de las raíces, las cuales crean mayor diversidad de hábitats que se traduce ecológicamente en refugios espaciales. Esta heterogeneidad espacial tiene un efecto positivo tanto sobre la riqueza de invertebrados que son la principal fuente de alimento para los peces juveniles, como de los mismos peces que lo utilizan. La naturaleza

somera de los manglares, actúa como una barrera para los carnívoros superiores limitando la presencia de individuos de mayor talla y consecuentemente protegiendo a los juveniles. Diehl (1988, 1992) señala que la heterogeneidad estructural originada por la presencia de vegetación sumergida, es un factor ambiental importante que tiende a estabilizar las interacciones predatorias y competitivas en las comunidades naturales, incrementando la riqueza de especies y reduciendo la eficiencia de forrajeo. Al respecto, se reconoce que la predación es un proceso importante en el desarrollo o naturaleza de la estructura y función de la comunidad béntica de estos sistemas (Wilson, 1991; Ojeda y Dearborn, 1991; Schlacher y Wooldridge, 1996), donde la relación predador/presa determina la distribución y abundancia espacial de la presa que por efecto de cascada, modificará el de la comunidad.

Adicionalmente, las hojas de manglar constituyen energía almacenada por su transformación a detritus, que es el conjunto de materia orgánica y microorganismos asociados como bacterias, microbios, levaduras y hongos (Zieman *et al.*, 1984). Este conglomerado es una riqueza energética importante para la mayoría de los invertebrados bentónicos, los cuales a su vez son las presas de gran parte de los peces carnívoros (Odum, 1971, 1983; Campos y Corrales, 1986). De ahí que su importancia y valor dentro del ecosistema es por su consumo directo o indirecto a través de la trama trófica.

Con base en los resultados obtenidos, se puede considerar que la mayoría de las presas que mantienen la ictiofauna estudiada, dependen directa e indirectamente del detritus proveniente del manglar y que en conjunto con las condiciones ambientales, como la lluvia y características biológicas como los períodos de reclutamiento de cada especie, condicionan la menor o mayor abundancia de los micrucrustáceos y de otros invertebrados. Estos resultados están de acuerdo con la estructura trófica de la fauna íctica en las zonas de manglar de la Laguna de Nueva Caledonia, donde se muestra la importancia de los detritófagos, carnívoros y de especies piscívoras que utilizan el manglar, principalmente durante la noche para alimentarse de los peces pequeños (Choat *et al.*, 1988; Thollot, 1989). Similarmente en los manglares de la India, la ictiofauna está constituida principalmente por omnívoros y peces carnívoros bénticos (Krishnamurthy y Jeyasslan, 1981). Resultados similares han sido encontrados en estudios sobre las relaciones tróficas en peces de sistemas costeros del Golfo de México, donde la fauna bentónica (isópodos, anfípodos) y el detritus son la base alimenticia de la mayoría de las especies, complementado con materia vegetal, insectos decápodos y peces (Abarca,

1991, Torruco, 1994, Vega *et al.*, 1994). Particularmente en estudios realizados sobre la ecología trófica de algunas de las especies que habitan la laguna de Celestún, se ha determinado que los microcrustáceos, moluscos y poliquetos son el alimento predominante (Vega, 1990b; Chumba, 1995; Castillo, 1996; Perdomo, 1996, Vega *et al.*, 1997).

En algunas de las especies de peces que constituyen el manglar, se observan variaciones de las preferencias alimenticias con el incremento de longitud (Fig. II-3). Esta variación trófica está relacionada a cambios morfológicos como la amplitud de la boca y capacidad locomotora (Chao y Musick, 1977), a los requerimientos energéticos en función de su ecofisiología y a la flexibilidad de la conducta trófica de la especie (Liem, 1980; Stoner, 1980; Stoner y Livingston, 1984; Gerking, 1994). Otros factores importantes son cambios con la edad en el uso de hábitat (Wootton, 1990) que implican una repartición de la base trófica y/o hábitat entre dos o más especies o entre diversas clases de edad en una sola especie, a fin de explotar exitosamente los recursos alimenticios. De otra manera, el alimento disponible puede ser subutilizado en el detrimento de la producción potencial de la especie. Al respecto, Ross (1986) define la repartición de los recursos como cualquier diferencia substancial en el uso de éstos por las especies coexistentes, incluyendo el alimento y varios aspectos del hábitat, tales como sitios de refugio, temperatura, velocidad de las corrientes y luz (actividad diurna y nocturna). Factores que corresponden a las tres dimensiones donde la segregación puede tener lugar: alimento, hábitat y tiempo. De estos factores, Gascon y Leggett (1977) afirman que el alimento es el principal mecanismo de segregación ecológica, mientras que Sandheinrich y Hubert (1984) consideran que la repartición del hábitat es el elemento dominante. Sin embargo, alimento-hábitat están interrelacionados al obtener los peces su alimento en el área inmediata donde ellos habitan.

En diversos trabajos se ha determinado una variación del espectro alimentario en relación con la talla del predador (Livingston, 1982, 1984; Wöhler y Sánchez, 1994). Helfman (1978) y Gerking (1994) al revisar la literatura sobre los tipos de alimentos en diferentes tallas de los peces, concluyen que el cambio de la dieta con el crecimiento es una característica común. Las diferencias tróficas ontogenéticas, representan mecanismos que permiten a las especies coexistir reduciendo la competencia intraespecífica y a su vez, reflejan la incapacidad de peces pequeños para capturar cierta presa debido a limitaciones físicas de su aparato alimenticio o a una movilidad más limitada (Sumton y Greenwood, 1990).

Las especies que habitan este ecosistema como juveniles y adultos funcionan según Odum y Heald (1975), a más de un nivel trófico durante diferentes etapas de su ciclo de vida. Tal es el caso de *Cichlasoma urophthalmus*, *Sphoeroides testudineus* (consumidores de moluscos), *Strongylura timucu*, *S. notata* y *Lutjanus griseus* (piscívoros). Como juveniles, estas especies son más generalistas al consumir organismos planctónicos, materia vegetal y detritus. A partir de los 5.0 cm de longitud, disminuyen gradualmente el consumo de estos recursos y presentan una tendencia a la especialización en función de las preferencias alimenticias de cada especie. Por el contrario en los engraulidos y clupeidos, debido a su pequeña talla no es evidente una progresión ontogenética y en otras como las mojarra y scianidos la selección de sus presas es relativamente uniforme consumiendo básicamente microcrustáceos (Fig. II-6), mientras que en *Cichlasoma urophthalmus* y *Sphoeroides testudineus* al consumir diversos recursos alimenticios presentan una tendencia omnívora.

Considerando las preferencias alimenticias de cada especie, son evidentes similitudes taxonómicas en los hábitos alimenticios de las especies de una misma familia como los belonidos, mojarra, scianidos. Resultados similares han sido encontrados por Vega *et al.* (1994) donde reportan un mayor traslape trófico entre especies del mismo género que con los otros miembros de la comunidad. Se considera que no obstante esta similitud trófica, las especies coexisten debido a diferencias ontogenéticas en la dieta en sincronía con los patrones de productividad estacional, dando como resultando una repartición de los recursos.

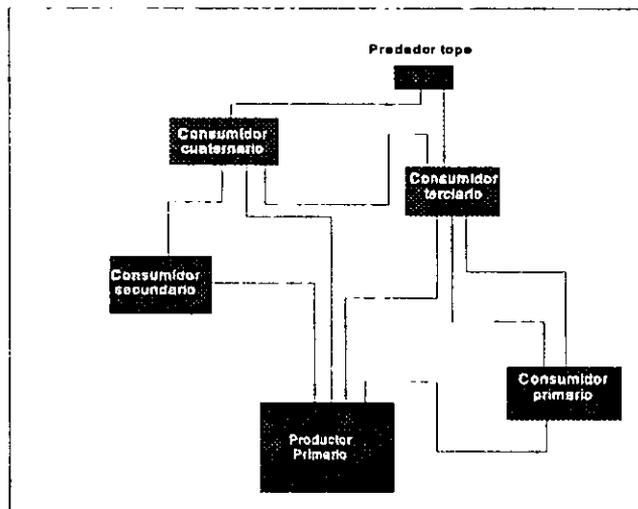
En este estudio se determinó que tanto la vía del pastoreo como la del detritus son utilizadas alternadamente y consecuentemente ambas, son de gran importancia ecológica para las primeras etapas de crecimiento de las especies donde los organismos del plancton y bentos son consumidos. Al respecto, Lowe-McConnell (1987) considera que en las comunidades tropicales, la mayoría de los peces demersales muestran una gran plasticidad en sus dietas, lo que les permite subsistir en ambientes marginales altamente variables. Sin embargo, a partir de la amplitud de su nicho trófico, se observó que dentro de esta variabilidad, la mayoría de las especies presentan un alto grado de especialización en el consumo de microcrustáceos, lo que se refleja en los bajos valores de su diversidad trófica (< 0.5) (Fig. II-9).

CAPÍTULO III

MODELO TROFODINÁMICO DEL ECOSISTEMA DE MANGLAR

En este capítulo se pretende determinar el flujo energético del ecosistema de manglar a través de las interacciones predador/presa entre los diferentes grupos funcionales que lo constituyen, lo que permitirá dar respuesta a las siguientes interrogantes:

1. ¿De cuantos niveles tróficos está constituido el ecosistema de manglar y cuál es la influencia de los diferentes productores para su función como área de alimentación?
2. ¿De los diferentes grupos funcionales que lo constituyen, cuáles son los determinantes para su función y su impacto trófico sobre los demás?
3. ¿El ecosistema de manglar es un sistema maduro o inmaduro en términos energéticos?



Introducción

El ciclo de materia y energía en los ecosistemas naturales generalmente es considerado como un proceso importante en la función del ecosistema (Odum, 1970), el cual contribuye a su conducta autónoma (Ulanowicz, 1986). Particularmente dentro del funcionamiento de los sistemas estuarinos están implicadas interacciones complejas de procesos físicos, biogeoquímicos y biológicos. La estimación de estos flujos energéticos entre los diferentes niveles y la eficiencia con la cual la energía es asimilada, transferida y disipada, provee un conocimiento significativo sobre la estructura y función de los ecosistemas (Baird y Ulanowicz, 1993), considerados por Margalef (1983) como sistemas cibernéticos, retroalimentados por elementos unidos entre sí a través de fuerzas recíprocas.

Los análisis de flujo con entradas y salidas energéticas fueron introducidos a la ecología por Hannon (1973) a partir del concepto economista (Leontief, 1966) que establece la relación producción-función en los sistemas humanos como redes de flujo de mercados. Una manera de entender la complejidad energética de los ecosistemas ha sido a través de la elaboración de modelos, los cuales se definen como descripciones consistentes que enfatizan ciertos aspectos del sistema investigado para comprender su función (Christensen y Pauly, 1992a, 1996). La representación de los ecosistemas por los modelos permite identificar su estado actual en términos de producción y evaluar su respuesta funcional a impactos de origen natural o por intervención antropogénica, como puede ser la sobre explotación de un recurso. Así también, es posible comparar el potencial productivo entre diversos ecosistemas.

La estructura de los ecosistemas acuáticos en áreas donde los recursos pesqueros son explotados ha sido reconocida por su importancia y varios intentos se han realizado para describir la cantidad y dirección de las transferencias energéticas que se llevan a cabo dentro de una comunidad o un ecosistema (Walter 1979 ; Platt *et al.*, 1981; Pimm, 1982; Ulanowicz, 1986; Pauly, 1989). Beddington (1984) y Sissenwine (1984) entre otros, se han referido a la variabilidad de los ecosistemas y poblaciones naturales resaltando la necesidad de comprender la organización del ecosistema y de evaluar su respuesta a la explotación de uno o más de sus componentes. A partir de ahí, se deriva que uno de los primeros pasos para el estudio de los ecosistemas es conocer la estructura y función en términos cuantitativos.

En los ecosistemas tropicales y subtropicales, la complejidad e intensidad de interacciones multiespecíficas, son los procesos más importantes en su dinámica (Beddington 1984; Steele 1984); cuyas interacciones afectan la diversidad, abundancia, distribución y persistencia de los diferentes componentes (Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1988). Se ha sugerido que dentro de los factores principales que estructuran y regulan las tramas tróficas naturales y que limitan su longitud, están la productividad primaria (Oksanen *et al.*, 1981, Oksanen, 1983), el grado de variabilidad y complejidad ambiental (Pimm y Kitching, 1987) y la combinación de ambas en donde la longitud de la cadena dependerá de más de una variable ambiental (Persson *et al.*, 1992).

Los estudios sobre flujos energéticos a través de los peces, han sido incompletos desde el punto de vista de la representación de la comunidad en su conjunto. En sistemas estuarinos, Adams (1976) caracterizó una comunidad de peces por sus aspectos funcionales, incluyendo consumo de alimento, producción y metabolismo para las especies más representativas de la comunidad. Con esta información se elaboró un diagrama de flujo, considerando los principales compartimentos en el sistema de pastos marinos.

Particularmente en el área de Celestún existe información muy limitada de los flujos energéticos y productividad dentro del sistema. Se han realizado algunos estudios dentro del sistema utilizando el Programa ECOPATH como herramienta para entender su función. Al respecto, Chávez *et al.* (1993) determinaron que el sistema lagunar depende de tres fuentes de productores primarios: productores bénticos, fitoplancton y fitobentos proveniente de la zona marina. En este mismo sentido, Vega *et al.* (1993) estimaron para la pesquería de chinchorro playero que opera en el Banco de Ciampeche adyacente a la ría de Celestún, al detritus como una fuente importante y donde los organismos microbénticos son el principal eslabón con los carnívoros tope. Sin embargo, con respecto al ecosistema de manglar, no se ha llevado a cabo un análisis de sus flujos ni se ha descrito la cantidad y dirección de las transferencias energéticas que ocurren dentro de la comunidad, a partir de los cuales es posible evaluar en términos de producción, su valor como área de alimentación de los recursos que lo utilizan en alguna etapa de su ciclo de vida.

Objetivo

En este capítulo se intenta construir un modelo conceptual de la trama trófica del ecosistema de manglar a fin de evaluar la funcionalidad de la comunidad neotónica y su importancia dentro de las transferencias energéticas desde el consumo de productores primarios o detritus hasta los predadores tope. A través de este conocimiento, se podrá determinar la complejidad de la trama trófica del ecosistema y valorar cuantitativamente su producción para el sostenimiento de los diferentes componentes que la constituyen. Esta información es fundamental para comprender la función ecológica del manglar como área de crianza y alimentación.

Metodología

El ecosistema se analizó a través de la aplicación del Modelo ECOPATH, el cual fue elaborado para la construcción y análisis de las interacciones tróficas y flujos de nutrientes en los ecosistemas (Christensen y Pauly, 1996). Este sistema fue desarrollado inicialmente por Polovina (1984) para la estimación de biomasa y consumo alimenticio de varias especies o grupos de un ecosistema acuático y subsecuentemente combinado con varios conceptos de la teoría ecológica propuesta por Ulanowicz (1986) para el análisis de flujos entre elementos de un ecosistema. Descripciones detalladas del Programa ECOPATH se encuentran en Christensen y Pauly (1992a; 1992b; 1996).

Para el desarrollo del modelo y a fin de simplificar la información, el ecosistema se dividió en grupos de especies relacionadas (ecológicamente). Estos agrupamientos se consideraron según Polovina (1984), como el conjunto de especies que se encuentran en un hábitat físico común y presentan una dieta y ciclos de vida similares. El modelo ECOPATH une la producción de cada grupo con el consumo de todos ellos y usa estas uniones para estimar los parámetros que no hayan sido estimados (biomasa, producción o consumo promedio anual) en base a la ecuación del balance de masas expresada como:

$$\text{Producción} = \text{mortalidad por predación} + \text{acumulación de biomasa} \\ + \text{otra mortalidad} + \text{exportación}$$

Bajo este criterio, se supone que el ecosistema se encuentra en condiciones de equilibrio, es decir que la biomasa promedio anual para cada grupo de especies no cambia a través del año y la energía que entra y sale de cada grupo debe de estar por definición balanceada. Esta condición resulta en un sistema de ecuaciones con las interacciones de los grupos de especies que pueden ser descritas por ecuaciones determinísticas lineales (Polovina y Ow, 1983; Christensen y Pauly 1992 a, 1992b).

$$\text{Consumo} = \text{producción} + \text{respiración} + \text{alimento no asimilado}$$

La producción incluye toda la materia elaborada por cada uno de los grupos funcionales que constituyen el ecosistema, no obstante que ésta sea finalmente consumida, capturada o haya muerto por otras causas (enfermedad, parásitos) en el periodo de tiempo considerado y está dada por:

$$(P_i - B_i) (M_{2i} - P_i) (1 - EE_i) - EX_i = 0$$

donde P_i es la producción, B_i la biomasa promedio anual, M_{2i} la fracción de la biomasa del grupo de especies i que es consumida por todos los predadores, EE_i es la fracción de la producción del grupo i que pasa a través de la trama trófica al ser exportada del sistema o consumida dentro de él por los predadores, $(1 - EE_i)$ es otra mortalidad no atribuible a causas predatorias como la mortalidad por pesca, durante el desove y por enfermedad, EX_i es la exportación de i que implica emigración afuera del sistema o alimento ingerido de los predadores que no son parte de él.

Al balancearse el flujo energético de un grupo, los otros flujos deben de ser considerados (predador y presa). De esta manera,

$$B_i \cdot (P/B)_i \cdot EE_i - \sum_{j=1}^n B_j \cdot (Q_j/B_j) \cdot DC_{ji} - EX_i = 0$$

en donde B_i es la biomasa, $(P/B)_i$ la tasa de producción/biomasa, EE_i la eficiencia ecotrófica y DC_{ji} es la fracción de la presa i en la dieta del predador j , mientras que B_j es la biomasa y Q_j/B_j la relación entre el consumo/biomasa para el predador j , finalmente, EX_i es la exportación del sistema (incluyendo pesca) de la presa i .

En base a esta ecuación, en un sistema de n grupos se desarrollan n ecuaciones lineales, donde no es necesario que todos estos parámetros sean conocidos. De hecho, el modelo incluye una serie de algoritmos que calcula generalmente sólo un parámetro desconocido, que puede ser la B_i , P/B_i , Q/B_i o EE_i . En casos especiales, Q/B_i puede desconocerse en adición a uno de los otros parámetros; por el contrario, las exportaciones y la matriz de la composición de la dieta siempre son requeridos.

Componentes

Para la construcción del modelo trófico se incluyó la información de los resultados obtenidos a través de los análisis de contenido estomacal de las 32 especies de peces dominantes. De acuerdo al análisis de componentes principales descrito en el capítulo anterior (Fig. II-2), se consideraron 9 grupos funcionales para la comunidad íctica y se incluyeron a nivel de grandes grupos las presas: otros peces, fitoplancton, zooplancton, moluscos, microcrustáceos, macrocrustáceos, insectos, poliquetos, macrófitas y detritus, para conformar la matriz predador con un total de 19 grupos funcionales (Cohen *et al.*, 1990). En la Tabla III-I se presenta una lista de los grupos que conforman el modelo donde se especifica cada componente y en el caso de los peces, las especies que los constituyen.

