

00361

21
24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

PERACARIDOS (CRUSTACEA) ASOCIADOS A PRADERAS DE PASTOS MARINOS (*Ruppia maritima*) DEL SISTEMA LAGUNAR DE ALVARADO, VERACRUZ: UN ANÁLISIS ECOLÓGICO ESPACIO-TEMPORAL.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
P R E S E N T A
BIOL. IGNACIO CARLOS WINFIELD AGUILAR

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ELVA GUADALUPE ESCOBAR BRIONES

MEXICO, D. F.

1999

~~1999~~

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

273116



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

	Pág.
Resumen	i
Abstract	i
I. INTRODUCCION	1
II. ANTECEDENTES	3
III. HIPOTESIS	5
IV. OBJETIVOS	5
V. METAS	6
VI. AREA DE ESTUDIO	7
VII. METODOLOGIA	9
1. Campo	9
2. Laboratorio y gabinete	10
2.1. Parámetros ambientales	10
2.2. Componente biótico	11
VIII. RESULTADOS	13
1. Parámetros ambientales	13
1.1. Profundidad	13
1.2. Temperatura	14
1.3. Salinidad	15
1.4. Biomasa de <i>Ruppia maritima</i>	16
1.5. Temporadas en el sistema lagunar	17
1.6. Zonación en el sistema lagunar	18
1.7. Correlación entre parámetros ambientales en los sitios de muestreo	19
2. Componente biótico	19
2.1. Densidad de la asociación de peracáridos	19
2.2. Biomasa de la asociación de peracáridos	21
2.3. Correlación múltiple entre componente biótico y parámetros	23
2.4. Listado taxonómico de organismos	24
2.5. Sinonimia y distribución de especies	24
2.6. Caracterización de las especies en la asociación de peracáridos	27
3. Parámetros comunitarios de los peracáridos asociados a <i>R. maritima</i>	30
3.1. Distribución log-normal	30
3.2. Riqueza específica	31
3.3. Coeficiente simple de dominancia y Valor de importancia	31
3.4. Frecuencia de ocurrencia en el plano temporal	32
3.5. Diversidad y equitatividad	33
3.6. Formación de grupos	38
IX. DISCUSION	39
1. Parámetros ambientales	39
1.1. Análisis temporal	39
1.2. Análisis espacial	40
1.3. Análisis latitudinal de <i>R. maritima</i>	42
2. Componente biótico	42
2.1. Análisis temporal de los peracáridos asociados a <i>R. maritima</i>	42
2.2. Análisis espacial de los peracáridos asociados a <i>R. maritima</i>	44

2.3.	Caracterización de las especies en la asociación de peracáridos	45
2.4.	Estructura de la asociación de crustáceos peracáridos	48
2.5.	Formación de grupos y utilización del espacio	52
2.6.	Comparación latitudinal	57
X.	CONCLUSIONES	58
XI.	LITERATURA CITADA	68
	AGRADECIMIENTOS	80

LISTA DE FIGURAS, TABLAS Y APENDICES

FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Descripción del área de estudio	8
Figura 2. Variación temporal de la profundidad	13
Figura 3. Variación temporal de la temperatura	14
Figura 4. Variación temporal de la salinidad	15
Figura 5. Variación temporal de la biomasa de <i>R. maritima</i>	16
Figura 6. Ordenación de los meses de estudio	18
Figura 7. Dendograma de los sitios de muestreo	18
Figura 8. Variación temporal de la densidad de los peracáridos	20
Figura 9. Variación temporal de la biomasa de peracáridos	22
Figura 10. Caracterización de las especies en Boca Camaronera	27
Figura 11. Caracterización de las especies en Camaronera	28
Figura 12. Caracterización de las especies en Canal Buen País	28
Figura 13. Caracterización de las especies en Buen País	29
Figura 14. Caracterización de las especies en Punta Grande	29
Figura 15. Caracterización de las especies en Alvarado	30
Figura 16. Distribución log-normal	30
Figura 17. Variación de la riqueza específica de la asociación	31
Figura 18. Porcentaje de dominancia acumulada de las especies	32
Figura 19. Variación en diversidad y riqueza específica de los meses	35
Figura 20. Variación en diversidad y equitatividad de los meses	35
Figura 21. Representación general de ciclos estacionales	36
Figura 22. Relación entre diversidad y riqueza específica en los sitios de muestreo	37
Figura 23. Relación entre diversidad y equitatividad en los sitios de muestreo	37
Figura 24. Dendograma del agrupamiento entre las especies en 1991	38
Figura 25. Dendograma del agrupamiento entre las especies en 1992	38
Figura 26. Establecimiento de peracáridos dominantes en praderas de <i>R. maritima</i>	55
Figura 27. Establecimiento de peracáridos en diferentes estratos en <i>R. maritima</i>	56

TABLAS

Tabla 1. Localización de los sitios de muestreo	10
Tabla 2. Valores promedio de desviación estándar de parámetros ambientales	14
Tabla 3. Valores absolutos de vectores propios y varianza explicada	17
Tabla 4. Matriz de correlación simple entre los parámetros ambientales	19
Tabla 5. Valores totales de la densidad de las especies en los sitios de muestreo	21
Tabla 6. Valores totales de biomasa de las especies en los sitios de muestreo	23
Tabla 7. Matriz de correlación múltiple entre los parámetros y peracáridos	23
Tabla 8. Valores de la densidad, coeficiente de dominancia, valor de importancia	32
Tabla 9. Valores de la biomasa, coeficiente de dominancia, valor de importancia	33
Tabla 10. Valores mensuales de riqueza específica, diversidad y equitatividad	34
Tabla 11. Valores de riqueza específica, diversidad y equitatividad en los sitios	36
Tabla 12. Valores de biomasa del género <i>Ruppia</i> en diferentes localidades	42

Tabla 13. Síntesis de investigaciones publicadas de peracáridos	50
Tabla 14. Agrupamientos entre especies de la asociación de peracáridos	53

APENDICES

Apéndice 1. Representación esquemática de las variaciones en densidad	63
Apéndice 2. Distribución de las especies de peracáridos en los sitios de muestreo	63
Apéndice 3. Caracterización de las especies de peracáridos en los sitios de muestreo	64
Apéndice 4. Principales atributos bioecológicos de las especies de peracáridos	65

RESUMEN

Con el propósito de analizar ecológicamente la asociación de crustáceos peracáridos en praderas marinas de *Ruppia maritima* del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, fue diseñada una campaña de 18 muestreos de diciembre de 1990 a noviembre de 1992. Se establecieron seis localidades con base en la presencia de praderas marinas y la influencia que ejercieron los afluentes epicontinentales y bocas de comunicación con el mar, donde se recolectaron dichos crustáceos en un área de 0.046 m². Once especies fueron determinadas en la asociación de crustáceos con una dominancia de *Cassidinidea ovalis*, *Gammarus mucronatus*, *Corophium louisianum* y *Discapseudes holthuisi*. Dicha asociación presentó variaciones espacio-temporales durante el ciclo bianual con base en las fluctuaciones de biomasa de *R. maritima*, gradientes de salinidad y la influencia de los afluentes epicontinentales y bocas de comunicación con el mar. La disponibilidad de espacios, el espectro alimenticio, las preferencias alimenticias, los hábitos de vida libre o tubícola, los pulsos reproductivos e interacción competitiva fueron características que propiciaron el establecimiento de la asociación de crustáceos peracáridos en praderas de *R. maritima* del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz.

ABSTRACT

In order to analyze from the point of view of ecology the peracarids crustaceans associated to submerged vegetation of *Ruppia maritima* from the Alvarado Lagoon, Veracruz. It is obtained a total of 18 samples from December 1990 to November 1992. It is chose six stations based on the presence of seagrasses, fluvial system and inlet and obtained samples in an area of 0.046 m². Among the species determined for association, *Cassidinidea ovalis*, *Gammarus mucronatus*, *Corophium louisianum* and *Discapseudes holthuisi* were dominant. The association of peracarids crustaceans varied space-temporally during biannual cycle based on the fluctuations in the biomass of *R. maritima*, salinity gradient, the influence of fluvial system and inlet. Availability of space, a spectrum of food types, feeding preferences, habitats, free or tube-building, reproductive cycle and competitive interactions were some of the factors responsible for the association of peracarids crustaceans with *R. maritima* in the Alvarado Lagoon.

I. INTRODUCCION

El Superorden Peracarida fue establecido como una división de la Subclase *Malacostraca* por Calman en 1904. La presencia de una estructura denominada *lacinia mobilis* sobre la mandíbula, oosteguitos y marsupio en las hembras sirven para definir al grupo. Este superorden, de acuerdo a Bowman y Abele (1982), se constituye por los órdenes: Mysidacea, Cumacea, Tanaidacea, Spelaeogriphacea, Thermosbaenacea, Isopoda y Amphipoda; sin embargo, investigaciones recientes con base en el análisis del caparazón, ojos, mandíbulas, sistema sanguíneo y patrones de desarrollo, consideran a los misidáceos (*Mysida* y *Lophogastrida*) como línea evolutiva independiente (Watling, 1981, 1983; Schram, 1984; Dahl, 1991).

Este grupo de crustáceos se ha adaptado a diversos hábitats; aunque la mayoría son marinos, muchos otros son terrestres, dulceacuícolas, salobres, cavernícolas y parásitos de peces y crustáceos. Así, el ambiente marino constituye el principal ecosistema ocupado por los peracáridos, donde forma parte de las comunidades planctónicas y bentónicas (Bowman y Grüner, 1973; Gardiner, 1975; Schram, 1986; Donath-Hernández, 1987).

Diversos autores como Zimmerman *et al.* (1979), McBane y Croker (1983), Caine (1983), Stoner (1983), Virnstein *et al.* (1984), Chess (1989) y Escobar y Soto (1991), han examinado especies de peracáridos en diversos ambientes costeros: substrato areno-rocoso, arrecife de coral, sistema lagunar-estuarino y praderas de angiospermas acuáticas, los cuales proporcionan espacios con diferentes alternativas en el flujo energético, distintas fuentes de alimento y una amplia variedad en los hábitats para reproducción, crianza y refugio contra cambios climáticos y depredación.

Los peracáridos asociados a estas angiospermas acuáticas se distribuyen con patrones característicos y variación en su densidad, riqueza específica, diversidad y equitatividad, las que a su vez se encuentran influenciadas por la latitud, variación espacio temporal de parámetros fisicoquímicos, patrones y formas de crecimiento de praderas marinas y efectos por la competencia y depredación.

Se han propuesto varias hipótesis para explicar los patrones latitudinales de distribución y ecología de la epifauna asociada a pastos marinos, en la cual los peracáridos constituyen un componente importante. El incremento en diversidad en los trópicos ha sido variablemente atribuido a los gradientes de: (1) competencia (Klopfer y MacArthur, 1961) y depredación (Parrish y Salla, 1970), (2) productividad primaria (Connell y Orias, 1964), (3) estabilidad del hábitat (Margalef, 1968), (4) estabilidad climática (Sanders, 1969) y (5) complejidad del hábitat y heterogeneidad ambiental (Heck y Wetstone, 1977).

Nelson (1980) y Stoner (1980^a, 1982) proponen que con el decremento de la latitud se pueden diferenciar ciertas tendencias en la epifauna, como son: el incremento en la diversidad de anfípodos, la correlación con la biomasa de pastos marinos, el decremento en el tamaño de los de vida libre y la proporción entre las formas de vida libre y tubícola. Consideran además, que el incremento en la biomasa de pastos marinos (parte foliar)

constituye un sustrato adecuado para el aumento del número de especies, mas no de su abundancia, y un incremento en refugios contra depredadores. Verhoeven (1980) sostiene que la comunidad macrofaunal en praderas de *Ruppia* en el oeste de Europa (Finlandia, Países Bajos y sur de Francia) está caracterizada por una fuerte dominancia de pocas especies, lo que ocasiona una baja diversidad, comparada con las comunidades presentes en plantas acuáticas marinas y dulceacuícolas de América (E.U.A. y norte del Golfo de México).

Por otra parte, diferentes investigaciones han señalado el papel de los factores físico-químicos como parte generadora de los patrones estacionales de los peracáridos asociados a praderas marinas. Feeley (1967), en un estudio en la Bahía Chesapeake, señala que la temperatura no afecta la supervivencia de anfípodos en *Zostera marina*; sin embargo, se presenta una migración vertical en respuesta a decrementos en salinidad. Abele (1974, 1982) encontró valores bajos de diversidad y riqueza específica de anfípodos e isópodos cerca del Ecuador, que atribuyó a la temperatura, salinidad y exposición a la marea. Cowper (1978) sostiene que la composición de los peracáridos asociados a praderas marinas cambia rápidamente con base en los gradientes ambientales de temperatura, salinidad, turbidez, oxígeno disuelto, complejidad del hábitat, flujo del agua, perturbación hidrodinámica, atrapamiento de sedimento y densidad foliar.