Como primera etapa para el desarrollo del modelo, se incluyeron como parámetros de entrada para cada grupo funcional, la biomasa (B), las relaciones entre la producción/biomasa (P/B) y el consumo/biomasa (Q/B) estandarizados en gramos de peso húmedo/m²año. La eficiencia ecotrófica (EE) que indica la fracción de la producción que se transfiere a través de la trama trófica o es exportada y la eficiencia bruta de conversión alimenticia (GE), obtenida a partir de la relación entre la producción y consumo, son opcionales al permitir el programa la estimación de dos de los parámetros. Posteriormente, se agregó la composición de la dieta para cada grupo incluyendo predadores y presas (Tabla III-II). En el caso de los peces, el espectro trófico se determinó directamente de los análisis de los contenidos estomacales de cada una de las especies indicadas en la Tabla III-I, promediando el valor proporcional de las presas de cada grupo. Para el espectro trófico de los invertebrados, esta información se obtuvo del trabajo realizado por Odum y Heald (1972) en una zona de manglar de Florida. Las especies tope, intermedias y basales

se determinaron según las definiciones de Briand y Cohen (1984). Las tope, se alimentan de cualquier cosa dentro de la red, intermedias comen otras especies y son a su vez comidas y basales aquellas que no se "alimentan" de nada en la red. Esta clasificación no sólo contiene información topológica (forma de la red) pero también de tipo funcional, tales como las funciones tróficas generales consideradas por los miembros de la red (Pimm *et al.*, 1991).

Tabla III-I. Lista de los grupos funcionales utilizados dentro del modelo del ecosistema de manglar. Se describen los grupos o especies que los constituyen y en caso requerido se especifican las características que los definen.

Fitoplanctófagos	Grupo de especies que consumen preferentemente fitoplancton. <i>Harengula jaguana, Etrumeus teres, Mugil curema, Eucinostomus melanopterus</i>
Zooplanctófagos	Consumen preferentemente zooplancton. <i>Fundulus persimilis</i>
Cons. microcru-fitoplancton	Especies que consumen microcrustáceos bénticos y fitoplancton. <i>Garmanella pulchra, Lucania parva, Sardinella anchovia, Opsanus beta</i>
Cons. microcru-fito-zooplancton	Especies que incluyen en su dieta a los microcrustáceos bénticos, fitoplancton y zooplancton. <i>Anchoa hepsetus, A. mitchilli, Menidia colei, Floridichthys carpio.</i>
Cons. microcru-zooplancton	Especies que consumen microcrustáceos bénticos y zooplancton <i>Diapterus rhombeus, Rhomboplites aurorubens</i>
Cons. microcru-moluscos	Consumen microcrustáceos bénticos y moluscos <i>Spherooides testudineus, Cichlasoma urophthalmus</i>
Omnivoros	Consumen materia vegetal y animal <i>Opisthonema oglinum, Diapterus olisthostomus</i>
Cons. microcrustáceos	Su alimentación está constituida básicamente de microcrustáceos bénticos. <i>Eucinostomus gula, E. argenteus, Bairdiella chrysourea, B. ronchus, Micropogonias furnieri, M. undulatus, Achirus lineatus, L. rhomboides</i>
Piscívoros	<i>Synodus foetens, Strongylura marina, S. timucu, S. notata, Lutjanus griseus</i>
Otros peces	Peces no identificados o cuyas especies no corresponden a los grupos funcionales como las familias Gobidae y Poeciliidae.
Fitoplancton	Se considera al grupo de las clorofíceas y cianofíceas
Zooplancton	Agrupación a los huevos y larvas de peces, larvas de crustáceos, copépodos.
Microcrustáceos	Se incluyen a los copépodos harpacticóideos, anfípodos, ostrácodos, miscidáceos, isópodos.
Macrocrustáceos	Se consideran a los braquiuros y decápodos
Moluscos	Agrupación a los bivalvos y gasterópodos
Insectos	Agrupación a dípteros, himenópteros, coleópteros y larvas de insectos no identificadas.
Poliquetos	Dentro del grupo de los anélidos.
Macrófitas	<i>Chara sp. Batophora sp. Halodule wrightii, Thalassia testudinum</i>
Detritus	Conjunto de materia orgánica y organismos asociados como bacterias, microbios y hongos.

Tabla III-II. Matriz predador/presa para un ecosistema de manglar en la ría de Celestún, Península de Yucatán.

Presas	Predadores															
	CF	CZ	MF	MZF	MZ	MM	CM	Omn	Pis	Op	Zoo	Ins	Mic	Mac	Mol	Pol
Fitoplanctófaos (CF)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Zooplanctófaos (CZ)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Micro:ru-fitoplanctófaos (MF)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Micro:ru-zoo-fitoplanctófaos (MZF)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Micro:ru-zooplanctófaos (MZ)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Micro:ru-moluscos (MM)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Const.-microcrustáceos (CM)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Omnívoros (Omn)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Piscívoros (Pis)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Otros peces (Op)	0.00	0.07	0.01	0.02	0.00	0.03	0.07	0.00	0.12	0.17	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00
Zooplancton (Zoo)	0.07	0.82	0.07	0.24	0.31	0.01	0.02	0.10	0.02	0.11	0.01	0.00	0.00	0.00	0.22	0.00
Insectos (Ins)	0.00	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	0.05	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Microcrustáceos (Mic)	0.20	0.11	0.68	0.54	0.64	0.33	0.77	0.37	0.24	0.25	0.00	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00
Macro:rustáceos (Mac)	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.09	0.05	0.00	0.07	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Moluscos (Mol)	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.36	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.29	0.00	0.00
Poliquetos (Pol)	0.11	0.00	0.00	0.00	0.03	0.01	0.05	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00
Fitoplancton (Fi)	0.57	0.00	0.19	0.16	0.00	0.00	0.01	0.08	0.00	0.13	0.28	0.15	0.27	0.11	0.32	0.05
Macrófitas (MFi)	0.04	0.00	0.03	0.01	0.03	0.04	0.03	0.45	0.07	0.08	0.00	0.34	0.00	0.00	0.23	0.19
Detritus (Det)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.06	0.72	0.51	0.68	0.43	0.23	0.76
Totale:	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00

Productores primarios (fitoplancton, macrófitas)

La productividad primaria fitoplanctónica se determinó con base en el contenido de oxígeno disuelto de botellas claras y oscuras (Strickland y Parsons, 1972). La relación P/B se calculó promediando el valor citado en Chávez *et al.* (1993) y Vega *et al.* (1993) para la misma área de estudio. Para los productores bénticos se utilizaron índices referidos en Yáñez-Arancibia y Day (1988) para regiones adyacentes.

Zooplancton

Los resultados de la biomasa del zooplancton fueron obtenidos por el laboratorio de plancton del CINVESTAV a través de muestreos realizados conjuntamente con el de peces para las mismas estaciones, mientras que la relaciones P/B y Q/B se tomaron de Chávez *et al.* (1993) y de Batllori *et al.* (1987) para la misma zona.

Comunidad bentónica (Microcrustáceos, moluscos y poliquetos)

La biomasa para cada uno de los componentes que constituyen parte de la comunidad bentónica, se determinó a partir de recolectas realizadas en la zona de manglar conjuntamente con el muestreo de peces por medio de una draga Van-Been de 25 x 26 cm y 11.3 cm. Los resultados obtenidos para los anfípodos, copépodos harpacticoides, tanaidáceos, isópodos y ostrácodos se estandarizaron a unidades de g/m²año. Su productividad se estimó usando la fórmula empírica de Robertson (1979).

$$P = (B/42) e^{5.25 - 0.726 \ln t}$$

donde B es la biomasa en el tiempo de muestreo, t el tiempo de vida de la especie estimado en años y P la productividad anual. P y B tienen unidades de densidad. Esta fórmula se aplicó a los poliquetos, microcrustáceos (anfípodos, tanaidáceos), peneidos (camarones y jaibas) y moluscos (gasterópodos y bivalvos). Las estimaciones de la longevidad usadas fueron 1, 1, 3, 1 años (Rainer, 1982). Los valores de Q/B para estos grupos se obtuvieron de los modelos realizados en la misma zona por Chávez *et al.* (1993) y Vega *et al.* (1993).

Insectos

La biomasa de los insectos se registró a partir de las colectas del plancton realizadas durante los muestreos de este estudio por el laboratorio de Plancton del CINVESTAV, mientras que su relación con la productividad (P/B) y consumo (Q/B) se obtuvieron de Palomares *et al.* (1993).

Los grupos de peces

Las biomásas promedio para cada grupo, se determinaron a partir de las colectas bimensuales realizadas en ambas zonas de manglar durante los dos años de estudio (1992-1994) expresadas en gramos de peso húmedo por año. Las tasas de consumo (Q/B) se estimaron del modelo empírico de Palomares y Pauly (1989). Este parámetro indica la cantidad de alimento consumido que se traduce en músculo (biomasa) por una población de peces a través del proceso de crecimiento y refleja el número de veces que una población consume su propio peso al año:

$$\ln Q/B = -0.178 - 0.202 \ln W_{\infty} + 0.612 \ln T + 0.516 \ln A + 1.26 F$$

donde W_{∞} es el peso máximo o asintótico en g; T es la temperatura promedio del hábitat en °C; F se refiere al tipo del alimento (0 en carnívoros; 1 en herbívoros y 0.5 en omnívoros); A es un índice que se refiere al nivel de actividad para una especie de pez: en base al aspecto de la aleta caudal estimado a partir del cociente entre su altura (h) y área (s), donde $A = h^2/s$. Un valor alto, indica que el pez es de natación rápida y continua, mientras que uno bajo se refiere a una natación más lenta. Para algunas especies no sujetas a explotación como los ciprinodontidos, no fue posible encontrar información sobre sus parámetros poblacionales, tomándose en este caso, la W_{∞} de otra especie relacionada dentro del mismo grupo funcional.

Bajo la consideración de que el ecosistema se encuentra en estado estable y de que el crecimiento de las poblaciones individuales se describe a través de la función de Von Bertalanffy (Allen, 1971), la relación entre la producción y biomasa (P/B) de cada grupo se consideró equivalente a su tasa instantánea de mortalidad (Z) (Christensen y Pauly, 1996). Obviamente para cada componente, el valor de Q/B - (productos de excreción y nitrogenados) debe ser mayor que P/B (o Z).

$$Z = P/B = \text{otra mortalidad} + \text{mortalidad por predación} + \text{captura} + \text{exportación}$$

La otra estimación que se considera opcional dentro del modelo es la *Eficiencia de conversión alimenticia (GE)* que se define como el cociente entre la producción y consumo. En la mayoría de los casos GE tiene un rango de 0.1 a 0.3 dado que el consumo de la mayoría de los grupos es alrededor de 3-10 veces mayor que su producción. Sin embargo, se encuentran excepciones como es el caso de los arrecifes de coral, bacterias, larvas de peces y otros organismos con altas tasas de crecimiento. Slobodkin (1980) sugiere una GE de 0.1 para los peces, sin embargo, esta estimación generalmente es demasiado alta para los peces adultos de talla comercial y muy baja para los juveniles.

Para el ecosistema de manglar, las capturas no se consideraron significativas al ser hábitats críticos de especies en estadio juvenil. El valor asignado de este parámetro para todos los componentes fue de 0. En este mismo sentido, la exportación sólo se consideró para el grupo de los piscívoros. El dato de captura de este grupo (0.26) se obtuvo de los registros de Pesca en Celestún (SEPESCA, 1994) para el pargo (*Lutjanus griseus*), dado que de las cinco especies que comprenden este grupo, ésta es la de mayor valor comercial.

Resultados

Entrada y parametrización del modelo

Al iniciar el funcionamiento del modelo con los datos de entrada previamente mencionados, se encontró un desbalance de flujos. Dentro de los datos que fue necesario ajustar se encontraron las relaciones P/B y Q/B de los grupos que incluyen el componente íctico, cuyos bajos valores proporcionaron Eficiencias Ecológicas (EE) demasiado elevadas (15.0). Estos resultados no pueden ser posibles, dado que indican que la producción de cada grupo dentro del ecosistema, es mayor que su consumo. Cabe resaltar que los valores de EE dentro de la naturaleza están dentro del rango de 0 a 1.0, donde el mínimo indica que el grupo no es consumido por ningún otro dentro del sistema ni es exportado. Inversamente, el valor cercano o igual a uno sugiere que el grupo es fuertemente predado o bien que la presión por pesca es demasiado elevada no dejando que los individuos mueran por su edad o por alguna otra causa natural. Se considera que el origen de este desbalance se debe a la estimación de los parámetros Q/B y P/B a partir de ejemplares adultos, cuando la mayoría de las especies presentes en el manglar son juveniles. Por tal motivo, considerando que en etapa juvenil los peces presentan una producción mayor en relación a su biomasa y a su vez están sujetos a una mayor tasa de mortalidad principalmente por predación se consideró una P/B de 3.0 y GE de 0.4 para todos los grupos de peces. La entrada de ambos parámetros proporcionó una Q/B de 7.5, que indica una alta tasa de consumo en relación a la biomasa. Esto permitió balancear el modelo hasta la obtención de EE menores de 1.0 (Tabla III-III).

Similarmente, se encontraron discrepancias entre las biomásas del zooplancton y de los microcrustáceos, por lo que éstas se estimaron a partir del modelo introduciendo una P/B de 15.0 para los microcrustáceos y de 13.0 para el zooplancton

considerando que en ambos grupos existe una alta producción en relación a su biomasa. El criterio utilizado para escoger estos valores fue en base a resultados obtenidos por Möller *et al.*, 1985 para diversos grupos bénticos de áreas costeras y Vega *et al.*, 1993 para el zooplancton. Por otra parte, la Eficiencia bruta de Conversión alirnenticia (GE) se consideró de 0.3 y 0.2, respectivamente tomando en cuenta los valores referidos para estos grupos en Vega *et al.*, 1993 para la misma zona. Posterior a la entrada de los datos requeridos para el modelo como fue la biomasa, producción/biomasa (P/B), el consumo/biomasa (Q/B) y consumo de cada uno de los grupos funcionales, se realizó la parametrización del modelo identificando primeramente los valores altos de $EE > 1.0$ (que significan mortalidades por predación y pesca mayores a lo posible). De estos grupos se revisó sobre cuáles se generaba la mayor mortalidad por predación (de las tablas de mortalidad) y se redujo la cantidad consumida (en la matriz predador/presa) ajustando la dieta al grupo de interés. Esto se realizó hasta obtener el balance del modelo.

Posterior a la parametrización, se realizó el mejor ajuste del modelo a través de una rutina denominada *Ecoranger* que permite la entrada de un intervalo de valores promedio/moda para todos los parámetros básicos como la biomasa, las tasas de consumo y producción, las eficiencias ecotróficas y todos los elementos de la composición de las dietas. El criterio que se siguió fue el de mínimos residuales con una variabilidad del 10%, a través del cual se minimiza la suma de los cuadrados residuales. Con este procedimiento, el modelo se ejecutó repetidamente hasta lograr el mejor ajuste y obtener los valores mínimos residuales.

Los valores de entrada para cada uno de los grupos funcionales, así como los parámetros estimados seleccionados con la rutina del ECORANGER se presentan en la Tabla III-III, donde se observa que los valores más altos de P/B y Q/B corresponden a los cuatro grupos que constituyen la base trófica del sistema: zooplancton, fitoplancton, microcrustáceos y macrocrustáceos. Adicionalmente, los valores más altos de EE , que es la fracción de la producción que se transfiere a través de la trama trófica o es exportada, corresponde al grupo de los microcrustáceos (0.92) y fitoplancton (0.94). Por el contrario, los valores más bajos de este parámetro se encontraron en los peces y macrófitas, lo que indica una baja tasa de predación hacia esos grupos debido a la función de protección del hábitat de manglar para los peces que lo utilizan.

Tabla III-III. Valores de entrada y parámetros calculados (en paréntesis) para el modelo del ecosistema de manglar de Celestún. La exportación (capturas) se encuentran en g/m^2 año, La producción entre biomasa (F/B) y el consumo entre biomasa (Q/B) son tasas anuales, mientras que las biomásas se expresan en g/m^2 . EE es la eficiencia ecotrófica y GE la eficiencia bruta de conversión alimenticia (P/Q); ambas sin unidades.

Componentes	Exportación	B	P/B	Q/B	EE	GE
1. Fitoplanctófagos	0.00	0.59	2.62	(5.97)	(0.21)	0.40
2. Zooplanctófagos	0.00	0.09	3.76	(8.47)	(0.31)	0.44
3. Cons. microcru-fitoplancton	0.00	0.22	2.57	(8.51)	(0.53)	0.30
4. Cons. microcru-zoo-fitoplancton	0.00	7.01	3.12	(7.45)	(0.13)	0.42
5. Cons. microcru-zooplancton	0.00	0.20	3.58	(10.97)	(0.85)	0.33
6. Cons. microcru-moluscos	0.00	6.37	2.52	(8.37)	(0.08)	0.30
7. Cons. microcrustáceos	0.00	8.64	3.09	(7.09)	(0.34)	0.44
8. Omnívoros	0.00	0.38	3.06	(8.97)	(0.38)	0.34
9. Piscívoros	0.26	4.04	2.77	(6.13)	(0.45)	0.45
10. Otros peces	0.00	12.31	3.33	(8.23)	(0.71)	0.40
11. Zooplancton	0.00	(10.40)	13.75**	69.91***	(0.62)	0.20*
12. Insectos	0.00	(0.61)	15.54***	51.93***	(0.72)	(0.30)
13. Microcrustáceos	0.00	8.64	15.75	(50.51)	(0.92)	0.31*
14. Macrocrustáceos	0.00	4.05	4.01	14.86**	(0.87)	(0.27)
15. Moluscos	0.00	26.50	1.84	9.58**	(0.83)	(0.19)
16. Poliquetos	0.00	9.75	3.84	13.48*	(0.64)	(0.29)
17. Fitoplancton	0.00	7.25*	65.55**	0.00	(0.94)	-
18. Macrófitas	0.00	153.42°	7.45**	0.00	(0.10)	-
19. Detritus	0.00	2400*	-	-	(0.64)	-

* Obtenido de Chávez et al., 1993

** De Yáñez-Arancibia y Day, 1988

*** Tomado de Palomares et al., 1993

* Obtenido de Vega et al., 1993

** Obtenido de Battlori et al., 1987

° Obtenido de Herrera-Silveira, 1995

°° De Möller et al., 1985

Estimadores del ecosistema

El total de los flujos en el sistema (recambio global), es considerado por Ulanowicz (1986) como "el tamaño del sistema en términos de flujo" y su valor es utilizado como parámetro comparativo entre ecosistemas (Christensen, 1995). Del total determinado para el sistema de manglar, 22.7% se utiliza para los procesos respiratorios, 0.01 % en exportación y 35% se canaliza al detritus (Tabla III-IV).

La productividad neta, que adiciona la producción primaria de todos los productores, alcanzó un valor de 15,500.32 ton/km^2 año y las relaciones producción/

respiración (P/R) y producción/biomasa (P/B), mayores de uno. Ambas relaciones son consideradas por Odum (1971) como parámetros energéticos de la comunidad que expresan la madurez del sistema. Adicionalmente el número de uniones dentro del modelo (Índice de Conectancia), que es proporcional al número de grupos funcionales que constituyen el sistema (Nee, 1990) alcanzó un valor de 0.3 y el Índice de omnivoría de 0.2. Este índice es una medida de la distribución de las interacciones tróficas entre los diferentes niveles tróficos del sistema. El índice de reciclamiento de Finn (1976), expresado como porcentaje indica que el 13.4% del recambio global del sistema es reciclado. Adicionalmente se obtuvo la longitud de vía, que se define como el número promedio de grupos con entradas y salidas de energía. En este caso el valor obtenido fue de 4.4. Se espera que tanto la diversidad de flujos como el reciclamiento y la longitud de vía, se incrementen con la madurez del sistema.

Tabla III.IV. Resumen de las estadísticas de los flujos energéticos dentro del sistema de manglar de Celestún (ton/km año), utilizados para evaluar el estado de un ecosistema.

Recambio global del sistema	4581.0
Suma de todos los consumos	1931.4
Suma de todas las exportaciones	0.3
Suma de todos los flujos respiratorios	1040.2
Suma de todos los flujos a detritus	1608.7
Producción neta del sistema	15550.3
Producción primaria total/respiración total	15.9
Producción primaria total/biomasa	64.0
Índice de conectancia	0.3
Índice de omnivoría del sistema	0.2
Índice de reciclamiento de Finn	13.4
Longitud promedio de la vía de Finn	4.4

Estimadores de los grupos funcionales

Lindeman (1942) introdujo el concepto de nivel trófico y posteriormente fue considerado a un nivel fraccional por Odum y Heald (1975). Dentro del ECOPATH se incluye esta rutina, donde por definición el detritus y los productores primarios como el fitoplancton y las macrófitas presentan un nivel trófico igual a uno. Para los otros grupos su valor depende de la suma de los niveles tróficos de sus presas, multiplicado por la proporción de la presa dentro de la dieta de la especie. Complementario al nivel trófico, el índice de omnivoría (*IO*) describe la conducta alimenticia de los grupos de consumidores y se calcula como la varianza del nivel trófico del grupo de presas consumidas por el predador.

$$IO_i = \sum_{j=1}^n (TL_j - TL)^2 \cdot DC_{ij}$$

IO_i , es el Índice de omnivoría, TL_j es el nivel trófico de la presa j , TL el nivel trófico promedio de todas las presas y DC_{ij} es la fracción de la presa (j) en la dieta promedio del predador i . Un valor del *IO* de cero indica que el consumidor es un especialista que se alimenta de un solo nivel trófico, mientras que un valor alto sugiere una dieta constituida por muchos niveles tróficos.

De los diversos componentes, el grupo de los piscívoros de mayor nivel trófico (3.5), actúa como el predador tope, mientras que los poliquetos al consumir preferentemente detritus presentan el valor más bajo (2.0) y el menor *IO* al alimentarse básicamente del detritus (75%). El componente de mayor generalización trófica con el mayor *IO* (0.59) correspondió a "otros peces", que consumen presas de diversos niveles tróficos (Tabla III-V).

En esta misma tabla, se presentan algunos parámetros bioenergéticos para cada grupo como la producción, asimilación y respiración que se expresan en ton/km²año. Esta última, es calculada por el ECOPATH como la diferencia entre la parte asimilada y la producción que no se atribuye a producción primaria ($R=A-P$). La relación entre la respiración y asimilación se espera que sea cercana a la unidad, dado que ésta no puede exceder a la asimilación, a excepción de los organismos de

niveles tróficos inferiores, donde se espera que deba de ser menor en los organismos de los niveles tróficos inferiores. En los parámetros estimados se encontró que los grupos funcionales que incluyen a los peces destinan una mayor proporción del alimento asimilado (40 a 60%) a producción, mientras que en los invertebrados el porcentaje del alimento asimilado dirigido a producción varió de 24% en los moluscos hasta un 41% en los microcrustáceos.

Tabla III-V. Parámetros ecológicos de los componentes que constituyen el ecosistema de manglar obtenidos por rutinas del ECOPATH. Nivel trófico (NT), índice de omnivoría (IO), Omnivoría (IO), asimilación (A), producción (P) y respiración (R). Unidades en ton/km²año. Cons: Consumidores, Microcru: microcrustáceos, Zoo: Zooplancton.

Componentes	NT	IO	A	P	R
Piscívoros	3.57	0.42	19.78	11.18	8.61
Zooplancatófagos	3.09	0.07	0.60	0.33	0.64
Cons. microcrustáceos	3.09	0.12	38.16	20.70	17.40
Otros peces	3.04	0.59	81.05	40.94	40.10
Cons. microcru-zooplancton	3.01	0.03	1.76	0.72	1.59
Cons. microcru-moluscos	3.00	0.25	42.65	16.06	26.59
Cons. microcru-zoo-fitoplancton	2.89	0.18	41.77	21.82	19.95
Cons. microcru-fitoplancton	2.83	0.20	1.49	0.56	0.93
Macrocrustáceos	2.59	0.45	48.15	20.70	31.92
Omnívoros	2.49	0.27	2.72	1.16	1.56
Fitoplanctófagos	2.42	0.28	2.79	1.53	1.26
Moluscos	2.22	0.17	203.09	48.66	154.47
Microcrustáceos	2.04	0.04	349.23	136.19	213.13
Poliquetos	2.00	0.00	105.15	37.44	67.70
Zooplancton	2.01	0.01	581.39	142.95	438.49
Insectos	2.01	0.01	25.34	9.47	15.87
Fitoplancton	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Macrófitas	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Detritus	1.00	0.44	0.00	0.00	0.00

Traslape de nicho

El índice de traslape sugerido por Pianka (1973) y derivado de las ecuaciones de Lotka-Volterra se utiliza en el modelo para describir las diversas clases de repartición del nicho trófico entre dos grupos de especies (j) y (k). Se estima a partir de la siguiente ecuación:

$$O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n (p_{ji} \cdot p_{ki})}{(\sum_{i=1}^n (p_{ji}^2 + p_{ki}^2) / 2)}$$

donde O_{jk} es el índice de traslape, p_{ji} y p_{ki} son las proporciones del recurso i usado por la especie j y k , respectivamente. El índice es simétrico y sus valores se encuentran entre cero a uno. Es cero cuando no se traslapan dos especies y la unidad representa una sobreposición completa del nicho al utilizar los mismos recursos.

En la Tabla III-VI se presentan los resultados obtenidos sobre el valor del índice de traslape trófico entre los predadores, donde no obstante existen grupos como los zooplanctófagos y fitoplanctófagos que no utilizan los mismos recursos alimenticios, se encuentran grupos cuya magnitud de sobreposición del nicho es alta por compartir las mismas presas. Dentro de éstos, se encuentra el de los consumidores de microcrustáceos y fitoplancton (microcru-fitoplanctófagos), cuyo nicho se traslapa con los grupos que incluyen alguna de estas presas como componente importante en su alimentación alcanzando valores del índice de uno o muy cercanos a este valor.

Tabla III-VI. Traslape de nicho trófico entre los predadores del ecosistema de manglar de la ría de Celestún. El valor del índice es estimado por una rutina del programa ECOPATH considerando la versión de Pianka (1973).

Presas	Predadores															
	CF	CZ	MF	MZF	MZ	MM	CM	Om	Pis	Op	Zoo	Ins	Mic	Mac	Mol	Pol
Fitoplanctófagos (CF)	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Zooplanctófagos (CZ)	0.00	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Microcru-fitoplanctófagos (MF)	1.00	0.00	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Microcru-zoo-fitoplanctófagos (MZF)	1.00	0.00	1.00	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Microcru-zooplanctófagos (MZ)	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Microcru-moluscos (MM)	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cons. microcrustáceos (CM)	0.75	0.57	0.75	0.75	0.57	0.75	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Omnívoros (Om)	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	0.75	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-
Piscívoros (Pis)	0.48	0.83	0.48	0.48	0.83	0.48	0.92	0.48	1.00	-	-	-	-	-	-	-
Otros peces (Op)	0.15	0.85	0.15	0.15	0.85	0.15	0.70	0.15	0.89	1.00	-	-	-	-	-	-
Zooplancton (Zoo)	0.01	0.18	0.01	0.01	0.18	0.01	0.12	0.01	0.17	0.20	1.00	-	-	-	-	-
Insectos (Ins)	0.11	0.94	0.11	0.11	0.94	0.11	0.69	0.11	0.91	0.96	0.21	1.00	-	-	-	-
Microcrustáceos (Mic)	0.08	0.33	0.08	0.08	0.33	0.08	0.32	0.08	0.39	0.59	0.20	0.50	1.00	-	-	-
Macrocrustáceos (Mac)	0.00	0.50	0.19	0.19	0.50	0.19	0.53	0.19	0.61	0.72	0.15	0.63	0.77	1.00	-	-
Moluscos (Mol)	0.00	0.12	0.00	0.00	0.12	0.00	0.08	0.00	0.12	0.31	0.04	0.13	0.36	0.56	1.00	-
Poliquetos (Pol)	0.02	0.04	0.02	0.02	0.04	0.02	0.04	0.02	0.05	0.06	0.01	0.06	0.09	0.08	0.03	1.00

Adicionalmente, el índice de traslape de nicho sugiere el diferente grado de repartición de los tipos alimenticios básicos entre los predadores. En este caso, las partes proporcionales de un misma presa entre dos predadores puede ser interpretada como la fracción de la presa que contribuye a las dietas de la especie *j* y *k*. Ésto es más claro en el grupo que consume microcrustáceos, zooplancton y fitoplancton (microcru-zoo-fitoplanctófagos), donde se observa que su interacción trófica es mayor con los fitoplanctófagos (1.0), menor con los que consumen microcrustáceos (0.8) y prácticamente no existe con los zooplanctófagos. Estos resultados indican que la trama trófica del ecosistema de manglar se caracteriza por la complejidad y el gran número de interacciones tróficas entre los predadores al compartir los recursos que constituyen la base del sistema como el fitoplancton, zooplancton y microcrustáceos.

Agregación trófica

Considerando el recambio del sistema a través de su agregación en niveles tróficos discretos, se observó que el 58% del total de los flujos, comprende al detritus/productores primarios (Nivel trófico I), 34.9 % a los herbívoros (Nivel II), 6.0, 0.7 y 0.1% para los consumidores de primer, segundo y tercer orden, respectivamente. Adicionalmente, las eficiencias de las transferencias considerando todos los flujos para los diferentes niveles tróficos tuvieron un rango de 9.2 a 17.4, con una tendencia de presentar los valores más bajos en los niveles tróficos superiores.

En la figura III-1, se observa que de un recambio global del sistema de 4545 g/m²año, el 58.0% del total de los flujos fueron a detritus, 22.9% a respiración, 19.0% en actividades predatorias y sólo el 0.1% es exportado. También se observa que la proporción de flujos originados del detritus fue de 0.65. Esta relación se obtiene al dividir los flujos que se originan del detritus entre los flujos que se derivan tanto del detritus como de los productores primarios. Este cociente puede ser visto como un índice de la importancia del detritus en un sistema y es considerado por Odum (1969) como una medida de la madurez.

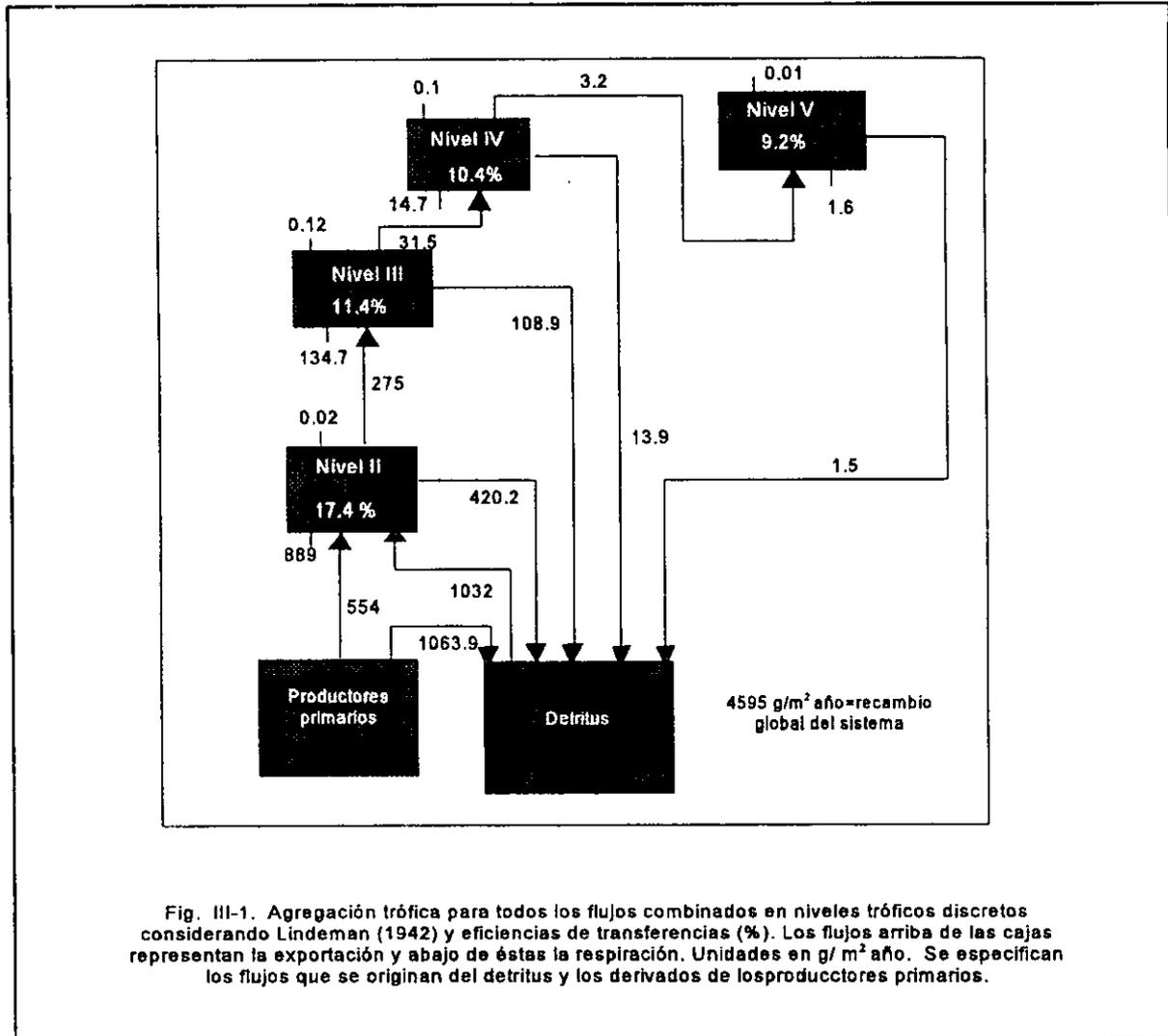
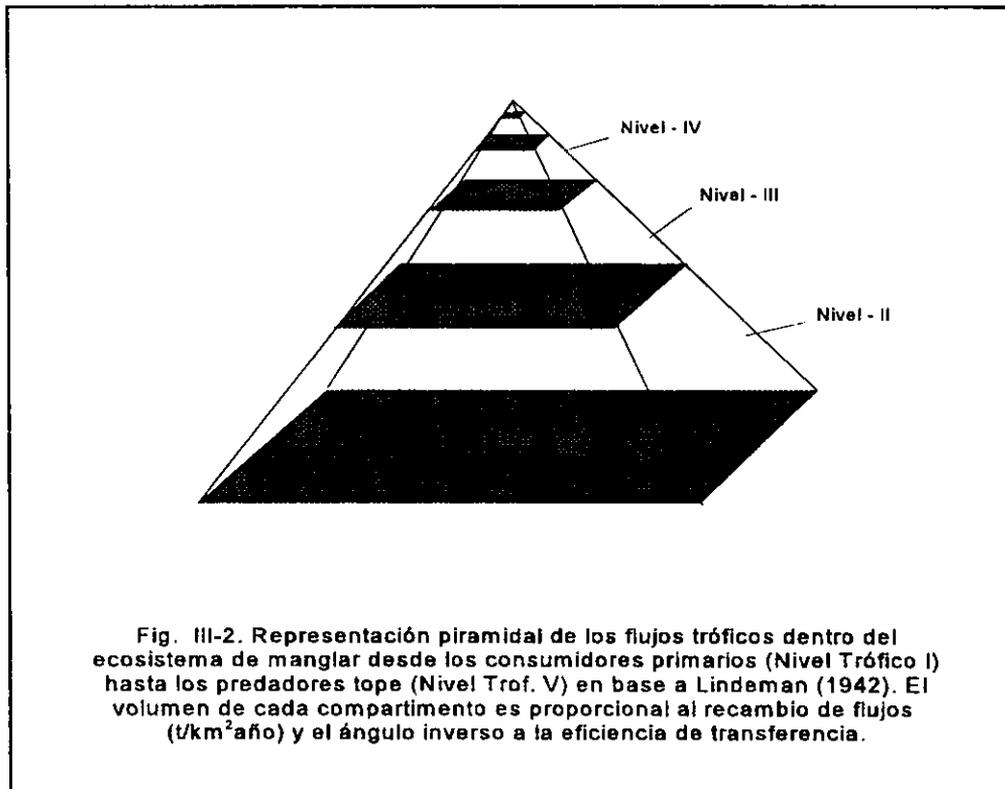


Fig. III-1. Agregación trófica para todos los flujos combinados en niveles tróficos discretos considerando Lindeman (1942) y eficiencias de transferencias (%). Los flujos arriba de las cajas representan la exportación y abajo de éstas la respiración. Unidades en g/m^2 año. Se especifican los flujos que se originan del detritus y los derivados de los productores primarios.

En la Fig. III-2 se representan los flujos tróficos dentro del sistema en forma de una pirámide tridimensional, considerando la bidimensional de Lindeman (1942). Para el cálculo de esta pirámide, se considera la biomasa de cada grupo dentro del sistema distribuida sobre los niveles tróficos. El volumen de cada compartimento representa a su vez los flujos para cada nivel trófico en proporción a su recambio total y el ángulo de la pirámide, la eficiencia de transferencia entre los flujos. Para el sistema de

manglar, el esquema piramidal refleja que el mayor porcentaje de los flujos dentro del sistema proviene de los primeros niveles tróficos y dado que el ángulo es agudo sugiere una alta eficiencia de transferencia desde los productores primarios a los niveles tróficos superiores.