Las variaciones en densidad y diversidad de los peracáridos asociados a praderas marinas ha sido atribuida, por otro lado, a los patrones y formas de crecimiento de estas angiospermas; Heck y Wetstone (1977) han sugerido que el número de especies de crustáceos en pastos marinos en un sistema tropical, está relacionado positivamente a la complejidad del hábitat como una medida de la biomasa de plantas acuáticas. Este incremento en diversidad es el resultado, primordialmente, de la protección a la depredación por peces y, secundariamente del incremento en los espacios habitables y disponibilidad de alimento. Kikuchi y Pérès (1977) puntualizan la existencia de distintos patrones de crecimiento de pastos marinos que afectan la calidad y naturaleza del hábitat. Este sustrato, generado por las hojas, incrementa la complejidad del hábitat y como resultado, un incremento en los espacios disponibles para albergar diferentes grupos de organismos epibentónicos.

Den Hartog (1982) analiza el arreglo de los organismos en espacio y tiempo en las comunidades de plantas acuáticas en tres patrones característicos: horizontal (parches), vertical (zonación y estratificación) y en tres dimensiones o arquitectura. Considera que los componentes y patrones estructurales de estas comunidades presentan una periodicidad anual con ciclos estacionales que varían con la arquitectura de los pastos marinos, la que a su vez puede estar descrita por las formas de crecimiento, los elementos estructurales, la estacionalidad, la producción de biomasa superficial y de fondo y el área de la hoja.

Stoner (1983) propone la hipótesis de que la abundancia y diversidad de la epifauna residente, particularmente de los peracáridos, varía con los patrones y formas de crecimiento de los pastos marinos. Analiza, asimismo, la correlación entre anfípodos, biomasa y superficie de las hojas de estos pastos como un resultado de los cambios

estacionales en aguas templadas. Lewis y Stoner (1983) proponen que la riqueza y densidad de especies de peracáridos se encuentran asociadas a la estructura física y biomasa de praderas marinas, aparentemente por la preferencia de las especies a microhábitats particulares como son los pastos y rizomas, así como sobre o dentro del sustrato.

Finalmente, los efectos de la competencia y depredación han sido analizados por Orth *et al.* (1984), quienes consideran que la densidad de los retoños, área, morfología y grosor de la hoja, estructura y proximidad de los rizomas y los parches de los pastos marinos, constituyen características claves que pueden mitigar los efectos de la depredación. Proponen que la relación presa-depredador en estas asociaciones multiespecíficas, puede estar afectada por el ciclo de vida de la presa, la competencia adulto-adulto, las relaciones meio-macrofauna y los patrones de migración para reproducción y/o alimentación en respuesta a gradientes de temperatura y salinidad. Livingston (1984), por su parte, considera que la organización biológica de los pastos marinos, particularmente las cadenas alimenticias y las comunidades asociadas, presentan ciclos anuales con variaciones estacionales en respuesta a los factores climatológicos, patrones de reclutamiento e interacción presa-depredador.

II. ANTECEDENTES

Las investigaciones relacionadas con el superorden Peracarida para el Golfo de México datan desde 1905 con el trabajo de Richardson para Yucatán, Veracruz, Florida y Bermudas. Posteriormente diversas publicaciones se han desarrollado para los sistemas costeros en la zona norte del Golfo, Mar Caribe y parte sureste y suroeste de la porción mexicana, con una producción considerable de trabajos durante las últimas dos décadas abocados principalmente en descripciones, registros y ampliaciones geográficas.

Así, para la zona norte del Golfo de México destacan los trabajos de: McKinney (1980); Ogle *et al.* (1982); Sieg *et al.* (1982); Goeke y Heard (1983, 1984); Sieg y Heard (1983, 1985, 1989); Thomas y Barnard (1988, 1991, 1992); Foster (1989); Stone y Heard (1989); Bousfield (1991); Foster y Lecroy (1991) y Lowry y Thomas (1991).

Por su parte, las publicaciones derivadas de los peracáridos en el Mar Caribe son: McKinney (1978); Ortiz (1980, 1983, 1994); Bowman y Franz (1982); Barnard y Thomas (1987^a, 1987^b, 1990); Ortiz y Nazabal (1984); Thomas y Barnard (1985^a, 1987, 1990^a, 1991^b); Kensley y Schotte (1989, 1994); Kensley y Heard (1991); Schotte (1991); Schotte y Heard (1991); Schotte *et al.* (1991); Ortiz y Lalana (1994); Thomas y Ortiz (1995); Kensley *et al.* (1997) y Thomas (1997).

Algunos trabajos que se relacionan con descripciones, ecología y distribuciones geográficas sobre este importante grupo de crustáceos en sistemas costeros del sureste mexicano son: Radhadevi y Kurian (1981); Escobar (1983); Goeke y Heard (1984^a); Martín y Felder (1984); Arriaga (1985); Ledoyer (1986); Donath-Hernández (1988); Escobar y Soto (1988); Hernández y May (1990); Markham *et al.* (1990); Román-Contreras (1991); Cantú-Díaz y Escobar (1992); Breedy y Murillo (1995) y Castañeda (1996).

Para el estado de Veracruz las publicaciones sobre peracáridos datan de 1971 con Băcescu, donde describe a *Cumella (cumella) maredithi*. Posteriormente, McKinney (1978) analiza 14 especies de anfípodos con información sobre su distribución y origen en sistemas costeros veracruzanos. Price (1978) registra por primera vez a *Mysidopsis almyra*, *Mysidopsis bahia* y *Bowmaniella brasiliensis* en cuatro localidades de la costa oeste del Golfo de México (Tamaulipas y Veracruz) con algunas notas sobre distribución geográfica, estructura poblacional, longitudes, talla de incubación y variación morfológica. Oliva (1991) recolectó cinco especies de peracáridos de la laguna del Llano, Veracruz, asociadas al bentos; y Winfield y Franco (1992) analizan la abundancia y distribución del tanaidáceo *Discapseudes holthuisi* en la laguna de Sontecomapan, Ver.

Particularmente para el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, existe poca información publicada sobre crustáceos peracáridos: García-Montes (1989) investiga la composición, distribución y estructura de las comunidades de macroinvertebrados epibentónicos durante un período bianual y la influencia de la salinidad, temperatura, tipo de substrato y heterogeneidad estructural para caracterizar al propio sistema. Diferencia a los siguientes peracáridos: *Grandidierella bonnieroides*, *Corophium simile*, *Gammarus mucronatus*, *Haustorius* sp., *Hyaella azteca*, *Metopella nasuta*, *Cassidinidea lunifrons*, *Rosinella aries*, *Leptochelia savignyi*, *Leptochelia* sp., *Hargeria rapax*, *Teleotanis gerlachi* y *Discapseudes holthuisi*.

Fernández (1989) realiza un análisis de la variación poblacional de *Discapseudes holthuisi* como componente bentónico, concluye en la existencia de un hermafroditismo secuencial protándrico y variaciones significativas en la abundancia debido a factores internos y disponibilidad de alimento. Winfield y Ortiz (1995) registran por primera vez para el sistema lagunar de Alvarado a *Leptocheirus rhizophorae*, posterior a su descripción y hallazgo en El Basto, Cuba. Ortiz y Winfield (1995) determinan siete especies de anfípodos (Gammaridea) asociados a *Ruppia maritima* en Alvarado; diferencian por su abundancia y distribución a *Gammarus mucronatus* y *Corophium louisianum*, con la ampliación en la distribución geográfica de *Melita longisetosa* y *Cerapus benthophilus*, y, finalmente, Escobar *et al.* (1999) donde registran por primera vez a *Discapseudes holthuisi* como hospedero intermediario del acantocéfalo *Caballerorhynchus lamothei*.

Como se puede analizar, la mayoría de las investigaciones realizadas de crustáceos peracáridos en ecosistemas lagunar-estuarinos del Golfo de México, durante los últimos 20 años, se han particularizado en tópicos relacionados con Sistemática y Biogeografía. Asimismo, existen pocos trabajos publicados sobre aspectos ecológicos de peracáridos asociados en angiospermas marinas para la parte mexicana del Golfo; por lo que el presente trabajo pretende analizar a los crustáceos peracáridos asociados a praderas de *Ruppia maritima* en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, desde una perspectiva ecológica y con base en la siguiente hipótesis, con la aclaración que para fines de esta investigación (Colwel, 1979) el término asociación, a diferencia de comunidad, fue utilizado por considerar a estos crustáceos como un grupo taxonómico.

III. HIPOTESIS

La estructura de la asociación de peracáridos (composición, densidad, diversidad, equitatividad y distribución) en praderas de *Ruppia maritima* depende de la compleja combinación de los factores ambientales en el sistema lagunar de Alvarado. Así, los parámetros de profundidad, temperatura y salinidad presentan una estacionalidad que ocasiona variaciones en la biomasa de esta pradera acuática, con el establecimiento de una asociación de peracáridos caracterizada por una dominancia de pocas especies. La estructura, entonces, reflejará la estacionalidad y efecto espacial de las bocas de comunicación y los afluentes epicontinentales.

IV. OBJETIVOS

Analizar la estructura de la asociación de crustáceos peracáridos (composición, densidad, diversidad, equitatividad y distribución) en praderas de *Ruppia maritima* del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, durante el periodo de diciembre de 1990 a noviembre de 1992.

1. Caracterizar en tiempo y espacio el sistema lagunar con base en los parámetros ambientales de profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *R. maritima*.
2. Analizar la correlación entre los parámetros ambientales de profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *R. maritima*.
3. Comparar los valores de biomasa de *R. maritima* del sistema lagunar de Alvarado, con los valores publicados por diferentes autores en diferente latitud.
4. Analizar la variación espacio-temporal en la densidad, biomasa y distribución de la asociación de peracáridos en *R. maritima*.
5. Identificar la correlación entre los parámetros ambientales de profundidad, temperatura, salinidad, biomasa de *R. maritima* y la densidad y biomasa de peracáridos.
6. Determinar a nivel específico, los peracáridos recolectados en praderas de *R. maritima*.
7. Caracterizar la asociación de peracáridos en praderas de *R. maritima* con base en su densidad, biomasa y frecuencia de ocurrencia.
8. Examinar la eficiencia de la unidad de muestreo utilizada para la asociación de peracáridos en *R. maritima*.

9. Analizar la variación espacio-temporal de la riqueza específica, densidad, biomasa, valor de importancia, coeficiente simple de dominancia, diversidad y equitatividad de la asociación de crustáceos peracáridos en praderas de *R. maritima*.
10. Discutir la formación de los grupos de especies en la asociación de peracáridos con base en su densidad y atributos bioecológicos.
11. Comparar los valores de la estructura de los peracáridos asociados a *R. maritima* del sistema lagunar de Alvarado, con los valores publicados por diferentes autores.

V. METAS

Al finalizar la investigación se pretende reconocer el comportamiento de la asociación de peracáridos en *Ruppia maritima* del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, de acuerdo a las siguientes metas:

1. Cuantificar, con base en la dinámica ambiental, patrones de zonación y estacionalidad para el sistema lagunar de Alvarado.
2. Estimar la correlación entre los parámetros ambientales de profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *R. maritima*.
3. Resumir en un cuadro comparativo los valores de biomasa de *R. maritima* realizadas en diferente latitud y confrontarlas con la de este estudio.
4. Estimar la variación espacio-temporal en densidad, biomasa y distribución de la asociación de peracáridos en *R. maritima*.
5. Cuantificar la correlación entre la densidad y biomasa de peracáridos y los parámetros de profundidad, salinidad, temperatura y biomasa de *R. maritima*.
6. Elaborar un listado taxonómico de las especies de peracáridos asociados a praderas de *R. maritima* con la descripción de sus principales atributos bioecológicos.
7. Identificar en el plano espacial las especies dominantes, estacionales, comunes y raras en la asociación de peracáridos.
8. Elaborar una gráfica de distribución log-normal de individuos por especie por localidad en intervalos de clases geométricas.

9. Estimar la densidad, biomasa, riqueza específica, coeficiente simple de dominancia, valor de importancia, diversidad y equitatividad (en espacio y tiempo) de la asociación de peracáridos.
10. Cuantificar los grupos de especies con base en su densidad y atributos bioecológicos (estrategias alimenticias y aspectos conductuales), a fin de proponer un modelo teórico.
11. Resumir las investigaciones de peracáridos realizadas en diferentes ambientes de pastos marinos y confrontarlas con la de este estudio.

VI. AREA DE ESTUDIO

El sistema lagunar de Alvarado se ubica en la planicie costera del área central del Estado de Veracruz, entre los paralelos 18° 52' 15" y 18° 44' 30" de latitud norte y los meridianos 95° 57' 32" y 95° 44' 00" de longitud oeste. El sistema se constituye por la Laguna de Alvarado, Canal Buen País, Laguna Buen País, Laguna Camaronera y Laguna de Tlalixcoyan con un área total aproximada de 86,609 km² (SARH, 1977).

El sistema lagunar tiene una longitud aproximada de 26 km desde la punta oeste de la Isla Vives hasta el extremo noroeste de la Laguna Camaronera, su forma es alargada con el eje principal paralelo a la costa. Este sistema se comunica con el mar mediante una boca permanente de 400 m de longitud, situada en su extremo sur. Actualmente hay un canal artificial de 2 m de diámetro, que conecta a la Laguna Camaronera con el mar a través de la porción más estrecha de la barra (SARH, 1977) (Fig. 1).