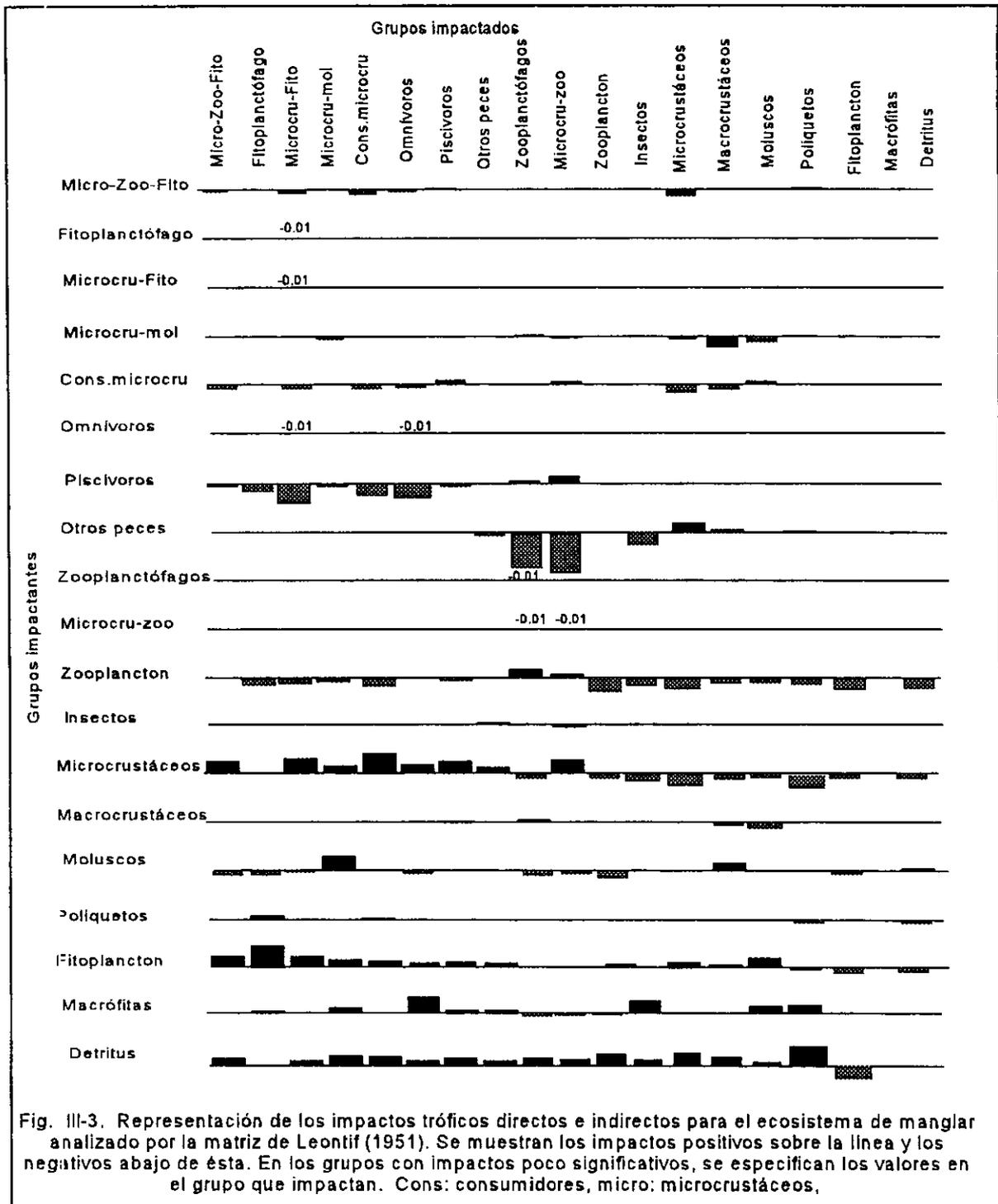
Impacto Trófico Mezclado

Los impactos tróficos directos e indirectos de cada grupo sobre los demás se evaluaron usando un método desarrollado por Leontif (1951) para estimar las interacciones en la economía de los Estados Unidos de Norteamérica a través de lo que se ha denominado como la matriz de Leontif. Este concepto fue introducido a la ecología por Hannon (1973) y Hannon y Joiris (1989) y posteriormente ejecutado en una rutina del ECOPATH por la metodología desarrollada por Ulanowicz y Puccia

(1990) para evaluar el efecto que tiene el cambio en la biomasa de un grupo sobre la biomasa de los otros dentro del sistema. Estos impactos directos e indirectos se representan gráficamente en un histograma, en cuya izquierda (hileras) se especifican los grupos que impactan a los otros que se encuentran arriba de éste (columnas). Los impactos representados en la gráfica en forma de barras, se interpretan de manera relativa, lo que permite su comparación. En los positivos, las barras se dirigen hacia arriba de la línea y en los negativos abajo de ésta.

Sobre los resultados obtenidos, se observa en la Fig. III-2 que los predadores tope tienen un impacto negativo sobre sus presas preferidas como son el grupo de los consumidores de microcrustáceos y zooplancton y uno indirecto de menor proporción (0.01, no visible en la figura) pero positivo sobre la presa de su presa, lo que se conoce como efecto de cascada. Similarmente, el grupo de "otros peces" tiene un impacto negativo sobre los zooplanctófagos y los consumidores de microcrustáceos y zooplancton (microcru-zoo) y uno indirecto con tendencia positiva sobre el zooplancton (0.01) y microcrustáceos (0.06). Ésto sugiere que el aumento en la biomasa del predador se va a reflejar en una disminución de la biomasa de su presa. Por el contrario, el incremento en biomasa de los recursos alimenticios que constituyen la base trófica del sistema como son los microcrustáceos, fitoplancton y detritus favorece a la mayoría de los grupos, los cuales tienen un impacto negativo sobre sí mismos, lo que se interpreta como un incremento de competencia por los recursos alimenticios dentro del mismo grupo.

Esta rutina también se considera como un análisis de sensibilidad (Majkowski, 1982). Así en este caso, se puede considerar que el impacto de los siguientes grupos: a) fitoplanctófagos, b) consumidores de microcrustáceos y fitoplancton, c) zooplanctófagos y d) consumidores de microcrustáceos y zooplancton, sobre cualquier otro grupo del sistema es insignificante, es decir que estos peces son tan escasos para tener un impacto cuantitativo, y si éste existe, es tan bajo que no se observa en la figura. Ésto puede sugerir que en lugar de dedicar un esfuerzo en definir la estimación de un parámetro para estos grupos, uno debe de concentrarse sobre aquellos cuyo impacto positivo o negativo sea de mayor importancia para el funcionamiento del sistema (Christensen y Pauly, 1996).



Propiedades del sistema

Derivadas de la teoría de la información se tiene el *recambio global*, la *ascendencia (A)* y la *capacidad de desarrollo del sistema (C)* (Ulanowicz y Norden, 1990; Baird y Ulanowicz, 1993). El recambio global refleja la talla de un sistema y se obtiene a partir de la suma de todos sus flujos:

$$\text{Recambio global} = \text{consumo} + \text{exportación} + \text{respiración} + \text{total de flujos a detritus}$$

Por otra parte, la *ascendencia* es una medida del crecimiento y desarrollo de un sistema, donde el crecimiento está representado por un incremento en el recambio de energía y el desarrollo por un incremento en el contenido de información de los flujos. Esta propiedad se incrementa a medida que el sistema madura a través de una serie de etapas y se estima a partir del producto del recambio global y el contenido de información de los flujos. El límite superior de la *ascendencia* es la *capacidad de desarrollo del sistema*, la cual mide su potencial para crecer. La diferencia entre estas dos últimas propiedades es denominada el "*overhead*", el cual indica el límite para el incremento de la *ascendencia* y refleja el potencial de reserva cuando el sistema se enfrenta a perturbaciones no esperadas (Christensen, 1994).

En la tabla III-VIII se presentan los valores en flowbits obtenidos para cada uno de estas propiedades del sistema con sus porcentajes equivalentes. La *ascendencia* total que incluye las contribuciones aditivas de todos los componentes alcanzó un tamaño en términos de flujo de 4581.29 flowbits, el cual comprende el 24.7% del total de la *capacidad de desarrollo* (20,802 flowbits) y un contenido de información de 1.1. Del total de la *ascendencia*, el 74% se utiliza en flujos internos (*ascendencia interna*), el 25.5% en *respiración* y sólo 0.04% en *exportación*. Asimismo sugiere que su potencial de reserva para los flujos internos (*ascendencia interna*) y *respiratorios* es de 8281 y de 2246 flowbits, respectivamente, que equivale al 53% y 14% del *overhead* del sistema. Adicionalmente a estos atributos del sistema se determinaron varios índices que representan su estado de desarrollo en términos de estabilidad. Dentro de éstos, la *ascendencia relativa* determinada a partir de la relación entre la *ascendencia* y la *capacidad de desarrollo del sistema (A/C)* alcanzó un valor de 24.7% y el *índice de reciclamiento de Finn* del 13.4%. Cabe mencionar, que el valor de la *ascendencia relativa* representa el grado sobre el cual el sistema realiza crecimiento, organización y desarrollo del sistema. Baird et al. (1991) consideran que la

ascendencia relativa además de ser una medida de la madurez del sistema es una medida de estrés; mientras que el índice de Finn indica la proporción de los flujos reciclados con respecto al recambio total del sistema (Finn, 1976). Cuanto mayor es el valor del índice, mayor es la proporción reciclada y más maduro ó menos estresado está el sistema (Odum, 1969).

Otra medida global obtenida a partir del análisis y derivada de la función logarítmica de Shannon-Weaver (Shannon, 1948) es la diversidad de los flujos. El valor de este índice es de utilidad para comparar ecosistemas en términos de perturbaciones y ha sido sugerida como una medida de la capacidad de un sistema para la homeostasis (MacArthur, 1955) y para su desarrollo (Ulanowicz, 1986). De acuerdo a Ulanowicz y Wulff (1991), cuando mayor es la diversidad de flujos, el sistema tiene mayor capacidad para hacer frente a las perturbaciones. El valor obtenido para el ecosistema de manglar (4.5) es similar a los obtenidos por Baird y Ulanowicz (1993) en sistemas poco impactados.

Fuente	Ascendencia	%A	Overhead	%O	Capacidad	%C
Importación	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Flujos internos	3824.0	18.4	12105.0	58.2	15929.0	76.6
Exportación	2.0	0.0	1.0	0.0	3.0	0.0
Respiración	1311.0	6.3	3557.0	17.1	4869.0	23.4
Totales	5138.0	24.7	15664.0	75.3	20802.0	100.0

En la Fig. III-3 se representa el modelo del flujo trófico del ecosistema de manglar, donde cada una de las cajas comprenden los 19 componentes funcionales que lo constituyen y cuyo volumen es proporcional a la biomasa. La posición vertical de cada caja dentro de la gráfica está en función del nivel trófico determinado para cada componente. En la parte inferior se representan los grupos de los niveles tróficos inferiores como el fitoplancton, macrófitas y detritus, mientras que en las cajas de la parte superior a los diferentes consumidores donde la mayoría de ellos ocupan el

el segundo y tercer nivel trófico. Los predadores tope están conformados por el grupo de los piscívoros (3.6). Todos los flujos expresados en $\text{ton}/\text{km}^2\text{año}$ que entran a una caja lo hacen por la parte inferior de la misma, mientras que los que salen se representan en la parte superior. En la misma figura se especifican para cada grupo la biomasa (B), producción (P), consumo (Q), las pérdidas por respiración, los flujos a detritus y la cantidad de biomasa consumida (canibalismo).

A través del diagrama se observa que el detritus y fitoplancton representan la mayor biomasa y producción, mientras que la mayor tasa de consumo y gasto en procesos metabólicos (respiración) se encontró para el zooplancton (727.5 y 438.5 $\text{ton}/\text{km}^2\text{año}$ respectivamente), seguida por la de los microcrustáceos (436.5 y 213.1 $\text{ton}/\text{km}^2\text{año}$). Los flujos a detritus variaron entre 1.4 para los omnívoros a 199.0 $\text{ton}/\text{km}^2\text{año}$ para el zooplancton y los flujos dirigidos a canibalismo con un rango entre 0.3 para los insectos y 17.2 en otros peces.

Discusión

El ciclo de materiales y energía en los ecosistemas naturales es considerado como un proceso importante dentro de su funcionamiento (Odum, 1969). Las complejas interacciones de origen biológico, biogeoquímico y físico determinan las proporciones de estos flujos y la eficiencia con la cual la energía es asimilada, transferida y disipada entre los componentes que constituyen el sistema, contribuyendo de esta manera a su conducta autónoma (Ulanowicz, 1986).

Actualmente se ha incrementado el interés sobre la ecología de los ecosistemas y sus atributos (Baird *et al.*, 1991; Baird y Ulanowicz, 1993; Christensen y Pauly, 1993). Sobre este aspecto, el análisis de los flujos de las tramas tróficas es una herramienta importante en el análisis y comparación entre los diferentes ecosistemas (Mann *et al.*, 1989). En este trabajo, se analiza la estructura trófica del ecosistema de manglar mediante la aplicación del modelo de ECOPATH, el cual es una herramienta fundamental para comprender los procesos implicados en las interacciones tróficas de los sistemas acuáticos y una metodología adecuada que permite la comparación entre ecosistemas (Christensen, 1995). Cabe mencionar, que el desarrollo de este modelo representa una contribución importante para el conocimiento de la funcionalidad de este ecosistema, donde no obstante su alta

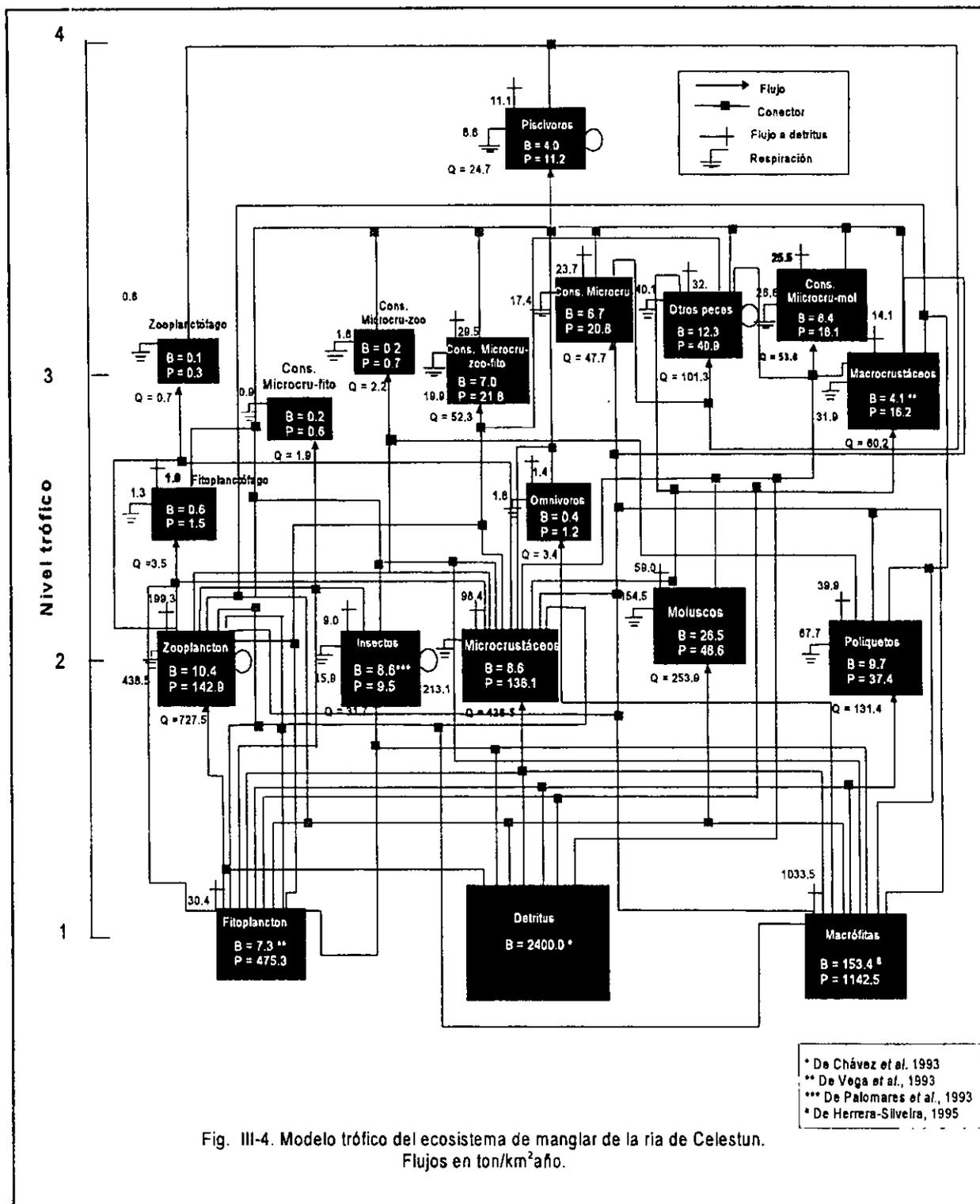


Fig. III-4. Modelo trófico del ecosistema de manglar de la ría de Celestun.
 Flujos en ton/km²año.

producción y valor ecológico en términos de reclutamiento pesquero, se tienen pocos estudios que evalúen sus atributos y funcionalidad.

Los modelos conceptuales realizados sobre la trama trófica del manglar han resaltado la importancia del detritus para la producción del sistema y para los consumidores que lo habitan (Odum y Heald, 1975; Odum *et al.*, 1977; Twilley, 1988). La mayoría de los componentes funcionales que lo comprenden, son consumidores primarios que lo utilizan durante sus primeras etapas de vida para protegerse de los predadores y como una fuente de alimento directamente del manglar o del detritus producido por la descomposición de sus hojas (Lugo y Snedaker, 1974; Thayer *et al.*, 1987), y cuya producción en términos de biomasa es transferida a través de la trama trófica.

En Celestún, los niveles tróficos de los consumidores que constituyen el ecosistema de manglar son relativamente bajos (2.0-3.6), lo que refleja por una parte que la mayoría de los grupos de peces que lo utilizan son juveniles y por otra, la dependencia directa e indirecta para su producción de los productores primarios como las macrófitas, fitoplancton y el detritus (Tabla III-III). El nivel trófico de los predadores tope correspondió al grupo de los piscívoros (3.6). Este valor es comparativamente menor al obtenido en otros sistemas adyacentes de la misma área de estudio, donde la pesquería actúa como un predador ocupando el más alto nivel trófico (4.2) y similar al siguiente nivel (3.2) sin considerar el efecto de la pesca (Chávez, *et al.*, 1993; Vega *et al.*, 1993).

De los diversos componentes, los microcrustáceos y fitoplancton transfieren a través de la trama trófica la mayor proporción de los flujos tróficos, lo que se refleja en las altas eficiencias ecológicas de estos grupos. Por el contrario, en los componentes que incluyen a los peces, se encontraron los menores valores de EE, lo que implica una baja tasa de predación sobre estos grupos (Tabla III-III). Similarmente, las eficiencias de transferencias tróficas definidas como la fracción de energía o biomasa que al entrar a un nivel trófico es transferida al siguiente, decrecen con los niveles ascendentes (Tabla III-VII). Estos resultados son similares a los encontrados por Baird y Ulanowicz (1993) en cuatro sistemas estuarinos y específicamente para el manglar, se pueden atribuir a sus características geomorfológicas que ofrecen protección y limitan la predación. Por el contrario, las mayores eficiencias en las transferencias tróficas (17.4%) se presentaron sobre el

nivel trófico II (herbívoros y detritívoros) debido a la producción heterotrófica dentro del sistema, como ha sido sugerido por Degnbol (1993) para un sistema lagunar en Africa.

La representación del sistema en forma de una pirámide tridimensional en niveles tróficos discretos de acuerdo a Lindeman (1942), permite observar que la mayor proporción de los flujos a través de los consumidores provienen de los herbívoros y consumidores de primer orden (58% y 35%, respectivamente). A partir de la forma de la pirámide es posible comparar diversos ecosistemas, cuyo ángulo es inversamente proporcional a la media geométrica de las eficiencias de transferencia entre los niveles tróficos observados. En este estudio, la media geométrica fue cercana al valor teórico del 10% reportado por Baird y Ulanowicz (1993) para sistemas poco perturbados.