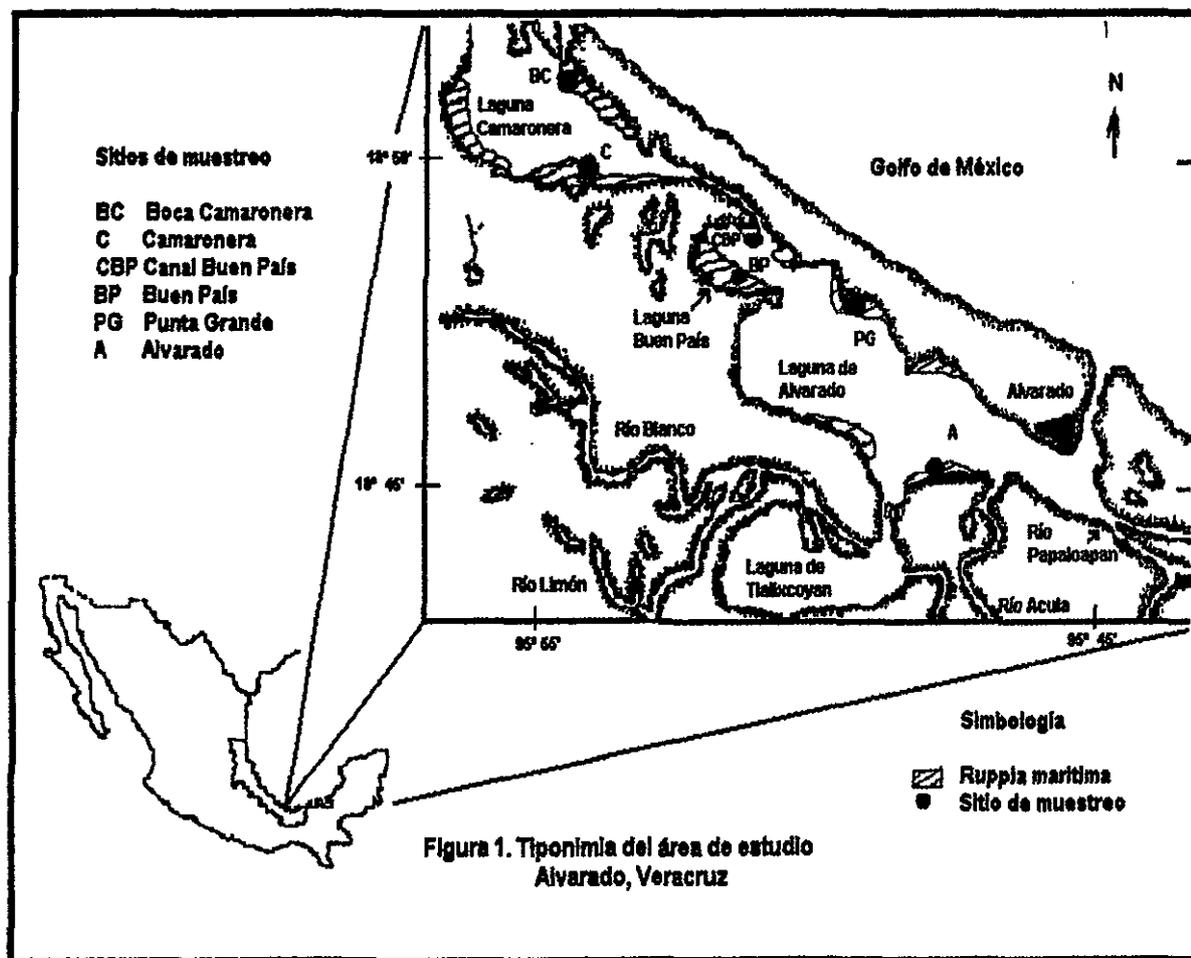
El clima es del tipo Aw2"(i), considerado como cálido subhúmedo con lluvias en verano y perteneciente a la región hidrológica 28 (García, 1973). Este sistema corresponde al tipo de lagunas con erosión diferencial, bocas de ríos inundadas, barrera física presente, forma y batimetría usualmente modificada por lagunas deltaicas y formación de sublagunas (Lankford, 1977).

Prácticamente todo el contorno del sistema se rodea de mangle: *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa*. El área litoral inmediata a esta zona de mangle está ocupada por praderas acuáticas de *Ruppia maritima*, que constituyen manchones de vegetación sumergida con grandes extensiones a lo largo de la costa del sistema lagunar (SARH, 1977).

En términos generales, el sistema lagunar presenta dos caracterizaciones sedimentarias: la primera incluye sedimentos limo-arcillosos con un alto contenido de materia orgánica, en especial en el extremo noroeste de la Laguna Camaronera y la parte central de la barra de la Laguna de Alvarado (Punta Grande y Punta Arbolillo); la segunda comprende sedimentos arenosos pobres en materia orgánica en el resto del sistema (Raz-Guzmán *et al.*, 1992). Existe un aporte considerable de sedimentos terrígenos y materia orgánica vía las descargas de los ríos Papaloapan, Blanco, Limón y Acula, además de

arroyos y escurrimientos que se presentan en las orillas del sistema lagunar, por lo que se considera que este aporte es constante, incrementado durante la temporada de lluvias debido al aumento del caudal de los ríos. Asimismo, en las cercanías a las bocas de comunicación con el mar se presenta un alto porcentaje de arena en el sedimento (Raz-Guzmán *et al.*, *op. cit.*).

El sistema lagunar se considera somero con una profundidad promedio de 2.5 m; sin embargo, en la boca principal y el canal artificial se observan canales con profundidad de hasta 25 m, así como deltas de marea que, aunados al aporte fluvial y a la composición de los sedimentos, indican el patrón de circulación en el sistema lagunar y zonas de mayor influencia marina y epicontinental. La distribución de la temperatura, y principalmente la salinidad, están determinadas por los aportes fluviales. Estos producen temperaturas y salinidades bajas en especial en el sur de la laguna, donde se registran condiciones oligohalinas durante las épocas de lluvias y nortes (Villalobos *et al.*, 1966).



Las corrientes que se generan por el río Papaloapan desembocan cerca de la boca de comunicación, y los aportes fluviales en el área sureste de la laguna crean una barrera hidrodinámica que impide en forma parcial la entrada de aguas neríticas, por lo que la mayoría de ellas surcan el litoral interior paralelo a la barra, hasta surgir frente a Punta Grande. Estas corrientes influyen aún en Laguna Camaronera que, no obstante ser un área relativamente aislada y con una boca artificial que provee agua constante a través de una entrada, puede registrar salinidad de hasta 3 ups en la época de lluvias. Es importante considerar que en esta laguna se presentan condiciones polihalinas durante el período de estío (Tovilla y de la Lanza, 1989).

Como producto de estos patrones de circulación, la salinidad cobra gran importancia en el régimen hidrológico al presentarse valores de 4 ups a 10 ups, y un promedio anual de 5.6 ups (Villalobos *et al.*, 1966, 1969). Este sistema lagunar se ubica como oligohalino, de acuerdo a la clasificación de aguas salobres de Hedgpeth (1957), no obstante que en la época de secas pueda comportarse como mesohalino, principalmente en la boca de comunicación con el mar (Villalobos *et al.*, 1969).

VII. METODOLOGIA

1. Campo

Con el propósito de recolectar los peracáridos asociados a *Ruppia maritima* del sistema lagunar de Alvarado, fueron seleccionados seis sitios de muestreo de 1990 a 1992. Para su posicionamiento se consideró la presencia de vegetación sumergida, así como los rasgos fisiográficos del sistema, tales como: la influencia fluvial, marítima y distancia a la boca de comunicación (Fig. 1; Tabla 1).

Se realizaron 18 muestreos cada 40 días aproximadamente, de diciembre de 1990 a noviembre de 1992. Cada uno de los seis sitios de muestreo se recolectó por duplicado *R. maritima*, donde se cubrió un área de 0.046 m² (Phillips y McRoy, 1990) desde la parte foliar y epífitas adheridas con una bolsa de nylon de 600 µm de luz de malla para evitar pérdida de los organismos. Posteriormente se cortaron de la parte basal los pastos circunscritos en el área para transferirlos a bolsas de plástico y fijarlos con formaldehído. Las muestras se trasladaron al Laboratorio de Ecología de la UNAM- Iztacala, donde se lavaron los pastos a través de un tamiz de 600 µm, con el objeto de separar los peracáridos asociados y conservarlos en alcohol al 50 %.

La biomasa de los pastos se evaluó en gramos peso húmedo (expresada como gph/m²) (Ott, 1990) con una balanza semianalítica marca Sartorius 1203 M.P (± 0.001 mg de precisión). La toma de datos ambientales de profundidad, temperatura superficial y salinidad superficial se realizó en cada sitio de muestreo con un flexómetro de campo, un termómetro marca Taylor de -10 °C a 50 °C y un refractómetro American Optical Corp. Mod. 8990, respectivamente.

Tabla 1. Localización de los sitios de muestreo

Sitio	Latitud N	Longitud O	Rango de salinidad
Boca Camaronera	18° 51' 15"	95° 54' 31"	Meso-polihalino
Camaronera	18° 49' 41"	95° 54' 33"	Oligo-polihalino
Canal Buen País	18° 49' 6"	95° 51' 10"	oligohalino
Buen País	18° 48' 18"	95° 52' 00"	oligohalino
Punta Grande	18° 48' 10"	95° 49' 31"	oligohalino
Alvarado	18° 45' 16"	95° 47' 33"	oligohalino

2. Laboratorio y Gabinete

2.1. Parámetros ambientales

Con los valores de los parámetros ambientales, se procedió a representar gráficamente la variación espacio-temporal de temperatura, profundidad, salinidad y *R. maritima* con el propósito de diferenciar patrones recurrentes cíclicos.

Se empleó un análisis de ordenación por componentes principales (ACP), particularmente de la matriz de correlación para demostrar la existencia de patrones temporales de los parámetros ambientales de profundidad, temperatura, salinidad, y biomasa de *R. maritima*. En esta ordenación se describe un conjunto de técnicas en las que los sitios se arreglan con respecto a uno o más ejes coordenados, tales que por su posición relativa a los ejes y de unos con respecto a otros, reflejen al máximo las afinidades determinadas por los descriptores (Ludwing y Reynolds, 1988). Sin embargo, la principal bondad de las técnicas de ordenación radica en que los ejes constituyen nuevas variables que incluyen, de una manera u otra, la importancia de los descriptores originales, al permitir una reducción en la dimensión del problema y, por ende, una simplificación en su interpretación (Pielou, 1984). Así, los métodos de ordenación indirecta relacionan los ejes obtenidos de la reducción dimensional, con supuestos gradientes ambientales que pudiesen explicar la estructura de los datos (de la Cruz, 1994).

Consecutivamente, se aplicó un análisis de clasificación por distancias euclidianas (unión media no ponderada) con el fin de conocer los posibles agrupamientos entre sitios de muestreo. Este procedimiento jerárquico-aglomerativo de clasificación se basa en criterios de afinidad entre los sitios de estudio. En general, dicha afinidad se mide con base en índices o coeficientes; así, una vez calculada la afinidad para todas las combinaciones de parejas de datos, la aglomeración o configuración sucesiva de los grupos se puede hacer por diferentes procedimientos que reflejen la manera en que se pondera una nueva medida de afinidad entre el grupo recién formado y los restantes (Manly, 1986; de la Cruz, 1994).

Finalmente, se empleó una correlación (Coeficiente de Pearson) entre los parámetros de profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *R. maritima* en cada sitio de muestreo para explorar y obtener evidencias de las posibles relaciones causa-efecto en el plano espacial. Así, este coeficiente permite una estimación paramétrica de la matriz de correlación entre los parámetros y las diferencias significativas (Sokal y Rohlf, 1988).

2.2. Componente biótico

Los peracáridos separados fueron determinados a la categoría de orden de acuerdo a la clasificación propuesta por Bowman y Abele (1982), y para nivel específico se consideraron: Barnard (1969), Băcescu y Gutu (1975), Holdich y Jones (1983), Kensley y Schotte (1989), Barnard y Karaman (1991) y Ortiz (1994). La sinonimia y las observaciones de cada especie en el sistema lagunar fueron incluidas en un listado taxonómico conjuntamente con la elaboración de un apéndice con información recopilada de su distribución geográfica y hábitat.

Con los organismos separados y determinados al nivel específico, se procedió a cuantificar el número de individuos y biomasa por especie y el número de especies por cada sitio y mes de muestreo. La densidad se calculó a partir de los valores de abundancia (en un área de 0.046 m^2), expresada como individuos por m^2 ($N \cdot \text{m}^{-2}$) y la biomasa como gramos peso húmedo ($\text{gph} \cdot \text{m}^{-2}$) (Phillips y McRoy, 1990). Una vez recopilada dicha información, se procedió a representar gráficamente la variación espacio-temporal en densidad y biomasa de la asociación de peracáridos con el propósito de diferenciar patrones recurrentes cíclicos.