Utilizando un factor de conversión de 0.6 Kcal/ g de peso fresco, se determinó para la productividad neta del sistema, que es la cantidad de energía que permanece después de la respiración y exportación (9,924.3 kcal/m²año), un valor mayor al reportado por Twilley (1988) para los manglares de Florida (8,000 kcal/m²año). Respecto a los flujos derivados a detritus, el 66.0% proviene de los productores primarios (nivel trófico I), 14.5% de los consumidores primarios (Nivel II) y sólo 2.0 % de los secundarios (Nivel III). Al ser los productores y consumidores primarios los componentes con mayor transferencia de su biomasa a través de la predación (84 y 12%, respectivamente), constituyen la base de la trama trófica del ecosistema.

El valor de estos grupos en términos de flujo y transferencias tróficas, se representa en la matriz de Leontif (Fig. III-2), donde se observa el impacto posible de las interacciones directas e indirectas (incluyendo la competencia) de cada grupo sobre los demás. La estimación de la producción de la mayoría de los consumidores, es muy sensible a las variaciones en la producción o biomasa de los productores primarios (fitoplancton, macrófitas, detritus) y de los microcrustáceos; es decir, que estos grupos tienen un impacto positivo sobre los demás componentes del sistema por ser una fuente de alimento importante para todos ellos. Similarmente, se observa que la estimación de consumo (ej. relación consumo/biomasa) para el grupo de "otros peces" y los piscívoros depende de las variaciones en la biomasa de los otros grupos funcionales de peces, principalmente de los zooplactófagos y del grupo de consumidores de microcrustáceos y zooplancton.

Los valores estimados para las propiedades del sistema como la ascendencia y la capacidad de desarrollo, son herramientas que permiten evaluar su organización, madurez y tolerancia a las perturbaciones (Tabla III-VIII) y de gran valor en las comparaciones entre ecosistemas (Mann *et al.*, 1989; Baird *et al.*, 1991). Tales propiedades de acuerdo a Ulanowicz (1986), se incrementan a medida que el sistema madura a través de una serie de etapas de desarrollo y decrecen si es afectado por impactos de origen natural o antropogénico (contaminación).

Los valores obtenidos en este estudio de la ascendencia relativa (A/C) con un 25% y el índice de reciclamiento de Finn de 13.4%, son menores a los reportados por Baird y Ulanowicz (1993) en cuatro sistemas costeros localizados en Escocia, Holanda y Sur Africa. Sin embargo, la diversidad de los flujos del ecosistema de manglar (4.5), es comparativamente similar a la de estos sistemas cuyo valor es considerado alto por estos autores. Un valor menor es característico de sistemas sujetos a diversos estresores (estrés), mientras que uno relativamente alto se presenta en sistemas bien organizados con gran estabilidad interna, lo que dificulta un cambio de su estructura básica por perturbaciones. Similarmente, cuanto más alto sea el índice de Finn, mayor es la proporción reciclada y consecuentemente la madurez del sistema o un menor grado de perturbación (Odum, 1969).

En particular, las características energéticas y la estructura de la comunidad del ecosistema de manglar presentan una mezcla de propiedades de los sistemas en estado de inmadurez y otras de madurez. Entre los atributos del sistema cuyas estimaciones indican que el sistema es inmaduro se encuentran: a) la relación entre producción neta y respiración (P/R) con un valor de 15.9 que indica un exceso de producción en comparación con la respiración, b) el alto valor estimado a partir de la relación entre producción y biomasa (64.0) y c) la baja estimación obtenida entre la relación de la biomasa con respecto al recambio total (0.1). Adicionalmente, la alta productividad neta del sistema (15,500 g/m²año) y la pequeña talla promedio de los organismos son características estructurales de la comunidad en sistema inmaduros. Por el contrario, la trama trófica del detritus y una alta diversidad de especies, así como de sus flujos reflejan madurez.

Estas estimaciones sobre las propiedades del sistema y las características estructurales de la comunidad, muestran que el manglar es una zona de transición entre sistemas inmaduros (lagunas costeras) y maduros (plataforma continental)

(Christensen, 1995), caracterizado por una gran productividad y consecuentemente alta biomasa y diversidad de especies. A su vez, estos valores indican que el sistema hasta el momento no está perturbado.

En esta etapa, los resultados pueden ser vistos como una aproximación preliminar de las interacciones que ocurren dentro del sistema y una aportación al conocimiento de su función. Lo valioso de este modelo, es que gran parte de los datos de entrada como son las biomásas de la mayoría de los componentes funcionales que lo constituyen, han sido tomadas directamente del área de estudio. Asimismo, la estructura trófica de las especies de peces dominantes ha sido determinada a partir de análisis de sus contenidos estomacales. Sin embargo, otras estimaciones como algunos valores de Q/B para algunos de los grupos, principalmente de los invertebrados, se refieren a diferentes períodos de tiempo, lo que ocasiona un sesgo en los datos de entrada del modelo. En este sentido, se espera que este estudio preliminar fomente nuevas investigaciones que permitan refinar los análisis y corroborar los resultados presentados.

Aunque el modelo realizado parece razonablemente balanceado por presentar cada parámetro valores promedio con coeficientes de variación (CV) menores del 6%, es importante considerar sus limitaciones. Una de ellas es que el manglar es un sistema abierto con intercambio continuo de materiales y organismos. Las distribuciones de especies como los macrocrustáceos (camarón) y peces que temporalmente habitan el sistema no están restringidas a esta área y probablemente algunas entradas (o exportación) en relación a estas especies deben de ser tomadas en cuenta; así como el papel de las bacterias, que en este caso no se analizó.

Similarmente, la variación climática tiene una gran influencia sobre la dinámica del ecosistema. En este sentido, la base trófica está cambiando continuamente en función de la biomasa total, la composición relativa de las especies y una variedad de otras respuestas poblacionales debidas a variaciones químicas en el hábitat o a interacciones bióticas tales como competencia y predación. Sin embargo, como primera etapa para el estudio del funcionamiento del ecosistema de manglar, se consideró la realización del modelo trófico del manglar en una base anual. A partir de esta información general, se sientan las bases para futuros estudios que consideren el patrón climático y migratorio de las especies, información fundamental en el manejo de los ecosistemas.

VIII. DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados presentados en los tres capítulos anteriores y las discusiones generadas de ellos mismos, permiten obtener en forma sintética algunas consideraciones que además de contribuir al conocimiento de la dinámica espacial y temporal en la estructura y función de la comunidad de peces dentro de la trama trófica del manglar, se considera fundamental para llevar a cabo un manejo apropiado del ecosistema a fin de realizar su uso sostenible y la preservación de los recursos que lo constituyen. Tal consideración se justifica por la importante función ecológica y valor económico del manglar al ser una zona de gran diversidad biológica y hábitat crítico de numerosas especies de importancia comercial, así también por su importancia dentro de la trama trófica como fuente importante de energía, la cual es exportada hacia la zona costera.

En diversos trabajos se ha resaltado la importancia del manglar como área de desarrollo en especies de origen marino y costero (Day *et al.*, 1981; Odum *et al.*, 1984; Robertson y Duke, 1987; 1990; Blaber y Milton, 1990). Los resultados de éstos y otros estudios han demostrado que tales ecosistemas sostienen altas densidades de peces juveniles. En los muestreos realizados en ambas zonas del manglar de Celestún, se determinó que de las 70 especies colectadas, 63% son de origen marino que utilizan temporalmente el manglar y 25% son residentes. En ambos casos, aproximadamente del 80% de las especies registradas, están representadas por ejemplares juveniles menores de 5.0 cm de longitud estándar.

Esta dependencia hacia las zonas de manglar y su importancia para los peces juveniles es el resultado de cuatro factores principales que han sido ampliamente discutidos en otros trabajos:

- a) la turbidez del agua que reduce la efectividad de los grandes predadores sobre los peces.
- b) la importancia del manglar dentro de las tramas tróficas al ser una fuente importante de alimento por su consumo directo (pastoreo) o indirecto a través de su transformación a detritus.

- c) una mayor complejidad de hábitat o heterogeneidad espacial que incrementa el espacio o protección proporcionados por las raíces.
- d) su utilización en función de pulsos estacionales de productividad primaria.

Todos estos factores están comprendidos en el uso secuencial del hábitat por las diferentes especies que lo constituyen (programación estacional). En Celestún, ambas zonas de manglar, la de influencia marina y la interna, presentaron diferencias en lo que se refiere a la composición de especies y en el uso estacional y diurno de cada una de ellas. Este patrón de utilización ecológica, asegura una mayor biomasa y el uso óptimo del hábitat en función de los requerimientos ecológicos de cada especie, en coordinación con los procesos migratorios (estacional y/o diurno) y de distribución determinados por el patrón de corrientes, salinidad, y productividad. Las especies dominantes (o especies clave), en este caso los engraulidos y gérridos actúan como controladores de la estructura y función de toda la comunidad macroconsumidora, mientras que la variabilidad y productividad del manglar modulan la diversidad de especies.

La utilización temporal y permanente del manglar por las comunidades neotónicas, constituye la básica trófica del sistema al ser los peces los consumidores más importantes dentro del flujo de materia y energía. Ellos constituyen en sí mismos una fuente de almacenamiento, de control en la tasa y magnitud del flujo a través del pastoreo de los recursos alimenticios y el movimiento de nutrientes y energía a través de los límites con otros ecosistemas como es la zona costera.

Posterior a los trabajos de Odum y Heald (1972), se ha establecido la importancia de los bosques de manglar en el sostenimiento de la producción secundaria vía la cadena trófica del detritus. Gran parte de los argumentos para la preservación de este ecosistema, descansan sobre la creencia que el carbón y la energía fijada por la vegetación de manglar es la fuente nutritiva más importante para las diversas comunidades que se encuentran en los manglares o cerca de ellos. Por otra parte, algunos estudios de isótopos entre productores y consumidores de los manglares, han indicado que en las regiones tropicales, el número de organismos consumidores adyacentes, es más pequeño que lo supuesto por este clásico paradigma (Zieman *et al.*, 1984). Tal controversia resalta la necesidad de estudios más detallados sobre las cadenas tróficas de este ecosistema.

En general, la organización trófica de la comunidad de peces asociada al manglar, depende en gran manera de las interacciones de las agregaciones tróficas individuales y está en sincronía con los patrones de productividad estacional y cambios del hábitat que determinan su funcionamiento básico. Tales relaciones, se definen a través de las diferentes etapas de crecimiento de cada especie y parecen estar relacionadas a las combinaciones de las condiciones del hábitat cambiante y las interacciones biológicas específicas. Particularmente en el manglar, al existir una dominancia de ejemplares de talla pequeña, la mayoría de las especies son consumidoras primarias y secundarias que se alimentan preferentemente de microcrustáceos del bentos y organismos planctónicos. Sin embargo, dentro de esta alta preferencia trófica de las especies de peces dominantes hacia los primeros niveles, se presenta una gran flexibilidad de su dieta, que permite que los peces juveniles al cambiar de una presa a otra, tengan cierta ventaja selectiva sobre las especies con una dieta más restringida.

En la interacción de los peces con los otros componentes del ecosistema, se observa que la producción de los diferentes niveles tróficos va a depender de la cantidad de energía de entrada y sobre la eficiencia de su utilización dentro de la trama trófica. En el caso de los manglares, la alta concentración de energía almacenada en forma de detritus y su utilización a través del consumo indirecto o directo, condiciona un sistema con altas eficiencias de transferencias en los primeros niveles tróficos, donde gran parte de la energía que entra es utilizada en producción y biomasa. Estas propiedades del sistema son características de sistemas inmaduros y no perturbados. Comparativamente los sistemas maduros, se caracterizan por su estabilidad y por presentar una máxima biomasa o contenido de información. Al respecto, Odum (1969) considera que el desarrollo de los ecosistemas es un proceso que implica cambios estructurales que son ordenados direccionalmente y por lo tanto son predecibles.

Las conclusiones ecológicas mencionadas anteriormente y evaluadas a través de la utilización del modelo, permiten confirmar que para un enfoque moderno en el manejo de los ecosistemas, es fundamental la utilización de programas computacionales como una poderosa herramienta para conocer su función y estado de desarrollo. En este sentido, el ECOPATH proporciona importante información que permite establecer el grado madurez y de perturbación en comparación con otros ecosistemas o dentro del mismo a diferentes escalas temporales.

No obstante fue necesario hacer estimaciones de los parámetros de entrada para algunos de los grupos funcionales; los resultados de los coeficientes de variación (C.V.) de la biomasa, P/B y del Q/B para estos grupos son muy parecidos, lo que significa que la información contenida en cada uno de ellos es comparable con la de los demás. Adicionalmente, el encontrarse una variabilidad menor del 10% para los parámetros de todos los grupos, sugiere una cierta precisión en las estimaciones y una baja incertidumbre o variabilidad del modelo. Obviamente un sistema con poca variabilidad es fácilmente predecible.

Se considera que una de las riquezas del modelo, son los datos de contenido estomacal de cada las especies de peces dominantes, así como las biomazas de los algunos de los grupos (peces, microcrustáceos y zooplancton). Sin embargo, es importante reconocer sus limitaciones dada la naturaleza dinámica de estos ecosistemas donde la variación estacional es muy marcada. En base a esta apreciación se considera conveniente la realización de modelos tróficos con una base temporal que contribuyan a una aproximación más cercana a la realidad de su funcionamiento. Obviamente, estos estudios proporcionarán información muy valiosa que contribuirá a mejorar los datos de entrada y sostener o disminuir los resultados presentados en este modelo preliminar, el cual constituye una base para este tipo de estudios ecológicos en nuestro país.

La contribución más importante del presente estudio es la evaluación cuantitativa y funcional de la comunidad de peces asociada al manglar, así como la valoración del ecosistema en términos de su diversidad biológica y como fuente importante de materia orgánica dentro del ciclo de materia y energía. Esta información se considera de gran importancia como punto de partida para el monitoreo de un ecosistema cuya fragilidad es reconocida, pero que sin embargo se encuentra expuesto no sólo a las perturbaciones naturales como las tormentas y huracanes, sino también a los efectos destructivos de las diversas actividades económicas del hombre. Entre éstas, es posible citar la deforestación por una agricultura orientada a la exportación, el desarrollo turístico, la actividad salinera y la construcción de caminos y carreteras que atraviesan la zona costera sin considerar los flujos de agua, la construcción de hoteles y restaurantes a lo largo de la costa que han dañado y destruido por completo estos hábitats en algunos sitios de del estado de Yucatán.

Sin embargo es importante resaltar, que es necesario la realización de evaluaciones en términos cuantitativos de la importancia ecológica y económica del manglar, así como el desarrollo de estudios básicos sobre las diversas comunidades que lo constituyen, lo cual permitirá apoyar en la toma de decisiones y plantear alternativas para su aprovechamiento. Asimismo, un análisis económico completo de los bosques de manglar demostrará que los manglares rinden mejores beneficios sociales como ecosistemas naturales.

IX CONCLUSIONES

1) A través de este estudio se registraron un total de 70 especies de peces con 30 familias. Las especies dominantes pertenecen a las familias Engraulidae, Gerreidae y Clupeidae que se caracterizan por su importancia en términos económicos y ecológicos al estar unidas a las pesquerías en las aguas costeras y por su relación dentro de las tramas tróficas al funcionar como eslabones entre el zooplacton y los consumidores secundarios. El patrón de abundancias varió espacialmente con los engraulidos dominando en la boca y gérridos en la zona interna.

2) La mayoría de las especies son juveniles de origen marino (63%) que son transportadas al interior del sistema por las corrientes de marea y viento, disminuyendo su abundancia, riqueza y biomasa hacia la zona interna.

3) Las especies dominantes actúan como controladores de la función y estructura de la comunidad, mientras que la variabilidad y productividad del manglar modulan la diversidad de especies. En este sentido, el sistema es utilizado espacial y temporalmente en sincronía con el patrón climático y de productividad primaria en función de los requerimientos ecológicos particulares de cada especie. Esto se observa por la alternancia estacional en la ocurrencia de las especies dominantes, evitando la competencia a través de su uso compartido en tiempos diferentes. Por el contrario, su variación diurna/nocturna está en función de los requerimientos tróficos.

Sin embargo es importante resaltar, que es necesario la realización de evaluaciones en términos cuantitativos de la importancia ecológica y económica del manglar, así como el desarrollo de estudios básicos sobre las diversas comunidades que lo constituyen, lo cual permitirá apoyar en la toma de decisiones y plantear alternativas para su aprovechamiento. Asimismo, un análisis económico completo de los bosques de manglar demostrará que los manglares rinden mejores beneficios sociales como ecosistemas naturales.

IX CONCLUSIONES

1) A través de este estudio se registraron un total de 70 especies de peces con 30 familias. Las especies dominantes pertenecen a las familias Engraulidae, Gerreidae y Clupeidae que se caracterizan por su importancia en términos económicos y ecológicos al estar unidas a las pesquerías en las aguas costeras y por su relación dentro de las tramas tróficas al funcionar como eslabones entre el zooplacton y los consumidores secundarios. El patrón de abundancias varió espacialmente con los engraulidos dominando en la boca y gérridos en la zona interna.

2) La mayoría de las especies son juveniles de origen marino (63%) que son transportadas al interior del sistema por las corrientes de marea y viento, disminuyendo su abundancia, riqueza y biomasa hacia la zona interna.

3) Las especies dominantes actúan como controladores de la función y estructura de la comunidad, mientras que la variabilidad y productividad del manglar modulan la diversidad de especies. En este sentido, el sistema es utilizado espacial y temporalmente en sincronía con el patrón climático y de productividad primaria en función de los requerimientos ecológicos particulares de cada especie. Esto se observa por la alternancia estacional en la ocurrencia de las especies dominantes, evitando la competencia a través de su uso compartido en tiempos diferentes. Por el contrario, su variación diurna/nocturna está en función de los requerimientos tróficos.

4) El análisis de componentes principales resultó ser una herramienta muy útil para la diferenciación de los gremios tróficos y sobre todo para discernir entre los tipos alimenticios que utilizan estos grupos. De acuerdo con esto, aun cuando los grupos y la proporción de su utilización cambian, la base trófica está constituida por los microcrustáceos bentónicos que constituyeron el 46% de la biomasa total.

5) Para algunas de las especies que presentan un intervalo de tallas amplio, se observó una variación de las preferencias alimenticias con el incremento de longitud. Esta variación trófica ontogenética implica una repartición de los recursos, lo que se conoce como flexibilidad trófica.

6) Se determinó que tanto la vía trófica del pastoreo como la del detritus es utilizada alternadamente y que el valor del detritus para la comunidad de peces es indirecta a través del consumo de microcrustáceos.

7) La mayor transferencia de los flujos es a través de los productores y de los microcrustáceos, lo que se refleja en sus altas eficiencias ecológicas. Por el contrario, las menores eficiencias se encontraron en el grupo de los peces, lo que sugiere una baja predación hacia ellos.

8) El modelo Ecopath es una poderosa herramienta para entender el funcionamiento de los ecosistema acuáticos. Sin embargo, se debe de intentar en lo posible que los datos de entrada al modelo pertenezcan al ecosistema en estudio para su cercanía con la realidad.