Se realizó un análisis de correlación múltiple entre los parámetros ambientales de profundidad, temperatura, salinidad, biomasa de *Ruppia maritima* y densidad y biomasa de peracáridos, a fin de examinar de una manera objetiva las relaciones entre éstos y delimitar qué factores son determinantes en la variación de la asociación de crustáceos.

Se estimó la frecuencia de ocurrencia y densidad de cada especie para caracterizarla en cada sitio de colecta. Se empleó para este fin la prueba de Olmstead y Tukey (Sokal y Rohlf, 1988) para presentar esta información mediante el gráfico de cuadrantes. Este método consiste en graficar el porcentaje de frecuencia de ocurrencia de cada especie *versus* densidad de individuos expresada como $[\ln(n+1)]$ para cada sitio de muestreo. La gráfica se divide en cuatro cuadrantes con base en los valores de porcentaje de frecuencia y densidad y representan a las especies dominantes, estacionales, comunes y raras.

Los datos y captura de la estructura de la asociación de peracáridos en espacio y tiempo fue procesada con el paquete de cómputo BioDiversity Professional Beta I (McAleece, 1997) (utilizado para satisfacer los análisis ecológicos de las comunidades bentónicas) y con el apoyo del programa ANACOM V.3 (de la Cruz, 1994).

Fue elaborada una gráfica de distribución log-normal para cada uno de los sitios de muestreo en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. En esta representación se consideró la abundancia de individuos por especie por localidad, dividida en intervalos o clases

geométricas de abundancia ($2x$) versus el porcentaje acumulativo de especies. Al extrapolar las rectas que cruzan el eje de la ordenada se conoce el porcentaje de eficiencia de la muestra aplicado en comunidades o asociaciones. Así, el porcentaje mayor a 30 % se considera como un resultado con poca representatividad de las especies integrantes de la asociación de estudio (Krebs, 1989; Brower *et al.*, 1998; Escobar *com. per.*).

Se calculó la riqueza específica (s) como el número de especies presentes en cada sitio y mes de muestreo conjuntamente con el análisis de dominancia para proporcionar diferentes criterios a fin de jerarquizar la importancia relativa de cada especie en todo el elenco faunístico; así, el coeficiente simple de dominancia (CSD) presenta la abundancia o biomasa relativa de cada especie con respecto al total de la matriz de datos. El cociente resultante es multiplicado por 100. La especie dominante es aquella que tiene el valor relativo máximo de este índice (Krebs, 1989; Brower *et al.*, 1998). Por otro lado, el índice del valor de importancia (VI) fue calculado, el cual representa un estimador más elaborado de la preponderancia de las especies en todo el elenco faunístico. Este valor se calcula con las medidas de la abundancia relativa, dominancia relativa y frecuencia relativa de las especies (Franco *et al.*, 1985). Posteriormente, se calculó la frecuencia de ocurrencia en el plano temporal para cada una de las especies registradas.

Consecutivamente se procedió a calcular el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), así como la diversidad máxima ($H'_{máx}$) y equitatividad (J') tanto espacial como temporalmente. Este índice, sustentado en la teoría de la información, mide la magnitud del orden (o desorden) de un sistema biológico y combina dos componentes: el número de especies y la igualdad o desigualdad de la distribución de individuos en las diferentes especies y proporciona un peso relativamente mayor a la riqueza específica (Krebs, 1989; Brower *et al.*, 1997).

Con los valores estimados de densidad ($N \cdot m^{-2}$) de cada especie en espacio y tiempo se procedió a calcular los agrupamientos existentes entre los meses, sitios y las especies, de acuerdo al índice de similitud propuesto por Bray-Curtis bajo el método de ligamiento promedio simple. Este coeficiente de distancia es recomendado en situaciones con una baja diversidad de especies y un tamaño pequeño de muestras (Krebs, 1989). Esta medida ignora los casos en los cuales una o varias especies están ausentes en algunos muestreos y la asociación se encuentra dominada por especies abundantes; así, las especies raras influyen poco en el valor del coeficiente (Krebs, *op. cit.*). Posteriormente, con el análisis de similitud entre las especies y la información recopilada (Bousfield, 1973; Zimmerman *et al.*, 1977, 1979; Pires, 1980; Stoner, 1980; Margalef, 1980; Kensley y Schotte, 1989; Duffy, 1990; Barnard y Karaman, 1991; Barnard *et al.*, 1991; Duffy y Hay, 1994; Cruz-Rivera y Hay, 1996), se diseñó un modelo con el fin de proporcionar una explicación del grado en el cual las especies de peracáridos utilizaron el espacio multidimensional, producto de sus adaptaciones morfofisiológicas, hábitos tubícolas y de vida libre, preferencias alimenticias y su establecimiento en diferentes estratos de *R. maritima*. Finalmente, se procedió a confrontar los resultados en densidad, riqueza específica, diversidad y equitatividad de peracáridos de este estudio, con los valores estimados por algunos autores en diferente latitud.

VIII. RESULTADOS

1. Parámetros ambientales

1.1. Profundidad

La profundidad promedio en el plano temporal varió entre 46 y 99 cm en los dos años de estudio, con los valores mínimos en diciembre para ambos años: 66 cm para 1991 y 46 cm para 1992 y los máximos para septiembre de 1991 con 99 cm y 79 cm para 1992.

Se observó un patrón recurrente en ambos años con un descenso marcado en la profundidad del sistema de diciembre a febrero, y un incremento de agosto a principios de noviembre aproximadamente (fig. 2).

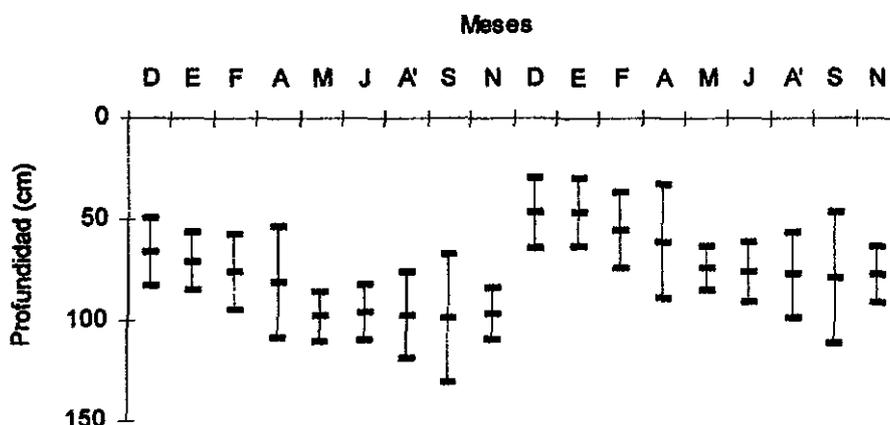


Figura 2. Variación de la profundidad promedio ($\bar{x} \pm s$) en el sistema lagunar de Alvarado de 1991 a 1992. D, diciembre; E, enero; F, febrero; A, abril; M, mayo; J, julio; A', agosto; S, septiembre; N, noviembre.

Los valores promedio de profundidad en el plano espacial presentaron un rango que osciló entre 54 y 104 cm. Los valores mínimos se presentaron en Punta Grande para ambos años: 72 cm para 1991 y 54 cm para 1992 con un $\Delta = 18$ cm, contrariamente a Canal Buen País, donde los valores fueron los máximos con 104 cm para 1991 y 85 cm para 1992 con un $\Delta = 19$ cm (tabla 2).

Las mayores profundidades en las zonas litorales se localizaron en los canales de navegación, bocas de comunicación con el mar y con influencia dulceacuícola, con una disminución hacia las partes someras de la laguna Camaronera y particularmente la parte media de la barra interna de la laguna de Alvarado.

Tabla 2. Valores promedio (\bar{x}) y desviación estándar (s) de los parámetros ambientales de profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *Ruppia maritima* en los sitios de muestreo durante 1991 y 1992 en Alvarado, Veracruz.

	Profundidad	Profundidad	Temperatura	Temperatura	Salinidad	Salinidad	Biomasa	Biomasa
	$\bar{x} \pm s$ (91)	$\bar{x} \pm s$ (92)	$\bar{x} \pm s$ (91)	$\bar{x} \pm s$ (92)	$\bar{x} \pm s$ (91)	$\bar{x} \pm s$ (92)	$\bar{x} \pm s$ (91)	$\bar{x} \pm s$ (92)
BC	76.3 ± 15	58.0 ± 16	25.8 ± 6	25.8 ± 5	6.7 ± 4.9	5.4 ± 3.4	956 ± 440	1,049 ± 549
C	73.6 ± 22	56.3 ± 22	26.7 ± 6	26.5 ± 5	5.8 ± 5.0	4.9 ± 3.5	4,369 ± 1,256	4,315 ± 1,256
CBP	104.1 ± 26	85.5 ± 27	26.8 ± 6	26.8 ± 5	4.8 ± 4.8	4.3 ± 3.2	1,335 ± 397	588 ± 500
BP	101.4 ± 12	83.4 ± 12	26.7 ± 6	26.5 ± 5	5.0 ± 4.6	4.1 ± 3.2	3,337 ± 2,048	3,451 ± 2,558
PG	72.2 ± 12	54.3 ± 13	26.9 ± 7	26.1 ± 6	4.1 ± 4.0	3.0 ± 2.5	3,306 ± 2,418	3,886 ± 3,196
A	88.8 ± 22	69.9 ± 22	26.0 ± 6	25.9 ± 5	2.4 ± 3.2	2.5 ± 2.5	1,091 ± 915	1,325 ± 1,033
\bar{x}	69.2 ± 13	57.4 ± 14	26.5 ± 6	26.3 ± 5	4.8 ± 4.8	4.0 ± 3.3	2,399 ± 1,167	2,435 ± 1,443

Las unidades de los parámetros son expresadas en cm (profundidad); °C (temperatura); ups (salinidad); gph·m⁻² (biomasa); (91), 1991; (92), 1992; BC, Boca Camaronera; C, Camaronera; CBP, Canal Buen País; BP, Buen País; PG, Punta Grande; A, Alvarado.

1.2. Temperatura

Los valores promedio de temperatura superficial durante 1991-1992 oscilaron entre 16 y 33 °C, con una temperatura mínima de 16 °C para enero y un máximo de 33 °C para julio de 1991. Para 1992, el valor promedio mínimo (18 °C) corresponde a enero y para agosto el máximo (31 °C) (fig. 3).

Se observó un patrón recurrente unimodal para ambos años: un decremento en la temperatura de noviembre a febrero y un incremento desde abril hasta agosto. Particularmente, para el año de 1991 se diferenció un comportamiento estacional más frío durante enero y febrero debido a la influencia que ejercieron los vientos fríos del norte.

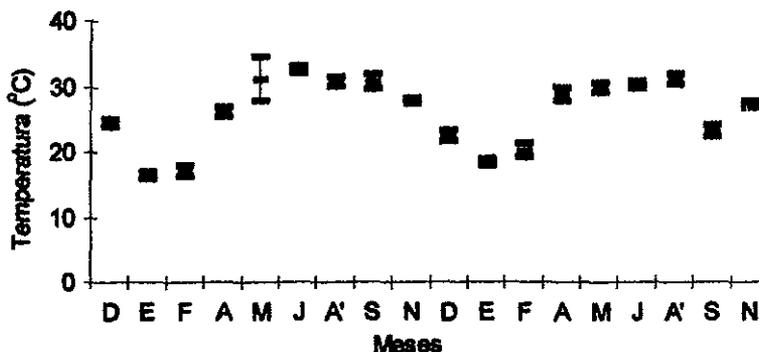


Figura 3. Variación de la temperatura promedio ($\bar{x} \pm s$) superficial en el sistema lagunar de Alvarado de 1991 a 1992. D, diciembre; E, enero; F, febrero; A, abril; M, mayo; J, julio; A', agosto; S, septiembre; N, noviembre.

Los valores promedio anual de la temperatura superficial en el sistema lagunar, permanecieron con pocas variaciones entre sí durante el ciclo bianual: una media de 26.5 °C para 1991 y 26.3 °C para 1992 (tabla 2). Boca Camaronera y Alvarado representaron los sitios con los valores mínimos, derivado de la influencia marina, contrariamente a Punta Grande, Canal Buen País, Buen País y Camaronera, sitios en las partes centrales y someras del sistema lagunar, donde los valores se incrementaron.

1.3. Salinidad

Los valores promedio de salinidad superficial de 1991 y 1992 fueron distintos por un $\Delta = 0.8$ ups (tabla 2). En cada ciclo anual, la salinidad mayor se reconoció en el mes de mayo con valores de 16.8 ups para 1991 y 9.8 ups para 1992, y los más bajos en los meses de agosto (1.3 ups, 1991) y septiembre (0.5 ups, 1992) (fig. 4).

En el sistema lagunar de Alvarado se presentó un patrón en la salinidad superficial durante 1991 a 1992, donde prevalecieron las condiciones oligohalinas (0.5 a 5.0 ups) desde julio hasta enero-febrero, contrariamente a lo ocurrido de marzo a mayo-junio, donde predominaron las condiciones mesohalinas (5.0 a 18.0 ups) (fig. 4). Asimismo, se diferenció un incremento en la salinidad superficial durante 1991 en comparación con 1992, producto de un mayor ingreso de corrientes marinas e incremento en la temperatura ambiental.