9) Las propiedades del sistema de manglar indican inmadurez y poca perturbación. Por el contrario, la trama trófica del detritus con una alta diversidad de especies y de flujos energéticos reflejan madurez.

10) A través de los resultados obtenidos, es clara la función ecológica del manglar como zona de refugio y alimentación de muchas especies de origen marino a diferentes niveles tróficos. Esta característica, le confiere gran importancia en términos pesqueros y de ahí el interés en su protección. En base a estos antecedentes, se considera la información presentada y resumida en el modelo como base en posteriores análisis para un mejor aprovechamiento y manejo de los recursos pesqueros que utilizan el sistema.

X. LITERATURA CITADA

- Abarca, A. L. 1991.** *Estructura y dinámica de las relaciones tróficas de las especies dominantes de la comunidad neotónica en la Laguna de Tamiahua.* Tesis de Maestría. CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida. 76 p.
- Abarca-Arenas, L. G., Del Razo, M., Castro F. y Abarca, F. J. 1981.** Estudio sobre los hábitos alimenticios de la ictiofauna dominante en el Estero de Casitas, Veracruz, p. 5-8. *In: IV. Congreso Nacional de Zoología, Escuela de Ciencias del Mar, Mazatlán, Sinaloa (Resúmenes).*
- Adams, M. S. 1976.** The Ecology of eelgrass, *Zostera marina* (L.), fish communities. II. Functional Analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 22: 293-311.
- Aguirre-León, A. 1984.** *Aspectos taxonómicos, Ecología, Biología y Dinámica trófica de las poblaciones de mojarra de la Laguna de Términos, Sur del Golfo de México.* (Pisces: Gerreidae). Tesis de Maestría. Univ. Nac. Autón. de México. 200 p.
- Aguirre-León, A. y Yáñez-Arancibia, A. 1986.** Las mojarra de la Laguna de Términos: Taxonomía, Biología, Ecología y Dinámica trófica (Pisces: Gerreidae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nac. Autón. México*, 13 (1): 369-443.
- Alvarez del Villar, J. 1970.** *Peces mexicanos (claves).* Secretaría de Industria y Comercio. Instituto Nacional de Investigaciones Biológico Pesqueras. 166 p.
- Allen, G. R. 1985.** FAO Species catalogue. Clupeid fishes of the world. *Food and Agriculture Organization of the United Nations.* Roma, Italia. FAO. Fisheries Synopsis. No. 125. Vol. 7. Part. 1 y 2. 579 p.
- Allen, K. R. 1971.** Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Board Can.*, 28: 1573-1581.
- Allen, L. G. 1982.** Seasonal abundance, composition and productivity of the littoral fish assemblage in upper Newport Bay, California. *Fish. Bull.*, 80: 769-790.
- Allen L. G. y Horn, M. H. 1975.** Abundance, Diversity and Seasonality of Fishes in Colorado lagoon, Alamitos Bay, California. *Est. Coast. Mar. Sci.*, 3: 371-380.
- Arreguín-Sánchez, F., Valero-Pacheco, E. y Chávez, E. A. 1993.** A trophic box model of the coastal fish communities of the southwestern Gulf of Mexico, p. 197-205. *In: Christensen, V. y Pauly D. (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems.* ICLARM Conf. Proc.
- Austin, M. H. 1971.** A survey of the ichthyofauna of the mangroves of western Puerto Rico during December 1967-August, 1968. *Carib. J. Sci.*, 11 (1-2): 27-39.
- Baird, D. y Ulanowicz, R. E. 1993.** Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 99: 221-237.

- Baird, D., McGlade, J. M. y Ulanowicz, R. E. 1991. The comparative ecology of six marine ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 333: 15-29.
- Batlloiri, E. A. 1988. *Producción secundaria en el Estero de Celestún*. Tesis de Maestría. CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida. 140 p.
- Eatlloiri, E., Sánchez, E. A., Díaz de León, A., Herrera, J., Garduño, M., González, A., González, M. y Torruco, D. 1987. Caracterización estructural de la Laguna de Celestún, Yucatán, México. *I Congreso de Ciencias del Mar*, 9-12 junio de 1987. La Habana, Cuba.
- Baddington, J. R. 1984. The response of multispecies systems to perturbations, p. 209-226. *In*: R. M. May (ed.). *Exploitation of marine communities*. Dah. Konf. Life Sci. Res. Rep. 32. Springer-Verlag, New York.
- Bell, J. D., Pollard, D. A., Burchmore, J. J., Pease, B. C. y Middleton, M. J. 1984. Structure of a fish community in a temperate tidal mangrove creek in Botany Bay, New South Wales. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 35: 33-46.
- Blaber, S. J. M. 1986. Feeding selectivity of a Guild of Piscivorous Fish in Mangrove Areas of North-west Australia. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 37: 329-336.
- Blaber, S. J. M. y Blaber, T. G. 1980. Factors affecting the distribution of juveniles estuarine and inshore fish. *J. Fish. Biol.*, 17: 143-162.
- Blaber, S. J. M. y Milton, D. A. 1990. Species composition, community structure and zoogeography of fishes of mangrove estuaries in the Soloman Island. *Mar. Biol.*, 105: 259-267.
- Blaber, S. J. M., Young, J. W. y Dunning, M. C. 1985. Community structure and zoogeographic affinities of the coastal fishes of the Dampier region of northwestern Australia. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 36: 247-266.
- Blaber, S. J. M., Brewer, D.T., Salini, J. P., Kerr, J.D. y Conacher, C. 1992. Species composition and biomasses of Fishes in Tropical Seagrasses at Groote Eylandt, Northern Australia. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 35: 605-620.
- Bloom, S. A. 1981. Similarity indices in community studies: potential pitfalls. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5: 125-128.
- Boesch F. D. y Turner, R. E. 1984. Dependence of Fishery Species on Salt Marshes: The Role of Food and Refuge. *Estuaries*, 7(4A): 460-468.
- Böhlke, J. E. y Chaplin, C. C. G. 1993. *Fishes of the Bahamas and adjacent tropical waters*. 2nd ed. University of Texas Press, Austin U.S. 771 p.
- Bowen, S. H. 1983. Quantitative description of the diet, p. 325-336. *In*: Nielsen, L. A. y Johnson, O. L. (eds.). *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society. 468p.
- Brewer, T. D. y Warburton, K. 1992. Selection of prey from a seagrass and mangrove environment by golden lined whiting, *Sillago analis* (Whitley). *J. Fish Biol.*, 40: 257-271.
- Briand, F. y Cohen, J. E. 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature*, 307: 264-267.
- Browder, J. A. 1991. Watershed management and the importance of freshwater flow to Estuaries, p. 7-22. *In*:

Treat, S. F. y Clark, P. A. (eds.). *Tampa Bay Area Scientific Information Symposium 2*. Feb. 27- March 1, Tampa, Fla.

Brower, J. E. y Zar, J. H. 1977. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. W.C. Brown Co. Publishers, Dubuque, Iowa. 194 p.

1979. Structure and function of riparian wetlands, p. 17-31. In: Johnson, R. R. y McCormick, J. F. (eds.). *Proceedings of the National Symposium on Strategies for the Protection and Management of Floodplain Wetlands and other Riparian Ecosystems*. U.S. Department of Agriculture. Forest Service. Gen. Tech. Rep. WO-12 Washington. D. C. 410 p.

Campos J. y Corrales, A. 1986. Preliminary results on the trophic dynamics of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México*, 13 (2): 329-334.

Carr, M. H. y Reed, D. C. 1993. Conceptual issues relevant to marine harvest refuges: examples from temperate reef fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 2019-2028.

Carr, W. E. S. y Adams, C. A. 1973. Food habitats of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 102 (2): 511-540.

Caso-Chávez, M., Yáñez-Arancibia, A., Lara-Domínguez, A. L. 1986. Biología, Ecología y Dinámica de poblaciones de *Cichlasoma urophthalmus* (Günther) (Pisces: Cichlidae) en hábitat de *Thalassia testudinum* y *Rhizophora mangle*, Laguna de Términos, Sur del Golfo de México. *Biótica*, 11 (2): 79-111.

Castillo, E. V. 1996. *Análisis trófico de la mojarra Eucinostomus argenteus (Pisces: Gerreidae) asociada al manglar de la boca de la laguna de Celestún, Yucatán y su relación con la abundancia de la comunidad bentónica durante 1992*. Tesis Profesional. Lic. en Biología. Univ. Autón. Yucatán. 50 p.

Cintrón, G. y Schaeffer-Novelli, Y. 1983. *Introducción a la Ecología del Manglar*. UNESCO. 109 p.

Clifford, H. T. y Stephenson, W. W. 1975. *An Introduction to numerical classification*. Academic Press, London. 229 p.

Cohen, J. E. Briand y Newman, C. H. 1990. *Community food webs, data and theory*. Springer-Verlag, New York, New York, USA. 308 p.

Cohen, J. E., Beaver, R. A., Cousins, D. H., DeAngelis, D. L., Goldwasser, L., Heong, K. L., Holdt, R. K., Kohn, A. J., Lawton, J. H., Martinez, N., O'Malley, R., Page, L. M., Patten, B. C., Pimm, S. L., Polis, G.A., Rejmanek, M., Schoener, T. W., Schoenly, K., Sprules, W. G., Teal, J. M., Ulanowicz, R. E., Warren, P. H., Wilbur, H. M. y Yodzis, P. 1993. Improving food webs. *Ecology*, 74: 252-258.

Collete, B. B. 1968. *Strongylura timucu* (Walbaum): A valid species of Western Atlantic needlefish. *Copeia*, (1): 189-192.

Contreras, E. F. 1993. *Ecosistemas Costeros Mexicanos*. CONABIO-UAM Iztapalapa, 415 p.

Cox, G. W. 1985. *Laboratory Manual of General ecology*, 5th ed. Brown, Dubuque, IA. 272 p.

- Cushing, D. H. 1975. *Ecología Marina y Pesquera*. Acribida. España. 252 p.
- Cyrus D. P. y Blaber, J. M. 1987. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part I. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 109: 53-70.
- Cyrus D. P. y Blaber, J. M. 1992. Turbidity and Salinity in a Tropical Northern Australian Estuary and their Influence on Fish Distribution. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 35: 545-563.
- Chao, L. N. y Musick, J. A. 1977. Life history, feeding habit and functional morphology of juvenile sciaenid fishes in the York River Estuary, Virginia. *Fish. Bull.*, 75: 657-702.
- Chapman, V. J. 1976. *Mangrove vegetation*. J. Cramer, Germany. 447p.
- Chavance P., Yáñez-Arancibia, A., Flores-Hernández, D., Lara-Domínguez, A.L., Amezcua, F. 1986. Ecology, Biology and population dynamics of *Archosargus rhomboidalis* (Pisces, Sparidae) in a tropical coastal lagoon system, Southern Gulf of Mexico. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México*, 13 (2): 11-30.
- Chávez E. A., M. Garduño y Arreguín-Sánchez, F. 1993. Trophic Dynamic Structure of Celestun Lagoon, Southern Gulf of Mexico, p. 186-192. In: Christensen, V. y Pauly, D. (eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc.
- Chin, C. 1990. *Estudio de las características físicas y químicas de los sedimentos de la Laguna de Celestún, Yucatán*. Tesis Profesional. Fac. de Química, Univ. Autón. Yucatán. 52 p.
- Choat, J. H., Barnes, D., Borowitzka, M. A., Coll, J. C., Davies, P. J., Flood, P., Hatcher, B. G. 1988. Overlap between the fish fauna inventories of coral reefs, soft bottoms and mangroves in Saint-Vicent Bay (New Caledonia). *Proceedings of the sixth international Coral reef symposium, Townsville, Australia, 8-12 Aug. 1988. Volume 2*: 613-618.
- Chong, V. C., Sasekumar, A., Leh, M. U. C. y D'Cruz, R. 1990. The fish and prawn communities of a Malaysian coastal mangrove system, with comparisons to adjacent mudflats and inshore waters. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 31: 703-722.
- Christensen, V. 1994. On the behaviour of some proposed goal functions for ecosystem development. *Ecol. Model.*, 75/76: 37-49.
- Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecol. Model.*, 77:3-32.
- Christensen, V. y Pauly, D. 1992a. A guide to the ECOPATH II software system (ver 2.1.). ICLARM Software 6, 72 p.
- Christensen, V. y Pauly, D. 1992b. ECOPATH II- a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.*, 61: 169-185.
- Christensen, V. y Pauly, D. 1993. On steady-state modelling of ecosystems, p. 14-19. In: Christensen, V. y Pauly, D. (eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc.
- Christensen, V. y Pauly, D. 1996. *Ecopath for Windows - A users Guide*. ICLARM Software. International Center for Living Aquatic Resources Management, Makati

City, Philippines. 71 p.

Chumba-Segura L. del S. 1995. *Interacción trófica entre dos especies de sardina *Opisthonema oglinum* (Le Sueur, 1818) y *Harengula jaguana* Poey, 1865 (Osteichthyes: Clupeidae).* Tesis Maestría. Inst. Pol. Nal. CICIMAR. 76 p.

Darnell, R. M. 1961. Trophic spectrum of an estuarine community, based on studies of Lake Pontchartrain, Louisiana. *Ecology*, 42 (3): 553-568

Day, J. H., Blaber, S. J. M., Wallace, J. H. 1981. Estuarine fishes, p. 197-221. *In: Day, J. H. (ed.). Estuarine ecology with particular reference to southern Africa.* A.A. Balkema, Cape Town.

Day, J.W. Jr., Hopkinson, C.S. y Conner, W.H. 1982. An analysis of environmental factors regulating community metabolism and fisheries production in a Louisiana estuary, p.121-136. *In: Kennedy, V.S (ed.). Estuarine Comparison,* New York. Academic Press.

Day, W.J. Jr., Hall, Ch. A., Kemp, W. M., Yáñez-Arancibia, A. 1989. *Estuarine Ecology.* John Wiley and Sons. New York. Toronto. 557 p.

Day, J. W. Jr., Conner, W. H., Ley-Lou, F. Day, R. H. y Navarro, A. M. 1987. The productivity and composition of mangrove forests, Laguna de Terminos, Mexico. *Aquat. Bot.*, 27: 267-284.

Deegan, A. L., Day, W. J., Gosselink, G. J., Yáñez-Arancibia, A., Chávez-Soberón, G. y Sánchez-Gil, P. 1986. Relationships among physical characteristics, vegetation distribution and fisheries yield in Gulf of Mexico Estuaries, p. 83-100. *In: Wolfe, D.*

A. (ed.). Estuarine Variability. Academic Press. Inc. New York.

Degnbol, P. 1993. The pelagic zone of central Lake Malawi- a trophic box model, p. 110-115. *In: Christensen, V. y Pauly, D. (eds.). Trophic models of aquatic ecosystem.* ICLARM Conf. Proc.

De la Cruz-Agüero, G. 1994. ANACOM: Sistema para el Análisis de Comunidades en computadoras personales. Versión 3.0. 99 p.

De la Cruz, G. y Franco. J. 1981. Relaciones tróficas de la ictiofauna de la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México, p. 535-546. *In: Mem. VII Simposio Latinoamericano sobre Oceanografía Biológica.* Acapulco, Guerrero, México.

De Silva, D. P. 1975. Nektonic food webs in estuaries, p. 420-477. *In: L.E. Cronin (ed.). Estuarine Research.* Vol. I. Academic Press. New York.

Diario Oficial de la Federación. Org. del Gob. Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. 1993. Secretaría de Desarrollo Social. Tomo CDLXXIX No. 1. 126 p.

Dickson, H. H. y Moore, R. H. 1977. *Fishes of the Gulf of Mexico, Texas, Louisiana and adjacent waters.* Texas A & M, University Press, 327 p.

Diehl, S. 1988. Foraging efficiency of three freshwater fish: effects of structural complexity and light. *Oikos*, 53: 207-214.

Diehl, S. 1992. Fish predation and benthic community structure: The role of omnivory and habitat complexity. *Ecology*, 73 (5): 1646-1661.

- Espinosa, P. H., Gaspar, M. T., Fuentes, P. 1993.** *Listados Faunísticos de México. III. Los Peces Dulceacuicolas Mexicanos.* Inst. de Biología. Univ. Nac. Autón. México. 98 p.
- Filho, A. D. V. 1979.** Estudo ecologico da regio de Itamaraca, Pernanbuco, Brasil. IV. Alimentacao da sardina Bandeira, *Opisthonema oglinum* (Le Sueur, 1818), no Canal de Santa Cruz. Trab. Oceanogr. Univ. Fed. P.E. Recife, 14: 105-116.
- Finn, J. T. 1976.** Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J. Theor. Biol.*, 56: 363-380.
- Fischer, W. 1978.** *FAO species identification sheets for fisheries purposes.* Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, Italia. Vol. I-VII.
- Flores-Verdugo, F., Day, J. W. Jr. y Briseño Dueñas, R. 1987.** Structure, litter fall, decomposition and detritus dynamics of mangroves in a Mexican coastal lagoon with an ephemeral inlet. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35: 83-90.
- Flores-Verdugo, F., González-Farías, F., Ramírez Flores, O., Amezcua-Linares, F., Yáñez-Arancibia, A., Alvarez-Rubio, M. y Day, J. W. Jr. 1990.** Mangrove Ecology, Aquatic Primary Productivity and Fish Community Dynamics in the Teacapan-Agua Brava Lagoon-Estuarine System (Mexican Pacific). *Estuaries*, 13 (2): 219-230.
- Fritz, E. S. 1974.** Total diet comparison in fishes by Spearman rank correlation coefficients. *Copeia*, 1974 (1): 210-214.
- Fritzsche, R. A. 1978.** *Development of Fishes of the Mid-Atlantic Bight. An atlas of egg, larval and juvenile stages. Stroteidae through Ogocephalidae, Biological Service Program.* Fish and Wildlife Service. Vol. VI. USA. 416 p.
- García, E. 1988.** *Modificación al Sistema de Clasificación Climática de Köppen.* Instituto de Geografía, Univ. Nal. Autón. de México. 246 p.
- García, E. y Mosiño, P. 1992.** Moda o valor más frecuente de precipitación mensual y anual. Carta IV-4.48. In: García de Fuentes Ana (Coordinador). *Atlas Nacional de México.* Univ. Nal. Autón. de México. Vol. II.
- Gascon, D. y Leggett, W. C. 1977.** Distribution, abundance and resource utilization of littoral zone fishes in response to a nutrient/production gradient in Lake Memphremagog. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 1105-1117.
- Gerking, S. D. 1994.** *Feeding Ecology of Fish.* Academic Press, New York. 416 p.
- Gilmore, R. G. 1995.** Environmental and biogeographic factors influencing ichthyofaunal diversity: Indian River Lagoon. *Bull. Mar. Sci.*, 57 (1): 153-170.
- Gilmore, R. G. y Snedaker, S. C. 1993.** Chapter 5: Mangrove forests, p. 165-198. In: Martin, W.H., Boyce, S. G. y Echternacht, A. C. (eds.). *Biotic communities of the southeastern United States.* John Wiley & Sons, New York. Publishers.
- Gold, B. G. 1991.** *A stable isotope study of three coastal ecosystems in Yucatán, México.* Ph. D. dissertation. CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida. México. 102 p.

- Golley, F. B., Odum, H. T. y Wilson, R. F. 1962. The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. *Ecology*, 43: 9-19.
- González-Acosta A. F. 1995. *La comunidad de peces asociada al manglar de la Laguna Costera de Celestún, Yucatan, México*. Tesis Profesional. Univ. Nal. Autón. de México-Iztacala. 83 p.
- Gosselink, J. G. y Turner, R. E. 1978. The role of hydrology in freshwater wetland ecosystems, p. 63-78. In: Good, R. E., Whigham, D. F. y Simpson, R. L. (eds.). *Freshwater Wetlands: Ecological Processes and Management Potential*. Academic Press, New York, N. Y.
- Greenwood, P. H., Weitzman, S. H. y Myers, G. S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 131: 339-456.
- Greenwood, P. H., Myers, G. S., Rosen, D. E. y Weitzmann, S. H. 1967. Named main divisions of teleostean fishes. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 80: 227-228.
- Grover, J. J. 1993. Trophic ecology of pelagic early-juvenile nassau grouper, *Epinephelus striatus*, during and early phase of recruitment into demersal habitats. *Bull. Mar. Sci.*, 53 (3): 1117-1125.
- Guitart, D. J. 1974. *Sinópsis de los peces marinos de Cuba*. Academia de Ciencias de Cuba. Instituto de Oceanología. Tomos I-IV.
- Hannon, B. 1973. The structure of ecosystems. *J. Theor. Biol.*, 41: 535-546.
- Hannon, B. y Joiris, C. 1989. A seasonal analysis of the southern North Sea ecosystem. *Ecology*, 70 (6): 1916-1934.
- Hansen, D. J. 1969. Food, growth, migration, reproduction and abundance of pinfish, *Lagodon rhomboides*, and Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, near Pensacola, Florida, 1963-65. *U.S. Fish. Wild. Serv., Fish. Bull.*, 68: 135-146.
- Hardy, J. D. Jr. 1978. *Development of Fishes of the Mid-Atlantic Bight. An atlas of egg, larval and juvenile stages. Aphredoderidae through Rachycentridae*. Biological Service program. Fish and Wildlife Service. Vol. III. USA. 390 p.
- Harmelin-Vivien, M. L. y Bouchon-Navaro, Y. 1983. Feeding Diets and Significance of Coral Feeding among Chaetodontid Fishes in Moorea (French Polynesia). *Coral Reefs*, 2: 119-127.
- Heald, E. J. 1969. *The Production of Organic Detritus in a South Florida Estuary*, Ph. D. dissertation, Univ. of Miami. 110 p.
- Heald, E. J. 1971. *The Production of Organic Detritus in a South Florida Estuary*, University of Miami Sea Grant Technical Bulletin No. 6, Coral Gables, Fla. 110 p.
- Helfman, G. 1978. Community structure in fishes: summary and overview. *Env. Biol. Fishes*, 3: 129-148.
- Herrera, S. J. A. 1985. *Productividad primaria fitoplanctónica del estero de Celestún, Yucatán, durante el período de octubre de 1983-abril de 1984*. Tesis Profesional. Univ. Autón. de Guadalajara, 56 p.
- Herrera, S. J. A. 1988. *Productividad primaria fitoplanctónica de la laguna de Celestún, Yucatán*. Tesis de Maestría. CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida. México. 126 p.

- Herrera, S. J. A. 1995. *Ecología de los Productores primarios en la Laguna de Celestún, México. Patrones de variación espacial y temporal*. Tesis de Doctorado. Universidad de Barcelona. España. 233 p.
- Hespenheide, H. A. 1975. Prey characteristics and predator niche width, p. 158-180. In: Cody, M. L. y Diamond, J. M. (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, MA: Belknap Press.
- Higashi, M. y Burns, T. P. 1991. Enrichment of ecosystem theory. In: Higashi, M. y Burns, T. P. (eds.). *Theoretical studies of ecosystems, the network perspective*. Cambridge, Univ. Press. 300 p.
- Horn, H. S. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *American Naturalist*, 100: 24-419.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.*, 17: 411-429.
- Jackson, M. L. 1976. *Análisis químico de suelos*. 3a ed. Omega, Barcelona, 649 p.
- Jensen, S. 1978. Influences of transformation of cover values on classification and ordination of lake vegetation. *Vegetatio*, 37: 19-31.
- Johnson, D. G. 1978. *Development of Fishes of the Mid-Atlantic Bight. An atlas of egg larval and juvenile stages. Carangidae through Ehippidae*. Biological Service program. Fish and Wildlife Service. Vol. IV. USA. 314 p.
- Jones, P. W., Martin, F. D. Y J. D. Hardy Jr. 1978. *Development of Fishes of the Mid-Atlantic Bight. An atlas of egg, larval and juvenile stages. Ascipenseridae through Ictaluridae*. Biological Service program. Fish and Wildlife Service. Vol. I. USA. 366 p.
- Kinch, J. C. 1979. Trophic habitats of the juvenile fishes within artificial waterways-Marco Island, Florida. *Contrib. Mar. Sci.*, 22: 77-90.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row, NY, USA. 550 p.
- Krishnamurthy, K. y Jeyasslan, M. J. P. 1981. The Early Life History of Fishes From Pichavaram Mangrove Ecosystem of India, p. 416-423. In: Lasker, R. y Sherman, K. (eds.) 2. *ICES Symposium on the Early Life History of Fish*. Woods Hole, Ma. (USA). 2 April, 1979. *Rapp. P. V. Reun. Ciem*. Vol. 178.
- Lance, G. N. y Williams, W. T. 1967. A general theory for classificatory sorting strategies. 1. Hierarchical systems. *Computer Journal*, 9: 373-380.
- Lasserre, G. y Toffart, J. L. 1977. Echantillonnage et structure des population ichthyologiques des mangroves de Guadeloupe en Septembre 1975. *Cybiuim*, 3: 115-127.
- Lauzanne, L. 1975. Régimes alimentaires d' *Hidrocyon forskalii* (Pisces, Characidae) dans le lac Tchad et ses tributaires. Cahiers ORSTOM, *Série Hydrobiologie*, 9 (2): 105-121.
- Leontief, W. W. 1951. *The structure of the U.S. economy*, 2nd. ed. Oxford Univ. Press, New York. 1919-1939 p.
- Leontief, W. W. 1966. *Input-Output Economics*. London/New York: Oxford University Press. 257 p.

- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 120 p.
- Lewis III, R. E., Glemore, R. G. Jr., Crews, D. W., y Odum, W. E. 1985. Mangrove habitat and fishery resources of Florida, p. 281-336. In: W. Seaman Jr. (ed.). *Florida Aquatic Habitat and Fishery Resources*, American Fisheries Society Kissimee Fla.
- Liem, K. F. 1980. Adaptative significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *Am. Zool.*, 20: 295-314.
- Lin, J. y Beal, J. L. 1995. Effects of mangrove marsh management on fish and decapod communities. *Bull. Mar. Sci.*, 57 (1): 193-201.
- Lincoln, R. J., Boxshall, G. A. y Clark, P. F. 1982. *A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge University Press. 298 p.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- Livingston, J. R. 1982. Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7: 1-12.
- Livingston, J. R. 1984. Trophic response of fishes to habitat variability in coastal seagrass system. *Ecology*, 65 (4): 1258-1275.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press. Cambridge, London. 382 p.
- Ludwig A. J. y Reynolds, J. F. 1988. *Statistical Ecology. A Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons. 337 p.
- Lugo, A. E. y Snedaker, S. C. 1974. The ecology of mangroves. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 39-64.
- Lugo, A. E., Sell, M. y Snedaker, S. C. 1981. Mangrove ecosystems analysis, p. 129-153. In: Patten, B. C. (ed.) *Systems Analysis and Simulation in Ecology*. Vol. IV. Academic Press, New York.
- Lugo A. E., Brinson, M. M. y Brown, S. L. (eds.). 1990. *Forested wetlands. Ecosystems of the World*. Vol. 15. Elsevier. Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo. 527 p.
- Lugo A. E., Evink, G., Brinson, M. M., Broce, A. y Snedaker, S. C. 1975. Diurnal rates of photosynthesis, respiration and transpiration in mangrove forests in South Florida, p. 335-350. In: Golley, F. B. y Medina E., (eds.). *Tropical Ecological Systems-Trends in Terrestrial and Aquatic Research*. Springer-Verlag, New York.
- MacArthur, R. H. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536.
- MacDonald, J. S. y Green, R. H. 1986. Food resource utilization of five species of benthic feeding fish in Passamaquoddy Bay, New Brunswick. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43 (8): 1534-1546.
- Majkowski, J. 1982. Usefulness and applicability of sensitivity analysis in a multispecies approach to fisheries management, p. 149-165. In: Pauly, D. y Murphy, G. I. (eds.). *Theory and management of tropical fisheries*. ICLARM, Conf. Proc. 9.

- Mann, K. H., Field, J. G. y Wulff, F. 1989.** Network analysis in marine ecology: an assessment, p. 259-282. *In: Wulff, F., Field, J. G. y Mann, K. H. (eds.). Network analysis in marine ecology methods and applications. Coastal and estuarine studies.* Fringer-Verlag, Heidelberg.
- Margalef, R. 1983.** *Limnología.* Ed. Omega Barcelona.
- Martinez-Palacios, C. y Ross, L. G. 1988.** The feeding ecology of the central American cichlid *Cichlasoma urophthalmus* (Gunther). *J. Fish. Biol.*, 33. 665-670.
- Mena Abud, K. J. 1994.** *Estudios de la composición y distribución de la comunidad ictiofaunística de la Laguna de Celestún, Yucatán.* Tesis Profesional. Lic. en Biología. Univ. Autón. Yucatán. 40 p.
- Mitsch, W. J. y Gosselink, J. G. 1993.** *Wetlands.* 2nd ed. Van Nostrand Reinhold. New York. 722 p.
- Möller, P., Pihl, L. y Rosenber, R. 1985.** Benthic faunal energy flow and biological interaction in some shallow marine soft bottom habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 27: 109-121.
- Monaco, E. M., Lowery, A. T. y Emmett, R. 1992.** Assemblages of U.S. west coast estuaries based on the distribution of fishes. *J. Biogeog.*, 19: 251-267.
- Mocde, T. y Ross, S. T. 1983.** Trophic relationships of fishes occurring within a surf zone habitat in the Northern Gulf of Mexico. *Northeast Gulf Sci.*, 6 (2): 109-120.
- Morisita, M. 1959.** Measuring interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Kyushu Ser.*, 3 : 65-80.
- Morton, R. M. 1990.** Community structure, density and standing crop of fishes in a subtropical Australian mangrove area. *Mar. Biol.* 105: 385-394.
- Nee, S. 1990.** Community construction. *Trends Ecol. Evol.*, 5 (10): 337-339.
- Nelson, I. S. 1994.** *Fishes of the World.* 3a. ed. Wiley and Sons. New York, 600 p.
- Norris, J. E. 1985.** *Trophic relationships of piscivorous coral reef fishes from the Northwestern Hawaiian Island.* M.S. thesis. University Hawaii, Honolulu.
- Odum, E. P. 1969.** The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- Odum, H. T. 1970.** *Pathways of energy flow in a south Florida estuary.* Ph D. Dissertation. University of Miami, Florida, 162 p.
- Odum, H. T. 1971.** An energy circuit language for ecological and social systems, its physical basis, p. 139-211. *In: Patten, B. (ed.). Systems Analysis and Simulation in Ecology.* Vol. 2. New York. Academic Press.
- Odum, H. T. 1983.** *Systems Ecology.* Wiley Interscience, New York, 664 pp.
- Odum, W. E. y Heald, E. J. 1972.** Trophic analysis of an estuarine mangrove community. *Bull. Mar. Sci.*, 22: 671-738.
- Odum, W. E. y Heald, E. J. 1975.** The detritus-based food web of an estuarine mangrove community, p. 265-286. *In: L. E. Cronin (Ed.). Estuarine Research.* Academic Press Inc., New York.

- Odum, W. E. y McIvor, C. C. 1990. Mangroves, p. 517-548. In: Myers, R. L. y Ewel, J. J. (eds.). *Ecosystems of Florida*. University of Central Florida Press, Orlando.
- Odum, W. E., McIvor, C. C. y Smith, T. J. III. 1982. *The Ecology of the Mangroves of South Florida: a Community Profile*. U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, Technical Report FWS/OBS 81-24, Washington, D. C. 154 p.
- Odum, W. E., T. J. Smith T. J. III, Hoover y McIvor, C. C. 1984. *The Ecology of Tidal Freshwater Marshes of the United States East Coast: A Community Profile*. U.S. Fish and Wildlife Service, Technical Report FWS/OBS-87-17. Washington, D. C. 177p.
- Odum, H. T., Kemp, W. M., Sell, M., Boynton, W. y Lehman, M. 1977. Energy analysis and coupling of man and estuaries, *Environ. Manage.*, 1: 297-315.
- Ojeda, P. F. y Dearborn, J. H. 1991. Feeding ecology of benthic mobile predators: experimental analyses of their influence in rocky subtidal communities of the Gulf of Maine. *J. Exp. Mar. Ecol.*, 149: 13-44.
- Oksanen, L. 1983. Trophic exploitation and arctic phytobiomass patterns. *Am. Nat.*, 122: 42-52.
- Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J. y Niemela, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Am. Nat.*, 118: 240-261.
- Onuf, C. P. y Quammen, M. L. 1983. Fishes in a California coastal lagoon: Effects of major storms on distribution and abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 12:1-14
- Ordoñez-López, U. 1995. Análisis del ictioplancton del Ecosistema costero de Celestún, Yucatán. Informe de Proyecto B020 de Conabio. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del I.P.N. Unidad Mérida.
- Ordoñez-López, U., Ornelas-Roa, M. y Merino-Virgilio, F. 1993. Estudio preliminar del zooplancton superficial de la Laguna de Celestún, Yucatán. In: V. Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. 27 Sept-1 Oct. de 1993. La Paz B.C.S., México.
- Palomares, M.L. y Pauly, D. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 40: 259-284.
- Palomares, M. L. D., Horton, K. y Moreau, J. 1993. An ECOPATH II Model of the Lake Chad System, p. 153-158. In: Christensen, V. y Pauly, D.(eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc.
- Parrish, D. J. 1989. Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 58: 143-160.
- Parushan, K. S. 1991. Prospects of fish production from mangrove ecosystems. *Fish. Chimes*, 11 (3): 24-26.
- Pauly, D. 1982. Studying single-species dynamics in a tropical multispecies context, p. 33-70. In: D. Pauly y G. I. Murphy (eds.). *Theory and management of tropical fisheries*. ICLARM. Conf. Proc.
- Pauly, D. 1989. A simple index of metabolic level in fishes. *Fishbyte*, 7 (1): 22.

- Perdomo, C. I. 1996. *Análisis comparativo sobre la biología trófica de dos especies de engraulidos asociada al manglar de la Laguna de Celestún, Yucatán. Anchoa hepsetus (Linnaeus, 1758) y Anchoa mitchilli (Valenciennes, 1848)*. Tesis Profesional. Benemérita Univ. Autón. de Puebla. Escuela de Biología. 37 p.
- Pérez-España, H. y Abitia-Cardenas, L. A. 1996. Description of the digestive tract and feeding habits of the king angelfish and the Cortes angelfish. *Jour. Fish Biol.*, 48: 807-817.
- Persson, L., Diehl, S., Johansson, L., Andersson, G. y Hamrin, S. F. 1992. Trophic interaction in temperate lake ecosystems: A test of food chain theory. *Amer. Nat.*, 140 (1): 59-84.
- Pianka, E. R. 1971. Species Diversity, p. 401-406. In: *Topics in the Study of Life: The Bio Source Book*. Harper and Row, Pub. New York.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 53-74.
- Pielou E. C. 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse. *Am. Nat.*, 100: 463-465.
- Pielou, E. C. 1969. *An introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York. 286 p.
- Pimm, S. L. 1982. *Food webs*. Chapman y Hall, London. 219 p.
- Pimm, S. L. y Kitching, R. L. 1987. The determinants of food chain lengths. *Oikos*, 50: 302-307.
- Pimm, S. L., Lawton, J. H. y Cohen, J. E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- Pinto, L. 1987. Environmental factors influencing the occurrence of juvenile fish in the mangroves of Pagbilao, Philippines. *Hydrobiologia*, 150: 283-301.
- Platt, T., Mann, K. H. y Ulanowicz, R. E. (ed.). 1981. *Mathematical models in biological oceanography*. 7th ed. UNESCO Press, Paris. 157 p.
- Polovina, J. J. 1984. Model of a coral reef ecosystems. Part I: Ecopath model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3: 1-11.
- Polovina, J. J. y Ow, M. D. 1983. *ECOPATH: A user's manual and program listing*. National Marine Fisheries Service, NOAA, Honolulu Adm. Rep. H-83-23.
- Rainer, F. S. 1982. Trophic structure and production in the macrobenthos of a temperate Australian estuary. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 5: 423-441.
- Randall, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the west studies. *Stud. Trop. Oceanogr. Miami*, 5: 665-847.
- Redfield, J. A. 1979. Trophic Relationships in Mangrove Communities, p. 259-262. In: Clough, B. F. (ed.). *Mangrove Ecosystems in Australia. Structure, function and management*. Proc. of the Australian National Mangrove Workshop Cape Ferguson, 18-20 April, 1979. Australian Inst. Marine Science in association with Australian University Press. Canberra, Australia, London, Miami.

- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 71: 1-382.
- Rico-Gray, V. 1982. Estudio de la vegetación de la zona costera inundable del noroeste del Estado de Campeche, México: Los Petenes. *Biotics*, 7: 171-190.
- Robertson, A. I. 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia*, 38, 193-202.
- Robertson, A. I. y Duke, N. C. 1987. Mangroves as nursery sites: Comparisons of the abundance and species composition of fish and crustaceans in mangroves and other nearshore habitats in tropical Australia. *Mar. Biol.*, 96 (2): 193-205.
- Robertson, A. I. y Niel, P. A. 1989. The influence of crabs on litter processing in high intertidal mangrove forests in tropical Australia. *Oecologia*, 78: 191-198.
- Robertson, A. I. y Duke, N. C. 1990. Mangrove fish-communities in tropical Queensland, Australia: spatial and temporal patterns in densities, biomass and community structure. *Mar. Biol.*, 105: 369-379
- Robertson, A. I., Alongi, D. M. y Boto, K.G. S. 1992. Food chains and carbon fluxes, p. 251-292. In: Robertson A. I. y Alongi, D. M. (eds.). *Tropical mangrove ecosystems*. Am. Geophysical Union. Washington D.C.
- Robins, C. R. 1972. The state of knowledge of the coastal fish fauna of the Panamic region prior to the construction of an interoceanic sea-level canal. *Bull. Biol. Soc. Washington*, 2: 159-166.
- Robins, C. R., Ray, G. C. y Douglas, J. 1986. *A field guide to Atlantic Coastal Fishes of North America*. Houghton Mifflin Company (eds.). Boston, U.S.A. 354 p.
- Rogers, B. D. y Herke, W. H. 1985. Estuarine-dependent fish and crustacean movements and their management, p. 201-219. In: Beyan, C. F., Zurank P. J. y Chabreck, R. H. (eds.). *Fourth Coastal Marsh and Estuary Management Symposium*. Baton Rouge LA: Louisiana State Univ. Press.
- Rohlf F. J. y Sokal, R. R. 1981. *Statistical Tables*. Freeman and Co., Publishers, San Francisco. 253 p.
- Rojas-Galaviz J. L., Yáñez-Arancibia, A., Day, W. J. Jr. y Vera-Herrera, F. R. 1992. Estuarine Primary Producers: Laguna de Terminos - a Study Case, p. 141-154. In: Seeliger, U. (ed.). *Coastal Plant Communities of Latin America*. Academic Press, Inc.
- Rooker, J. R. y Dennis, G. D. 1991. Diel, Lunar and Seasonal changes in a mangrove fish assemblage off southwestern Puerto Rico. *Bull. Mar. Sci.*, 49 (3): 684-698.
- Root, R. B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monog.*, 37: 317-350.
- Rosecchi, E. y Nouaze, Y. 1987. Comparison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Rev. Trav. Inst. Pêches. Marit.*, 49: (3 et 4): 111-123.
- Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies. *Copeia*, (2): 352-388.