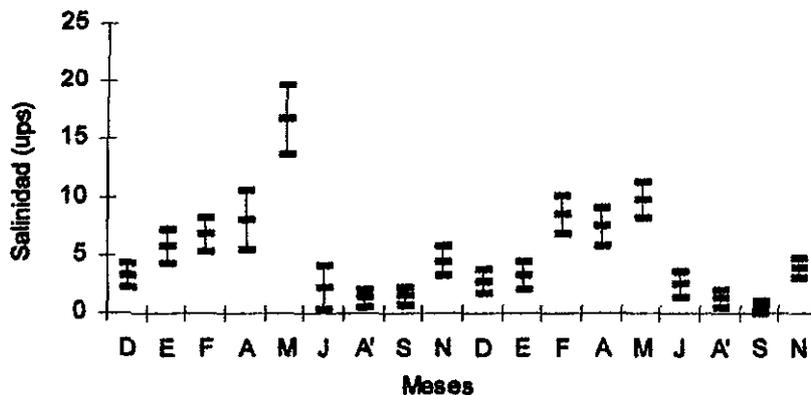


Figura 4. Variación de la salinidad promedio ($\bar{x} \pm s$) superficial en el sistema lagunar de Alvarado de 1991 a 1992. D, diciembre; E, enero; F, febrero; A, abril; M, mayo; J, julio; A', agosto; S, septiembre; N, noviembre.

Los valores promedio de salinidad superficial en el plano espacial presentaron una media de 4.8 ups para 1991 y 4.0 ups para 1992 (tabla 2); los valores máximos correspondieron a Boca Camaronera con 6.7 ups (1991) y 5.4 ups (1992) y los mínimos para Alvarado con 2.4 ups (1991) y 2.5 ups (1992).

El sistema lagunar de Alvarado se consideró como oligohalino, particularmente en la laguna de Alvarado y Buen País, a diferencia de la laguna Camaronera donde predominaron las condiciones mesohalinas en los dos años de estudio derivado de la influencia marina.

1.4. Biomasa de *Ruppia maritima*

Los valores promedio de biomasa de *R. maritima* en el plano temporal estuvieron comprendidos en el rango de 961 a 4,544 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$. El valor promedio mínimo correspondió a diciembre para ambos años con 1,076 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$ (1991) y 961 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$ (1992), contrariamente a agosto con los valores promedios máximos: 4,274 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$ para 1991 y 4,544 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$ para 1992 (fig. 5).

Se diferenció un patrón polimodal en el incremento de biomasa de *R. maritima* en 1991 con dos ligeros aumentos en enero y abril y un pico máximo de agosto a septiembre. Por su parte, durante 1992 la biomasa de esta fanerógama manifestó un patrón unimodal con un pico máximo entre julio y septiembre.

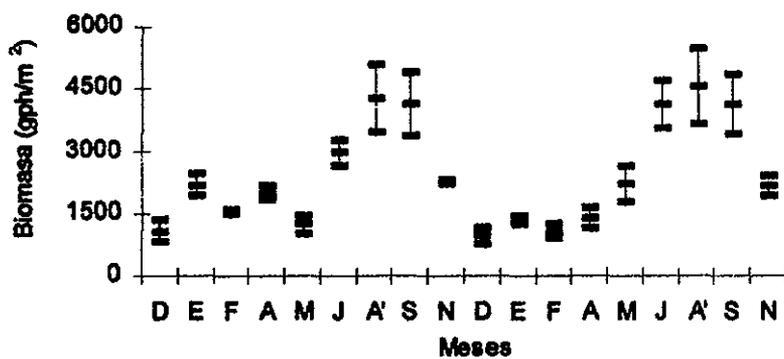


Figura 5. Variación de la biomasa promedio ($\bar{x} \pm s$) mensual de *R. maritima* en el sistema lagunar de Alvarado de 1991 a 1992, expresada en gramos peso húmedo ($\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$). D, diciembre; E, enero; F, febrero; A, abril; M, mayo; J, julio; A', agosto; S, septiembre; N, noviembre.

Los valores promedio anuales de biomasa de *R. maritima* en el sistema lagunar presentaron un $\Delta = 36 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$, con una media de 2,399 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$ para 1991 y 2,435 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$ para 1992 (tabla 2). Particularmente, el valor mínimo para 1991 correspondió a Boca Camaronera con 956 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$ y el máximo para Camaronera con 4,369 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$, a diferencia de 1992, donde el valor mínimo fue para Canal Buen País con 588 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$ y el máximo con 4,315 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$ para Camaronera nuevamente.

En el sistema lagunar se identificó un patrón en la distribución de biomasa de *R. maritima*: Boca Camaronera, Canal Buen País y Alvarado, sitios con mayor intercambio y mezcla de agua, constituyeron los sitios con menor promedio de biomasa, a diferencia de Camaronera, Buen País y Punta Grande con mayor estabilidad en cuanto al intercambio se refiere, en los que la biomasa de *R. maritima* se incrementó notoriamente (tabla 2).

1.5. Temporadas en el sistema lagunar

El análisis por componentes principales (ACP) diferenció que los dos primeros ejes explican el 83.8 % de la variabilidad total: 57.6 % para el componente I y 26.2 % para el componente II. Asimismo, el vector propio que dio nombre al componente I fue biomasa de *R. maritima* y al componente II fue la salinidad (tabla 3).

Tabla 3. Valores absolutos de vectores propios y varianza explicada de los parámetros de temperatura, salinidad, profundidad y biomasa de *R. maritima*. Análisis por componentes principales (ACP) usando matriz de correlación.

Componente	I	II
Raíces propias	2.3	1.0
Vectores propios		
temperatura	0.5	0.5
salinidad	-0.4	0.8
profundidad	0.5	0.3
<i>R. maritima</i>	0.6	-0.2
Varianza explicada		
Componente I	%	Acumulada
Componente I	57.6	57.6
Componente II	26.2	83.8

Al representar gráficamente el comportamiento de los meses por el análisis de componentes principales, se diferenciaron cuatro grupos conformados por abril y mayo; diciembre, enero y febrero; noviembre (91-92), y finalmente julio, agosto y septiembre (Fig. 6). Los rangos de biomasa de *R. maritima* en el plano temporal estuvieron comprendidos entre 961 a 4,544 $\text{gph}\cdot\text{m}^{-2}$ y de salinidad superficial de 0.5 a 18.0 ups (figs. 4 y 5).

Abril y mayo representaron la temporada de secas que se caracterizó por un incremento en la salinidad en el sistema lagunar y un ligero aumento de la biomasa de *R. maritima*, particularmente en la barra interna y parte sureste con condiciones oligohalinas. Temporada de nortes, desde diciembre hasta febrero con una disminución en la biomasa de esta angiosperma acuática así como en salinidad; y finalmente, temporada de lluvias, de julio a septiembre con un descenso en la salinidad en todo el sistema e incremento en la biomasa de *R. maritima*.

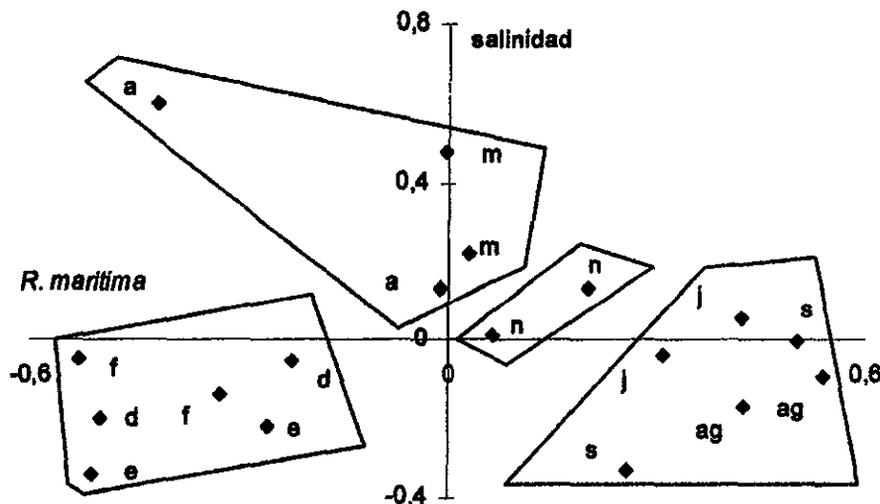


Figura 6. Ordenación de los 18 meses de estudio por Análisis de Componentes Principales (ACP). Los meses están arreglados en un espacio definido por dos ejes. El eje I está asociado con la salinidad y el eje II con la biomasa de *R. marítima*. El agrupamiento de meses está separado por las líneas continuas; d, diciembre; e, enero; f, febrero; a, abril; m, mayo; j, julio; ag, agosto; s, septiembre; n, noviembre.

1.6. Zonación en el sistema lagunar

Al realizar el corte al 30 % entre los sitios de muestreo se obtuvieron dos agrupamientos. El primero constituido por Camaronera, Punta Grande y Buen País y el segundo por Boca Camaronera, Alvarado y Canal Buen País (fig. 7).

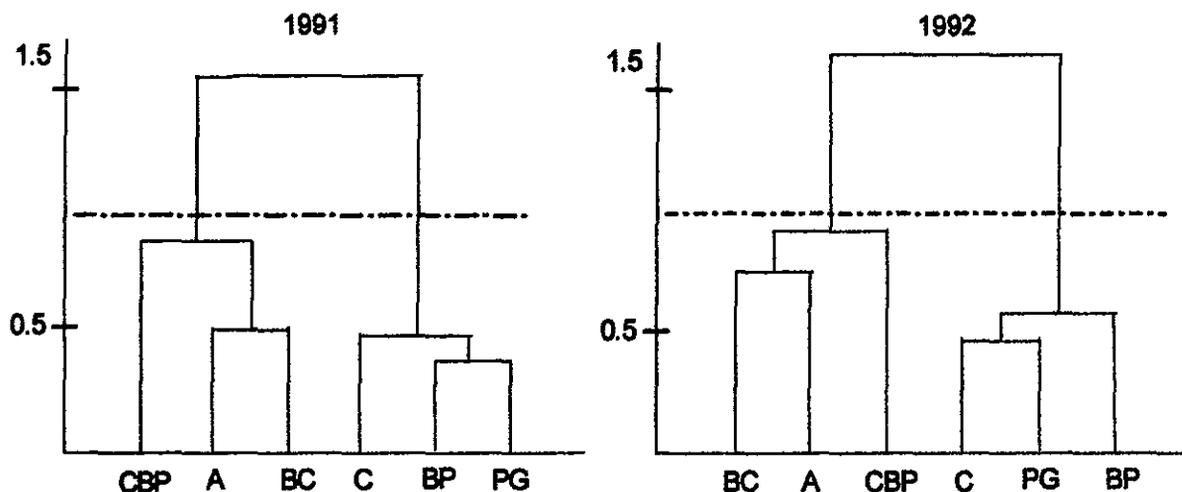


Figura 7. Dendogramas (Distancias Euclidianas-uni6n media no ponderada) que muestran el agrupamiento entre los sitios de muestreo con base en los parámetros de profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *R. marítima*. La línea punteada de corte está trazada al 30 %. BC, Boca Camaronera; C, Camaronera; CBP, Canal Buen País; BP, Buen País; PG, Punta Grande; A, Alvarado.

1.7. Correlación entre parámetros ambientales en los sitios de muestreo

Para Boca Camaronera y Camaronera se obtuvieron correlaciones significativas ($p < 0.05$) para profundidad y temperatura ($r = 0.5$ en ambos casos); y profundidad y *R. maritima* ($r = 0.5$ y 0.6), respectivamente. Para Canal Buen País solamente se correlacionaron profundidad y *R. maritima* ($r = 0.7$). Por otra parte, para Buen País y Punta Grande se presentó una correlación entre salinidad y *R. maritima* ($r = -0.6$ y $r = -0.8$); y finalmente, para Alvarado entre profundidad y temperatura ($r = 0.6$); temperatura y *R. maritima* ($r = 0.5$); y salinidad y *R. maritima* ($r = -0.8$) (tabla 4).

Tabla 4. Matriz de correlación simple (coeficiente de Pearson) entre los parámetros de profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *R. maritima* en cada sitio de muestreo con $n = 18$.

	P-T	P-S	P-R.m	T-S	T-R.m	S-R.m
BC	0.5 * (18)	-0.1 ns (18)	0.5 * (18)	-0.2 ns (18)	0.4 ns (18)	-0.4 ns (18)
C	0.5 * (18)	-0.1 ns (18)	0.6 * (18)	-0.2 ns (18)	0.4 ns (18)	-0.3 ns (18)
CBP	0.4 ns (18)	-0.4 ns (18)	0.7 * (18)	-0.2 ns (18)	0.3 ns (18)	-0.4 ns (18)
BP	0.4 ns (18)	-0.1 ns (18)	0.4 ns (18)	-0.1 ns (18)	0.4 ns (18)	-0.6 * (18)
PG	0.4 ns (18)	-0.1 ns (18)	0.2 ns (18)	-0.1 ns (18)	0.4 ns (18)	-0.8 * (18)
A	0.6 * (18)	-0.1 ns (18)	0.3 ns (18)	-0.4 ns (18)	0.5 * (18)	-0.8 * (18)

Significativo * $p < 0.05$; ns, no significativo; BC, Boca Camaronera; C, Camaronera; CBP, Canal Buen País; BP, Buen País; PG, Punta Grande; A, Alvarado; P, profundidad; T, temperatura; S, salinidad; R.m, *Ruppia maritima*.

2. Componente biótico

Fue estimado un total de 124,689 organismos durante el periodo de diciembre de 1990 a noviembre de 1992 en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, pertenecientes a 11 especies agrupadas en ocho familias y tres órdenes. Los órdenes fueron: Amphipoda, con un total de 65,318 individuos (52.4 %), Isopoda con 44,335 (35.55 %) y Tanaidacea con 15,036 (12.1 %). Todos ellos localizados en los intervalos de 46 a 99 cm de profundidad, 16 a 32 °C de temperatura y de 0.5 a 18 ups de salinidad.

2.1. Densidad de la asociación de peracáridos

La densidad de los crustáceos peracáridos en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, presentó variaciones en el plano temporal con una oscilación de 2,335 a 15,251 $N \cdot m^{-2}$. Para 1991, el valor mínimo corresponde a diciembre con 3,363 $N \cdot m^{-2}$ y el máximo para agosto con 13,817 $N \cdot m^{-2}$; por su parte, para 1992 el valor mínimo se presenta en febrero con 2,335 $N \cdot m^{-2}$, contrariamente a agosto con 15,251 $N \cdot m^{-2}$ como valor máximo.

Se diferenció durante el primer año de estudio un patrón polimodal en la densidad de la asociación de peracáridos: dos ligeros incrementos durante enero y abril, con un pico diferencial entre julio y septiembre. Para el segundo ciclo anual se presentó un patrón bimodal con un ligero aumento en enero y un repunte, nuevamente diferencial, entre julio y septiembre (fig. 8).

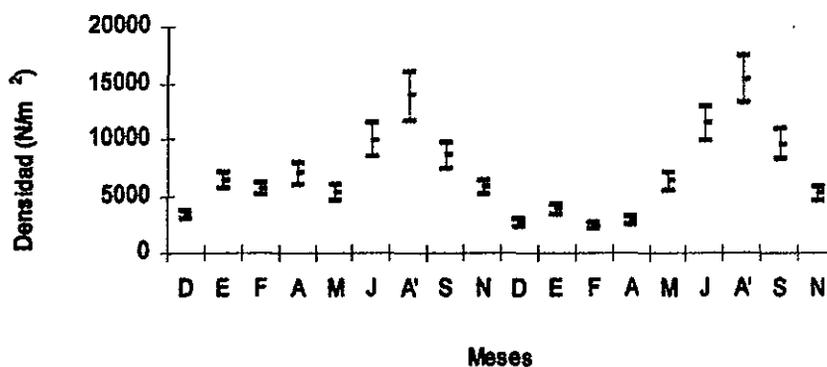


Figura 8. Variación temporal en la densidad de los peracáridos asociados a *R. maritima* de diciembre de 1990 a noviembre de 1992. D, diciembre; E, enero; F, febrero; A, abril; M, mayo; J, julio; A', agosto; S, septiembre; N, noviembre.

Por su parte, Camaronera constituyó el sitio con el mayor número de individuos durante el ciclo bianual con $42,075 N \cdot m^{-2}$ y un promedio de $3,825 N \cdot m^{-2}$, seguida en orden decreciente por Buen País con $29,886 N \cdot m^{-2}$ y un promedio de $2,717 N \cdot m^{-2}$, Punta Grande con $26,285 N \cdot m^{-2}$ y un promedio de $2,390 N \cdot m^{-2}$, Boca Camaronera con $11,649 N \cdot m^{-2}$ y $1,059 N \cdot m^{-2}$ como promedio, Alvarado con $8,665 N \cdot m^{-2}$ y un promedio de $788 N \cdot m^{-2}$ y, finalmente, con la menor densidad Canal Buen País con $6,129 N \cdot m^{-2}$ y un promedio de $557 N \cdot m^{-2}$ (tabla 5).

Un patrón en la densidad y distribución de la asociación de peracáridos se observó en el sistema lagunar de Alvarado: las partes centrales del sistema lagunar con una mayor incidencia de *R. maritima*, tales como la región sureste de la laguna Camaronera, laguna Buen País y región media de la barra interna de la laguna de Alvarado, reflejaron las mayores densidades ($2,390$ a $3,825 N \cdot m^{-2}$); a diferencia de las partes con mayor variación en la dinámica hidrológica y localizadas en los sitios de comunicación con el mar, en el canal de navegación y con influencia epicontinental, donde las densidades disminuyeron ($1,059$ a $557 N \cdot m^{-2}$).

Tabla 5. Valores totales de la densidad de peracáridos asociadas a *R. maritima* en los sitios de muestreo en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz.

	Boca Camaronera	Camaronera	Canal Buen País	Buen País	Punta Grande	Alvarado
<i>G. laguna</i>	424	616	22	214	942	371
<i>C. benthophilus</i>	647	0	0	0	109	200
<i>C. louisianum</i>	2,738	10,025	532	1,009	2,894	924
<i>G. bonnieroides</i>	1,761	3,185	462	827	945	1,008
<i>L. rhizophorae</i>	72	230	12	26	70	515
<i>G. mucronatus</i>	2,258	13,979	1,966	6,879	5,528	2,785
<i>M. longisetosa</i>	0	0	123	484	238	238
<i>Haustorius</i> sp.	56	0	0	0	4	0
<i>C. ovalis</i>	2,383	6,000	2,593	17,996	13,715	1,668
<i>D. holthuisi</i>	0	5,883	400	2,118	1,610	541
<i>L. savignyi</i>	1,330	2,157	19	333	230	415
total	11,649	42,075	6,129	29,886	26,285	8,665
\bar{x}	1,059 ± 1,064	3,825 ± 4,699	557 ± 886	2,717 ± 5,445	2,390 ± 4,107	786 ± 809

Los valores de la densidad son expresados en número de individuos/ m² ($N \cdot m^{-2}$); \bar{X} , media.

2.2. Biomasa de la asociación de peracáridos

La biomasa de la asociación de peracáridos en el plano temporal osciló en un rango entre 40.3 gph·m⁻² a 291.6 gph·m⁻². Particularmente para diciembre de 1991, se presentó el valor mínimo con 55.2 gph·m⁻²; y para agosto, el máximo, con 268.3 gph·m⁻². Por su parte, en febrero de 1992 se registró el valor mínimo con 40.3 gph·m⁻², a diferencia de agosto con el máximo 291.6 gph·m⁻².

Al igual que la densidad, la biomasa de crustáceos peracáridos presentó durante el primer año de estudio un patrón polimodal en las variaciones en biomasa de la asociación de peracáridos: dos ligeros incrementos durante enero y abril, con un pico diferencial entre julio y septiembre. Para el segundo ciclo anual se presentó un patrón bimodal con un ligero aumento en enero, y un repunte, nuevamente diferencial, entre julio y septiembre (fig. 9).

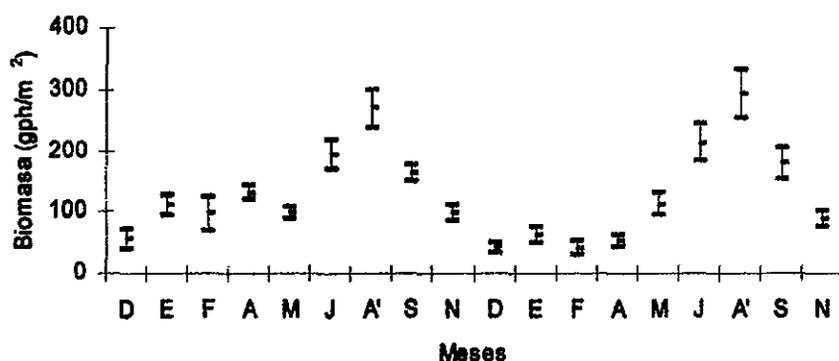


Figura 9. Variación temporal de la biomasa de los peracáridos asociados a *R. marítima* en el sistema lagunar de Alvarado durante diciembre de 1990 a noviembre de 1992. D, diciembre; E, enero; F, febrero; A, abril; M, mayo; J, julio; A', agosto; S, septiembre; N, noviembre.

En el sistema lagunar, Camaronera representó el sitio con el valor mayor de biomasa de peracáridos durante el ciclo de estudio con $796 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$ y un promedio de $72.3 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$, seguida en orden decreciente por Buen País con $593.5 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$ y un promedio de $54 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$, Punta Grande con $495.3 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$ y un promedio de $45 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$, Boca Camaronera con $208.3 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$ y $18.9 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$ como promedio, Alvarado con $141.1 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$ y un promedio de $12.8 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$ y, finalmente, con la menor biomasa, Canal Buen País con $117.4 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$ y un promedio de $10.7 \text{ gph}\cdot\text{m}^{-2}$ (tabla 6).

Existió un patrón en la biomasa de la asociación de peracáridos en el sistema lagunar de Alvarado. Las partes centrales del sistema lagunar con una mayor incidencia de *R. marítima*, tales como la región sureste de la laguna Camaronera, laguna Buen País y región media de la barra interna de la laguna de Alvarado, reflejaron los mayores valores de biomasa; a diferencia de los sitios con mayor variación en la dinámica hidrológica y localizadas en los sitios de comunicación con el mar, en el canal de navegación y con influencia epicontinental, donde la biomasa disminuyó.

Tabla 6. Valores totales de la biomasa de peracáridos asociadas a *R. maritima* en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, de diciembre de 1990 a noviembre de 1992.

	Boca Camaronera	Camaronera	Canal Buen País	Buen País	Punta Grande	Alvarado
<i>G. leguna</i>	0.4	0.6	0.1	0.2	0.9	0.4
<i>C. benthophilus</i>	4.5	0	0	0	0.8	1.4
<i>C. louisianum</i>	41.1	150.4	8	15.1	43.4	13.9
<i>G. bonnieroides</i>	37	66.9	5.5	9.9	11.3	12.1
<i>L. rhizophorae</i>	0.3	1.4	0.1	0.2	0.4	3.1
<i>G. mucronatus</i>	47.4	293.6	41.3	144.5	116.1	58.5
<i>M. longisetosa</i>	0	0	0.1	0.5	0.2	0.2
<i>Heustorius</i> sp.	0.1	0	0	0	0.1	0
<i>C. ovalis</i>	0	111.8	54.4	377.9	288	35
<i>D. holthuisi</i>	49.6	126	7.6	40.2	30.6	10.3
<i>L. savignyi</i>	27.9	45.3	0.3	5	3.5	6.2
total	208.3	796	117.4	593.5	495.3	141.1
\bar{x}	18.9 ± 21.5	72.3 ± 92.8	10.7 ± 18.9	54 ± 115.6	45 ± 87.8	12.8 ± 18.3

Los valores de la biomasa son expresados en gramos de peso húmedo (gph·m⁻²).

2.3. Correlación múltiple entre componentes bióticos y parámetros ambientales

Del análisis de correlación múltiple (coeficiente de Pearson) entre las variables ambientales de profundidad, temperatura, salinidad, biomasa de *R. maritima*, densidad y biomasa de peracáridos, se obtuvieron relaciones significativas ($p < 0.05$) entre: profundidad-densidad de peracáridos (0.7), profundidad-biomasa de peracáridos (0.7), salinidad-densidad de peracáridos (-0.6), salinidad-biomasa de peracáridos (-0.6), biomasa de *R. maritima*-densidad de peracáridos (0.9) y biomasa de *R. maritima*-biomasa de peracáridos (0.9) (tabla 7).

Tabla 7. Matriz de correlación múltiple (Coeficiente de Pearson) entre los parámetros ambientales y la densidad y biomasa de crustáceos peracáridos.

	Profundidad	Temperatura	Salinidad	<i>R. maritima</i>
Densidad peracáridos	0.7 0.001 *	0.5 0.053 ns	-0.6 0.014 *	0.9 0.000 *
Biomasa peracáridos	0.7 0.001 *	0.5 0.052 ns	-0.6 0.016 *	0.9 0.000 *

Significativo* $p < 0.05$; ns, no significativo

2.4. Listado taxonómico de organismos

Subphylum Crustacea

Clase Malacostraca

Subclase Eumalacostraca

Superorden Peracarida

Orden Amphipoda

Suborden Gammaridea

Familia Amphilochidae

Gitanopsis laguna McKinney, 1978

Familia Corophiidae-Ischyroceridae sensu Barnard y Karaman, 1991

Cerapus benthophilus Thomas y Heard, 1979

Corophium louisianum Shoemaker, 1934

Grandidierella bonnieroides Stephensen, 1947

Leptocheirus rhizophorae Ortiz y Lalana, 1980

Familia Gammaridae

Gammarus mucronatus Say, 1818

Familia Haustoriidae

Haustorius sp.