- Sánchez Argüelles R. D. 1994. *Comparación estructural de la comunidad de manglar en dos sistemas lagunares costeros del Estado de Yucatán, México*. Tesis Profesional. Lic. en Biología. Univ. Autón. Yucatán. 67 p.
- Sánchez-Gil, P., Arreguín-Sánchez, F. y García-Abad, M. C. 1994. Ecological strategies and recruitment of *Syacium gunteri* (Pisces: Bothidae) in the southern Gulf of Mexico Shelf. *Netherlands Jour. Sea Res.*, 32 (3/4): 433-439.
- Sandheinrich, M. B. y Hubert, W. A. 1984. Intraspecific resource partitioning by yellow perch (*Perca flavescens*) in a stratified lake. *Can. J. Fish. Aquatic. Sci.*, 41: 1745-1752.
- S.A.R.H. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. 1992. Datos climatológicos de Celestún.
- S.A.R.H. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. 1993. Datos climatológicos de Celestún.
- Sasekumar, A. 1984. Methods for the study of mangrove fauna, p. 145-161. In: Snedaker, S. C. y Snedaker, G. (eds.). *The mangrove ecosystem: research methods*. UNESCO.
- Schälske, C. L. y Odum, E. P. 1961. *Proc. Gulf. Carib. Fish. Inst.*, 14, 75-80.
- Schlacher T. A. y Wooldridge, T. H. 1996. Patterns of selective predation by juvenile, benthivorous fish on estuarine macrofauna. *Mar. Biol.*, 125: 241-247.
- Schoener, T. W. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology*, 70: 1559-1589.
- Schoander, P. F., Hammel, H. T. Hemrningsen, E. y Cary, W. 1962. Salt balance in mangroves. *Plant Physiol.* 37: 722-729.
- Schroeder, W. C. y Henry, E., 1953. Fishes of key west and the clam industry of southern Florida. *Rep. U.S. Comun. Fish.* 12: 1-74.
- Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. 1980. Atlas del uso del suelo. Dirección General Planificación y ordenamiento del territorio, México.
- Secretaría de Recursos Hidráulicos. 1971. Plan Nacional de Desarrollo pesquero en las lagunas litorales, México. Ilustrado.
- Sedberry, R. G. y Carter, J. 1993. The Fish Community of a shallow tropical Lagoon in Belize, Central America. *Estuaries*, 16 (2): 198-215 p.
- Selem, S. C. I. 1992. *Contribución al conocimiento del macrofitobentos de la Laguna de Celestún*. Tesis Profesional. Lic. en Biología. Univ. Autón. Yucatán. 63 p.
- SEPESCA. 1994. Anuario estadístico de pesca. Secretaría de Pesca. Delegación Yucatán.
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Tech. J.*, 27: 379-423.
- Sheridan, F. P. 1992. Comparative habitat utilization by estuarine macrofauna within the mangrove ecosystem in Rookery Bay, Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 50 (1): 21-39.
- Sissenwine, M. P. 1984. Why do fish populations vary, p. 59-94. In: May, R. M. (ed.). *Exploitation of marine communities*. Dah. Konf. Life Sci. Res. Rep. 32. Springer-Verlag, N.Y.

- Slobodkin, L. B. 1980. *Growth and regulation of animal population*. 2nd ed. Cover Publications, New York, 234 p.
- Snedaker, C. S. 1989. Overview of Ecology of mangroves and information need for Florida Bay. *Bull. Mar. Sci.*, 44 (1): 341-347.
- Sogard, M. S., Powell, G. V. N. y Holmsquist, J. G. 1989. Spatial distribution and trends in abundance of fishes residing in seagrass meadows on Florida Mudbanks. *Bull. Mar. Sci.*, 44 (1): 179-199.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1981. *Biometry, The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 2nd ed. W. H. Freeman, San Francisco, CA. 776 p.
- Starck, W. A. 1971. Biology of the gray snapper, *Lutjanus griseus* (Linneus) in the Florida Keys. *Stud. Trop. Oceanogr.*, 10: 1-150.
- Steele, J. H. 1984. Kinds of variability and uncertainty affecting fisheries, p. 245-263. In: May, R. M. (ed.). *Exploitation of marine communities*. Dah. Konf. Life Sci. Res. Rep. 32. Springer-Verlag, New York.
- Stoner, W. A. 1980. Feeding ecology of *Lagodon rhomboides* (Pisces: Sparidae): Variation and functional responses. *Fish. Bull. U. S.*, 78: 337-352.
- Stoner, W. A. 1986. Community structure of the demersal fish species of Laguna Joyuda, Puerto Rico. *Estuaries*, 9: 142-152.
- Stoner, A. W. y Livingston, R. J. 1984. Ontogenetic patterns of diet and feeding morphology in sympatric sparid fishes from seagrass meadows. *Copeia*, 1984 (1): 174-187.
- Strickland, J. D. H. y Parsons, T. R., 1972. A practical Handbook of Seawater Analysis. Bulletin, 167. *Bull. Fish. Res. Board Canada*, Ottawa, Canada. 122 p.
- Sumpton, W. y Greenwood, J. 1990. Pre- and Post-flood Feeding Ecology of Four Species of Juvenile Fish from the Logan-Albert Estuarine System, Moreton Bay, Queensland. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 41: 795-806.
- Taylor, J. N. 1976. *Key to the fresh and brakish water fishes of the Yucatan Peninsula*. Museum of Zoology, Univ. of Michigan. 22 p.
- Thayer, G. W., Suart, H., Kenworthy, J. W., Ustach, F. J. y Bowman, A. 1978. In: Phillip, E. G., John, R. Clark y Judith, E. Clark (eds.). Habitat values of salt marshes, mangroves, and seagrasses for aquatic organisms. Proc. of the National Symposium on Wetlands.
- Thayer, G. W., Colby, R. D., y Hetter, F. W. Jr. 1987. Utilization of the red mangrove prop root habitat by fishes in south Florida. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35: 25-38.
- Thollot, P. 1989. The mangrove ichthyofauna of New Caledonia: Characteristics and relationships with the other fish communities of the lagoon: Preliminary results (Deama mangrove, April-Mat, 1987). *Sci. Tech. Sci. Mer. Biol. Mar. Cent. Noumea Orstom*, No. 52. Noumea, New Caledonia. 58 p.
- Torruco, D. y González, A. 1994. Estructura trófica de la comunidad de peces en el litoral frente a Laguna Verde, Veracruz, México. *Avicennia*, 2: 33-46.

- Tovilla, H. C. 1994. Manglares, p. 371-423. In: G. De la Lanza Espino y Cáceres Martínez C. (ed.). *Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano*. Univ. Autón. de Baja California Sur.
- Tovilla, H. C. y Loa, E. 1991. Manglares y marismas, modificaciones debido a los cambios en el uso del suelo, en la costa del Estado de Chiapas durante 40 años. Mem. I Cong. Latinoamericano de Administración de la Zona Costera, 13-15 Marzo, Ensenada, Baja California Norte, México.
- Trejo, A. 1986. *Estudio de la vegetación de la zona costera inundable perteneciente a los bordes de la laguna de Celestún, Yucatán, México*. Los manglares. Reporte de servicio social. UAMI. 30 p.
- Trejo, A. 1988. *Estudio del sistema CO₂-Carbonatos en la Laguna de Celestún, Yucatán*. Tesis de Maestría. CINVESTAV-IFN. Unidad Mérida. 65 p.
- Trejo-Torres, J. C., Durán, R. y Olmsted, I. 1993. Manglares de la Península de Yucatán, p. 660-672. In: *Biodiversidad Marina y Costera de México*. S. I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.) Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO.
- Trujeque, E. C. 1990. *Estudio de la descomposición de hojarasca de dos especies de manglar: Avicennia germinans y Rizophora mangle, en el estero de Celestún, Yucatán, México*. Tesis profesional. Fac. de Química. Univ. Autónoma de Yucatán, México. 81p.
- Turner, R. E. 1977. Intertidal vegetation and commercial yields of penaeid shrimp, *Amer. Fish. Soc. Trans.*, 106: 411-416.
- Twilley, R. R. 1985. The exchange of organic carbon in basin mangrove forests in a southwest Florida estuary. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 20: 543-557.
- Twilley, R. R. 1988. Coupling of mangroves to the productivity of estuarine and coastal waters, p. 155-180. In: Jansson, B. O. (ed.). *Coastal Offshore Ecosystem: Interactions, Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies*. Vol. 22, Springer-Verlag, Berlin.
- Twilley, R. R., Lugo, A. E. y Patterson-Zucca, C. 1986. Litter production and turnover in basin mangrove forests in southwest Florida. *Ecology*, 67: 670-683.
- Twilley, R. R., Snedaker, S. C., Yáñez-Arancibia, A. y Medina, E. 1996. Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Estuaries: Perspectives of Mangrove Ecosystems, p. 327-370. In: Mooney, H., Cushman, H. J., Medina, E., Sala, E. O. y Schulze, E. D. (eds.), *Biodiversity and Ecosystems Functions: A Global Perspective*. John Wiley and Sons, N.Y.
- Tzeng, Wann-Nian y Wang, Yu-Tzu. 1992. Structure, composition and seasonal dynamics of the larval and juvenile fish community in the mangrove estuary of Tanshui River. *Mar. Biol.*, 113: 481-490.
- Ulanowicz, R. E. 1986. *Growth and development ecosystems phenomenology*. Springer-Verlag. New York. 203 p.
- Ulanowicz, R. E. y Norden, J. S. 1990. Symmetrical overhead in flow networks. *Int. J. Systems. Sci.*, 21: 429-437.
- Ulanowicz, R. E. y Puccia, C. J. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses*, 5: 7-16.

- Ulanowicz, R. E. y Wulff, E. 1991. Comparative ecosystem structures the Chesapeake Bay and the Baltic Sea, p. 140-166. *In*: Cole, J., Lovett, G. y Findlay, S. (eds.). *Comparative analysis of ecosystems patterns mechanisms and theories*. Springer-Verlag. Heidelberg.
- Valdez Muñoz, E. 1981. Estructura y diversidad de la ictiofauna de los manglares de Punta del Este, Isla de la Juventud. *Cienc. Biol., (Cuba)* 6: 111-124.
- Valdez-Muñoz, E. 1985. Conducta diurna-nocturna de la ictiofauna de los manglares y zonas adyacentes. *In*: II. Congreso Nacional de Ciencias Biológicas, enero de 1984. La Habana, Cuba. 16 p.
- Valdés, D. S., Trejo, J. y Real, E. 1988. Estudio hidrológico de la Laguna de Celestún, Yucatán, México, durante 1985. *Cienc. Mar.,* 14 (2): 45-68.
- Vega-Cendejas, M. E. 1990a. Estructura de la comunidad ictiofaunística del estero de Celestún, Yucatán, México. *In*: Res. II Cong. Ciencias del Mar, 18 al 22 de junio de 1990. La Habana, Cuba.
- Vega-Cendejas, M. E. 1990b. Interacción trófica entre dos bagres *Arius melanopus* (Agassiz, 1829) y *Arius felis* (Linnaeus, 1766) en las costas de Celestún, Yucatán, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México,* 15 (1): 185-194.
- Vega-Cendejas, M. E. 1993. Estudio ecotrófico sobre el sargo, *Archosargus rhomboidalis* ¿Especie omnívora o herbívora?. *Rev. Inv. Mar.,* 14 (1): 70-85.
- Vega, C. M. E., Arreguín Sánchez, F. y Hernández, M. 1993. Trophic fluxes on the Campeche Campeche Bank, Mexico. p. 206-213. *In*: Christensen, V. y Pauly, D. (eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM. Conf. Proc.
- Vega-Cendejas, M. E., Hernández, M. y Arreguín-Sánchez, F. 1994. Trophic interrelationships of fishes in a beach seine fishery from the northwestern coast of Yucatan, México. *Jour. Fish. Biol.,* 44: 647-659.
- Vega-Cendejas, M. E., Ordoñez, U. y Hernández, M. 1994. Day-Night Variation of Fish Population in the Mangrove of Celestun Lagoon, Mexico. *Int. Jour. Ecol. Envi. Sci.,* 20: 99-108.
- Vega-Cendejas, M. E., Mexicano-Cíntora G. y Arce, A. M. 1997. Biology of the thread herring *Opisthonema oglinum* (Pisces: Clupeidae) from a beach seine fishery of the Campeche Bank, Mexico. *Fish. Res.,* 30: 117-126.
- Walter, G. G. 1979. Compartmental models, diagraphs, and Markov chains, p. 295-310. *In*: Matis, J. H., Patten, B. C. White, G. C. (eds.). *Compartmental Analysis of Ecosystem Models*. Inter. Co-operative Pub. House. P. O. Box 245., Maryland.
- Weinstein, M. P., Heck, K. L. Jr., Grebel, P. F. y Gates, J. E. 1982. The role of herbivory in pinfish (*Lagodon rhomboides*): a preliminary investigation. *Bull. Mar. Sci.,* 32 (3): 791-795.
- Weinstein, M. P. (ed.). 1988. *Larval Fish and Shelfill Transport Through Inlets*. American Fisheries Society. Symposium 3, Bethesda Maryland. 166 p.
- West, J. R. y King, R. J. 1996. Marine, Brackish, and freshwater fish communities in the vegetated and bare shallows of an Australian Coastal River. *Estuaries,* 19 (1): 31-41.

- Whitfield, A. K. 1988. The Swartvlei estuary fish community and the influence of food availability on resource utilization. *Estuaries*, 11: 160-170.
- Wilson, W. H. Jr. 1991. Competition and predation in marine soft-sediment communities. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 21: 221-241.
- Winemiller, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monographs*, 60 (3): 331-357.
- Wöhler, C. O. y Sánchez, F. 1994. Feeding Ecology of Castañeta (*Cheilodactylus bergi*, Pisces: Cheilodactylidae) in the South-western Atlantic (34-47°S). *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 45: 507-520.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 50, 296-302.
- Wootton, R. J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman and Hall. New York, London. 404 p.
- Yáñez-Arancibia, A. 1976. Observaciones sobre *Mugil curema* Valenciennes, en áreas naturales de crianza, alimentación, madurez, crecimiento y relaciones ecológicas. *An. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México*, 3: 92-124.
- Yáñez-Arancibia, A. y Nugent, R. S. 1988. El papel ecológico de los peces en estuarios y lagunas costeras. *An. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México* 4 (1): 107-114.
- Yáñez-Arancibia, A. y Day, J. W. Jr. 1988. *Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México. La región de la Laguna de Términos*. Universidad Nacional Autónoma de México. 525 p.
- Yáñez-Arancibia, A. y Sánchez-Gil, P. 1988. *Ecología de los recursos demersales marinos. Fundamentos en costas tropicales*. A.G.T. Editó, S.A. 228 p.
- Yáñez-Arancibia, A. y Lara-Domínguez, A. L. 1994. Los Manglares de América Latina en la encrucijada. *Faro. Santiago-Chile*: 3-7 p.
- Yáñez-Arancibia, A., Linares, F. A. y Day, J. W. Jr. 1980. Fish community structure and function in Terminos Lagoon, a tropical estuary in the southern Gulf of Mexico, p. 465-485. In: Kennedy, V. S. (ed.). *Est. Perspectives*. Academic Press, New York.
- Yáñez-Arancibia, A., Sánchez-Gil, P. y Lara-Domínguez, A. 1991. Interacciones ecológicas estuario-mar: estructura funcional de las bocas estuarinas y su efecto en la productividad del ecosistema. *Acad. Cienc. Sao Paulo. Publ. ACIESP*, 73: 1-35.
- Yáñez-Arancibia, A., Aguirre-León, A. y Soberón-Chávez, G. 1992a. Estuarine-related fisheries in Terminos Lagoon and adjacent continental shelf (Southern Gulf of Mexico), p. 145-153. In: Maltby, E. P. J. y Lefeuvre, J. C. (eds.). *Conservation and Development: The sustainable use of Wetland Resources*. Proc. Third International Wetland Conf. The IUCN Wetlands Programme, Gland Switzerland.
- Yáñez-Arancibia, A., Sánchez-Gil, P. y Lara-Domínguez, A. L. 1992b. Interacciones ecológicas estuario-mar: Estructura Funcional de las bocas estuarinas y su efecto en la productividad del ecosistema. *Publ. ACIESP*, 71 (4): 49 - 83.

- Yáñez-Arancibia, A., Lara-Domínguez, A. L. y Day, J. W. 1993. Interactions between mangrove and seagrass habitats mediated by estuarine nekton assemblages: coupling of primary and secondary production. *Hydrobiologia*, 264: 1-12.
- Yáñez-Arancibia, A., Domínguez, A. L. y Pauly, D. 1994. Coastal Lagoons as Fish Habitats, p. 363-376. In: Kjerfve, B. (ed.). *Coastal Lagoon Processes*. Elsevier Science Publishers.
- Yáñez-Arancibia, A., Lara-Domínguez, A. L., Rojas Galaviz, J. L., Sánchez-Gil, P., Day, J. W. Jr. y Madden, C. J. 1988. Seasonal biomass and diversity of estuarine fishes coupled with tropical habitat heterogeneity (Southern Gulf of Mexico). *J. Fish. Biol.*, 33 (Supl. A): 191-200.
- Yodzis, P. 1989. *Introduction to theoretical ecology*. Harper and Row, New York, New York. USA. 384 p.
- Yoklavich, M. M., Cailliet, G. M., Barry, J. P., Ambrose, D. A. y Antrim, B. S. 1991. Temporal and Spatial Patterns in Abundance and Biodiversity of Fish Assemblages in Elkhorn Slough, California. *Estuaries*, 14 (4): 465-480.
- Zar, J. H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, N. J. 620 p.
- Zieman, J. C. y Adams, K. 1982. *The ecology of seagrasses of South Florida: a community profile*. National Coastal Ecosystems Team Office of Biological Services U. S. Department of the Interior Washington, D. C. 20240 FWS/OBS-82185. Bureau of Land Management. Fish and Wildlife service. 151 p.
- Zieman, J. C., Macko, S. A. y Mills, A. L. 1984. Role of seagrasses and mangroves in estuarine food webs: Temporal and spatial changes in stable isotope composition and amino acid content during decomposition. *Bull. Mar. Sci.*, 35: 380-392.
- Zimmerman, R. J. y Minello, T. J. 1984. Densities of *Penaeus aztecus*, *Penaeus setiferus* and other natant macrofauna in a Texas salt marsh. *Estuaries*, 7: 421-433.