Familia Melitidae

Melita longisetosa Sheridan, 1980

Orden Isopoda

Suborden Flabellifera

Familia Sphaeromatidae

Cassinidea ovalis (Say, 1818)

Orden Tanaidacea

Suborden Apseudoidea

Familia Apseudidae

Discapseudes holthuisi Băcescu y Gutu, 1975

Suborden Tanaidomorpha

Familia Paratanaididae

Leptochelia savignyi (Krøyer, 1842)

2.5. Sinonimia y distribución de las especies

Gitanopsis laguna McKinney, 1978.

G. laguna se distribuyó ampliamente en el sistema lagunar, particularmente en las lagunas Camaronera y Alvarado, con incrementos entre mayo y noviembre (apéndices 1 y 2). En el material estudiado, tal y como lo plantea McKinney (1978), aparecen ejemplares con o sin una-dos espinas submarginales en la cara externa de la palma del segundo gnatópodo de la hembra y una mayor acentuación en el proceso redondeado de la primera coxa y en menor proporción en la segunda que *G. tortugae*.

Cerapus benthophilus Thomas y Heard, 1979.

Esta especie se distribuyó solamente en los sitios cercanos a las bocas de comunicación con el mar y con influencia dulceacuícola: Boca Camaronera, Punta Grande y Alvarado, particularmente en el periodo comprendido entre septiembre a febrero. Es importante señalar que *C. benthophilus*, *L. rhizophorae* y *Haustorius* sp. representaron las especies con menor densidad con relación a las restantes de la asociación de peracáridos (apéndices 1 y 2).

Corophium louisianum Shoemaker, 1934.

Esta especie se distribuyó en todo el sistema lagunar con una preferencia en la laguna Camaronera y en la parte media de la barra interna de la laguna de Alvarado, con una disminución en los sitios cercanos a las bocas de comunicación con el mar. *C. louisianum* constituyó una de las tres especies más abundantes durante los dos años (apéndices 1 y 2).

Grandidierella bonnieroides Stephensen, 1947.

Grandidierella megnae (Giles, 1888)

Grandidierella bonnieri Stebbing, 1908

Unciolella lunata Chevreux, 1911

Se distribuyó ampliamente en todo el sistema lagunar, con preferencia en laguna Camaronera y con permanencia constante durante los dos años (apéndices 1 y 2).

Leptocheirus rhizophorae Ortiz y Lalana, 1980.

Su presencia en todo el sistema lagunar fue amplia, con una mayor incidencia en los sitios Camaronera y Alvarado de noviembre a febrero; a diferencia de abril a septiembre, donde no hubo registros para esta especie. Esta especie, conjuntamente con *C. benthophilus* y *Haustorius* sp., constituyeron las especies con la menor abundancia durante los dos años de estudio (apéndices 1 y 2).

Gammarus mucronatus Say, 1818.

Gammarus macrophthalmus Stephensen, 1853

Gammaracanthus macrophthalmus Bate, 1862

Carinogammarus mucronatus Stephensen, 1899

Carinogammarus mucrophthalmus Stephensen, 1906

G. mucronatus se distribuyó en todo el sistema lagunar, principalmente en las zonas centrales y una disminución hacia las cercanías con el mar. Esta especie constituyó, conjuntamente con *C. ovalis* y *C. louisianum*, las poblaciones de peracáridos con las mayores abundancias durante los dos años (apéndices 1 y 2).

Haustorius sp.

Haustorius sp. se distribuyó en el sistema lagunar de manera muy localizada: en Boca Camaronera y Punta Grande durante los meses de diciembre a febrero. En la asociación de peracáridos, este género representó a los organismos con la menor densidad y distribución durante los dos años de estudio (apéndices 1 y 2).

Melita longisetosa Sheridan, 1980.

Su distribución se encontró restringida en Boca Camaronera y Camaronera, a diferencia de la laguna Buen País y laguna de Alvarado, donde fue registrada particularmente durante los meses de noviembre a julio (apéndices 1 y 2).

Cassidinidea ovalis (Say, 1818).

Cassidinidea lunifrons Richardson, 1905.

Naera ovalis (Say, 1818)

Especie en el sistema lagunar con una amplia distribución y permanencia durante los dos años, principalmente en Buen País, Punta Grande y Camaronera. Representó, conjuntamente con *G. mucronatus* y *C. louisianum*, las poblaciones de organismos con una mayor abundancia y distribución de la asociación de peracáridos (apéndices 1 y 2).

Discapseudes holthuisi Băcescu y Gutu, 1975.

Esta especie restringe su distribución en Boca Camaronera, contrariamente a Camaronera, Buen País y Punta Grande, donde presentó las mayores abundancias. Para los meses de febrero, julio y agosto la abundancia de esta especie se incrementó, a diferencia del resto del año, donde los valores de la misma permanecieron con pocas variaciones (apéndices 1 y 2).

Leptochelia savignyi (Krøyer, 1842).

Tanais dubius Krøyer, 1842

Tanais edwardsii Krøyer, 1842

Tanais savignyi Krøyer, 1842

Paratanais algicola Harger, 1878

Leptochelia neapolitana Sars, 1882

Paratanais kroyerii Kossmann, 1890

Leptochelia affinis Hansen, 1895

Leptochelia corsica Dollfus, 1898

Leptochelia lifuensis Stebbing, 1900

Leptochelia incerta Moore, 1901

L. savignyi se distribuyó en todo el sistema lagunar con una preferencia en la laguna Camaronera y una disminución hacia la barra interna de la laguna de Alvarado, en Canal Buen País fue registrada la menor abundancia. Los incrementos en su número poblacional se presentaron principalmente durante julio a agosto, a diferencia de diciembre a febrero donde la abundancia se vio reducida (apéndices 1 y 2).

2.6. Caracterización de las especies en la asociación de peracáridos

Tres especies fueron dominantes en el sistema lagunar: *C. ovalis*, *G. mucronatus* y *C. louisianum*. A excepción de Boca Camaronera, *G. mucronatus* siempre fue una especie dominante de la asociación de peracáridos en el sistema lagunar de Alvarado. *C. ovalis* fue igualmente dominante con excepción de Camaronera y, finalmente, la especie *C. louisianum* que fue dominante en el sistema a excepción de Buen País. Las otras especies estuvieron en una posición altamente variable entre los grupos estacionales y raros; sin embargo, *M. longisetosa*, *C. benthophilus* y *Haustorius* sp., siempre fueron componentes raros. Solamente en Punta Grande se reconoció todo el elenco faunístico y una ausencia de especies comunes en el sistema lagunar (apéndice 3).

2.6.1. Boca Camaronera

Las especies caracterizadas como dominantes fueron: *C. louisianum*, *C. ovalis*, *G. bonnieroides* y *L. savignyi*; especies estacionales: *G. mucronatus* y, finalmente, raras: *L. rhizophorae*, *Haustorius* sp., *G. laguna* y *C. benthophilus* (fig. 10).

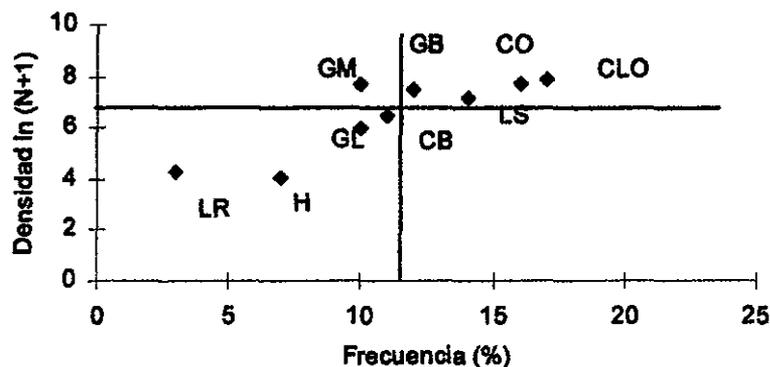


Figura 10. Caracterización de las especies en la asociación de peracáridos de acuerdo a la prueba de Olmstead-Tukey, con base en la frecuencia de ocurrencia y densidad de Boca Camaronera. CLO, *C. louisianum*; CO, *C. ovalis*; GB, *G. bonnieroides*; LS, *L. savignyi*; GM, *G. mucronatus*; LR, *L. rhizophorae*; H, *Haustorius* sp.; GL, *G. laguna*; CB, *C. benthophilus*.

2.6.2. Camaronera

Las especies dominantes fueron: *G. mucronatus*, *C. louisianum*, *D. holthuisi* y *G. bonnieroides*; especie estacional, *C. ovalis* y especies raras, *L. rhizophorae*, *G. laguna* y *L. savignyi* (fig. 11).

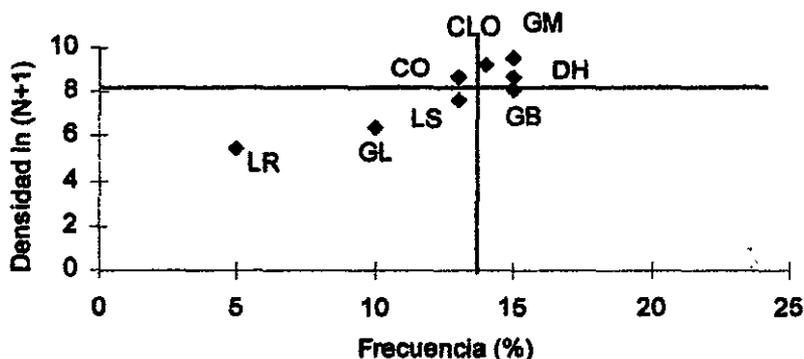


Figura 11. Caracterización de las especies en la asociación de peracáridos de acuerdo a la prueba de Olmstead-Tukey, con base en la frecuencia de ocurrencia y densidad de Camaronera. CLO, *C. louisianum*; CO, *C. ovalis*; GB, *G. bonnieroides*; LS, *L. savignyi*; GM, *G. mucronatus*; LR, *L. rhizophorae*; GL, *G. laguna*; DH, *D. holthuisi*.

2.6.3. Canal Buen País

En esta localidad se presentaron tres especies dominantes: *G. mucronatus*, *C. ovalis* y *C. louisianum*; especies estacionales: *G. bonnieroides* y *D. holthuisi* y, finalmente, *M. longisetosa*, *L. savignyi*, *L. rhizophorae* y *G. laguna* como raras (fig. 12).

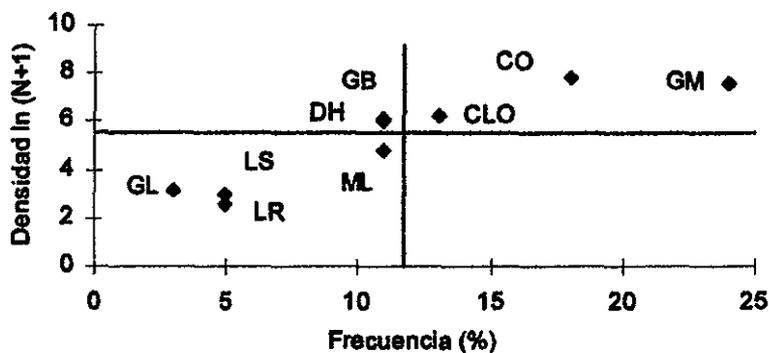


Figura 12. Caracterización de las especies en la asociación de peracáridos de acuerdo a la prueba de Olmstead-Tukey, con base en la frecuencia de ocurrencia y densidad de Canal Buen País. CLO, *C. louisianum*; CO, *C. ovalis*; GB, *G. bonnieroides*; LS, *L. savignyi*; GM, *G. mucronatus*; LR, *L. rhizophorae*; GL, *G. laguna*; DH, *D. holthuisi*; ML, *M. longisetosa*.

2.6.4. Buen País

Las especies dominantes fueron: *G. mucronatus*, *C. ovalis* y *G. bonnieroides*; especies estacionales: *D. holthuisi* y *C. louisianum* y especies raras: *M. longisetosa*, *L. savignyi*, *G. laguna* y *L. rhizophorae* (fig. 13).

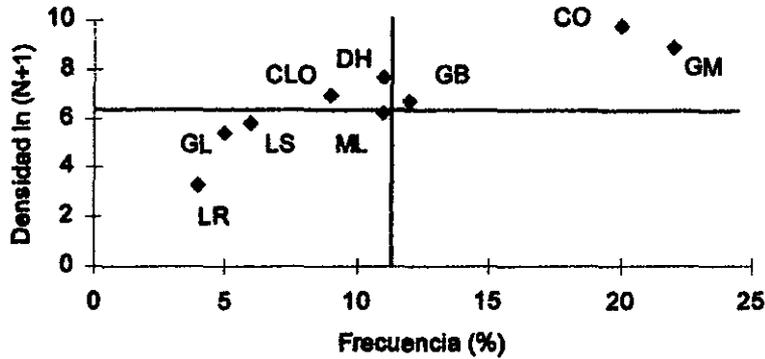


Figura 13. Caracterización de las especies en la asociación de peracáridos de acuerdo a la prueba de Olmstead-Tukey, con base en la frecuencia de ocurrencia y densidad de Buen País. CLO, *C. louisianum*; CO, *C. ovalis*; GB, *G. bonnieroides*; LS, *L. savignyi*; GM, *G. mucronatus*; LR, *L. rhizophorae*; GL, *G. laguna*; DH, *D. holthuisi*; ML, *M. longisetosa*.

2.6.5. Punta Grande

Para el caso particular de esta localidad, *G. mucronatus*, *C. ovalis*, *C. louisianum*, *G. laguna* y *G. bonnieroides* representaron las especies dominantes. *D. holthuisi* se caracterizó como estacional y *M. longisetosa*, *C. benthophilus*, *L. savignyi*, *L. rhizophorae* y *Haustorius* sp. las especies raras (fig. 14).

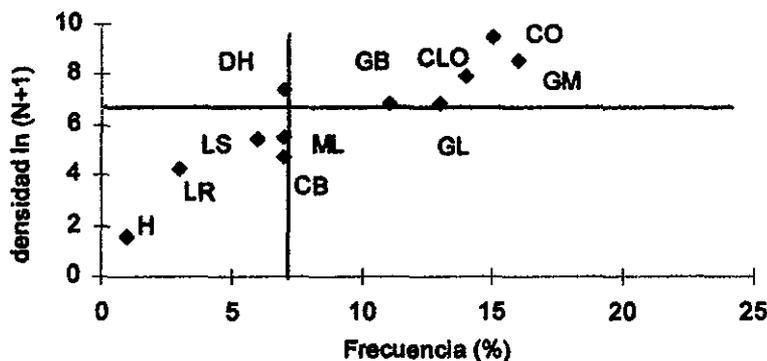


Figura 14. Caracterización de las especies en la asociación de peracáridos de acuerdo a la prueba de Olmstead-Tukey, con base en la frecuencia de ocurrencia y densidad de Punta Grande. CLO, *C. louisianum*; CO, *C. ovalis*; GB, *G. bonnieroides*; LS, *L. savignyi*; GM, *G. mucronatus*; LR, *L. rhizophorae*; GL, *G. laguna*; DH, *D. holthuisi*; ML, *M. longisetosa*; H, *Haustorius* sp.; CB, *C. benthophilus*.

2.6.6. Alvarado

Para este sitio las especies dominantes fueron: *G. mucronatus*, *C. ovalis*, *C. louisianum*, *D. holthuisi* y *G. bonnieroides*; estacionales: *G. laguna*, *L. rhizophorae* y *L. savignyi*, y, finalmente, *M. longisetosa* y *C. benthophilus* como especies raras (fig. 15).

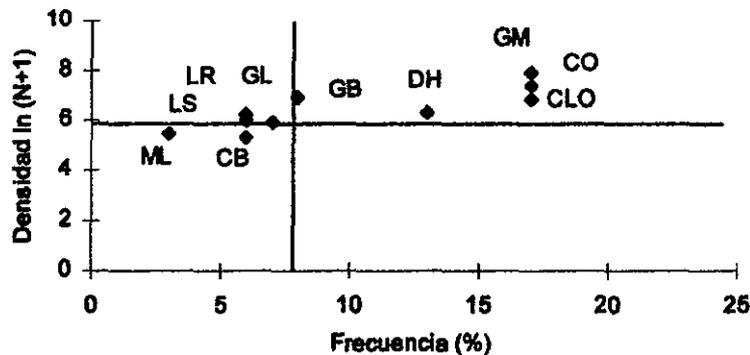


Figura 15. Caracterización de las especies en la asociación de peracáridos de acuerdo a la prueba de Olmstead-Tukey, con base en la frecuencia de ocurrencia y densidad de Alvarado. CLO, *C. louisianum*; CO, *C. ovalis*; GB, *G. bonnieroides*; LS, *L. savignyi*; GM, *G. mucronatus*; LR, *L. rhizophorae*; GL, *G. laguna*; DH, *D. holthuisi*; ML, *M. longisetosa*; CB, *C. benthophilus*

3. Parámetros comunitarios de los peracáridos asociados a *Ruppia maritima*

3.1. Distribución log-normal

La representación gráfica de la distribución log-normal de la abundancia por especie en cada uno de los seis sitios de muestreo del sistema lagunar de Alvarado, permitió diferenciar un 14 % al extrapolar las rectas en el eje de la ordenada (fig. 16). Se considera que la eficiencia del muestreo menor al 30 % aproximadamente, es un muestreo representativo de las especies integrantes de una asociación o comunidad determinada.

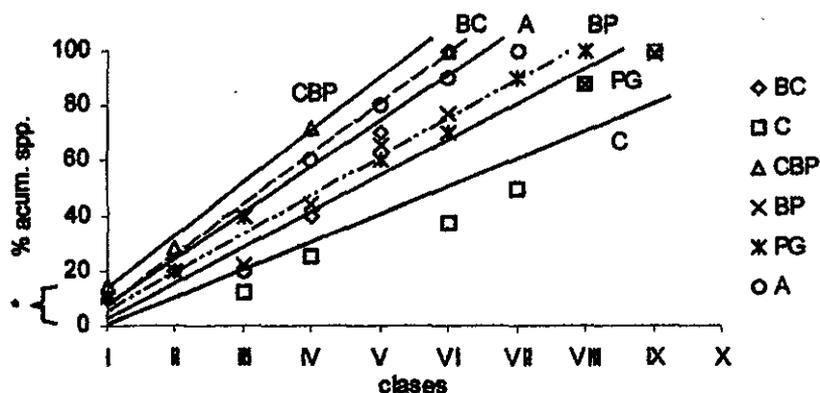


Figura 16. Distribución log-normal del porcentaje acumulado de especies *versus* clases geométricas, en cada localidad del sistema lagunar de Alvarado. En el eje de las abscisas, las clases se agruparon en una escala geométrica (2x). BC, Boca Camaronera; C, Camaronera; CBP, Canal Buen País; BP, Buen País; PG, Punta Grande; A, Alvarado; *, 14 %.

3.2. Riqueza específica

La riqueza específica de la asociación de peracáridos presentó ciclos recurrentes en el plano temporal, con un incremento en el número de especies durante los meses de noviembre a febrero (temporada de nortes) y una disminución de abril a septiembre (temporadas de secas y lluvias) (fig. 17).

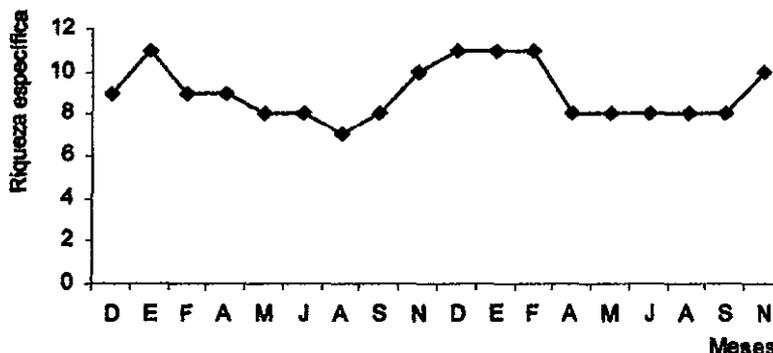


Figura 17. Variación de la riqueza específica en la asociación de crustáceos peracáridos de diciembre de 1990 a noviembre de 1992.

Por su parte, en el plano espacial, Punta Grande y Alvarado constituyeron los sitios donde se presentó la mayor riqueza específica con 11 y 10 especies, respectivamente, contrariamente a Camaronera donde se registró la menor riqueza con ocho especies; los restantes, Boca Camaronera, Canal Buen País y Buen País, permanecieron con nueve especies (tabla 11).

3.3. Coeficiente simple de dominancia y Valor de importancia en el plano temporal

El coeficiente simple de dominancia y valor de importancia estimados para las especies de peracáridos entre 1991 y 1992, mostró que *C. ovalis*, *G. mucronatus*, *C. louisianum* y *D. holthuisi* fueron las especies que acumularon la mayor dominancia e importancia con base en su densidad. Así, este conjunto de especies sumó el 85.3 % de la dominancia, a diferencia de las siete especies restantes con el 14.7 %, el cual incluyó a *G. bonnieroides*, *L. savignyi*, *G. laguna*, *M. longisetosa*, *C. benthophilus*, *L. rhizophorae* y *Haustorius* sp. (fig. 18, tabla 8).

Por otro lado, el coeficiente simple de dominancia y valor de importancia estimados con base en la biomasa mostró un patrón similar al de densidad, con la diferencia que *C. ovalis*, *G. mucronatus*, y *C. louisianum* fueron las especies que acumularon la mayor dominancia e importancia dentro del sistema lagunar. Así, este conjunto de especies sumó el 83.3 (%) de la dominancia, a diferencia de las ocho especies restantes con el 16.7 (%) (tabla 9).

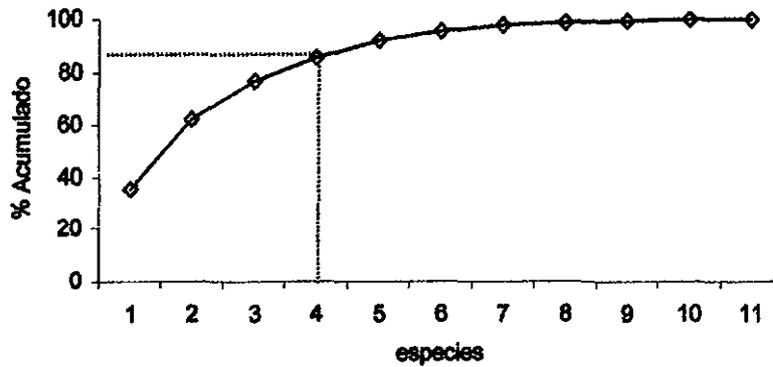


Figura 18. Porcentaje de dominancia acumulado de las especies asociadas a praderas de *R. maritima* en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz.

3.4. Frecuencia de ocurrencia en el plano temporal

Producto de la frecuencia de ocurrencia temporal, se observó que las especies del elenco faunístico consideradas como residentes (70 al 100 % de ocurrencia) en el sistema lagunar, fueron: *C. louisianum*, *G. bonnieroides*, *G. mucronatus*, *C. ovalis*, *D. holthuisi*, *L. savignyi*, *G. laguna* y *M. longisetosa*; las visitantes estacionales (30 a 69 % de ocurrencia) fueron *C. benthophilus* y *L. rhizophorae*; y *Haustorius* sp. como especie ocasional o rara (tabla 8 y 9).

Tabla 8. Valores de la densidad total, promedio, coeficiente simple de dominancia, índice del valor de importancia y frecuencia de las especies de peracarídeos de diciembre de 1990 a noviembre de 1992, ($n=18$).

Especie	Densidad total	$\bar{x} \pm s$	Coficiente Simple de Dominancia	Valor de Importancia	f.
<i>G. laguna</i>	2,589	144 ± 118	2.1	12.6	17
<i>C. benthophilus</i>	956	53 ± 65	0.8	7.6	11
<i>C. louisianum</i>	18,122	1,007 ± 483	14.5	25.6	18
<i>G. bonnieroides</i>	8,188	455 ± 336	6.6	17.7	18
<i>L. rhizophorae</i>	925	51 ± 77	0.7	5.7	8
<i>G. mucronatus</i>	33,395	1,855 ± 1,227	26.8	37.9	18
<i>M. longisetosa</i>	1,083	60 ± 68	0.9	8.9	13
<i>Haustorius</i> sp.	60	3 ± 7	0.1	3.1	5
<i>C. ovalis</i>	44,335	2,463 ± 2,034	35.6	46.7	18
<i>D. holthuisi</i>	10,552	586 ± 407	8.5	19.6	18
<i>L. savignyi</i>	4,484	249 ± 237	3.6	14.7	18

Tabla 9. Valores de la biomasa total, promedio, coeficiente simple de dominancia, índice del valor de importancia y frecuencia de las especies de peracáridos de diciembre 1990 a noviembre de 1992, (n=18).

Especie	Biomasa total	$\bar{x} \pm s$	Coefficiente Simple de Dominancia	Valor de Importancia	f_i
<i>G. laguna</i>	2.6	0.1 ± 0.1	0.1	10.6	17
<i>C. benthophilus</i>	6.7	0.4 ± 0.5	0.3	7.1	11
<i>C. louisianum</i>	271.8	15.1 ± 7.3	11.9	23.0	18
<i>G. bonnieroides</i>	98.3	5.5 ± 4.0	4.3	15.4	18
<i>L. rhizophorae</i>	5.6	0.3 ± 0.5	0.2	5.2	8
<i>G. mucronatus</i>	701.3	39 ± 25.8	30.7	41.8	18
<i>M. longisetosa</i>	1.1	0.1 ± 0.1	0.1	8.1	13
<i>Haustorius</i> sp.	0.1	0.01 ± 0.01	0.01	3.1	5
<i>C. ovalis</i>	931	51.7 ± 42.7	40.7	51.8	18
<i>D. holthuisi</i>	200.5	11.1 ± 7.7	8.8	19.9	18
<i>L. savignyi</i>	67.3	3.7 ± 3.6	2.9	14.1	18

3.5. Diversidad y Equitatividad

Los valores estimados de diversidad en el plano temporal oscilaron en un rango de 2.0 *bits*/individuo (julio y agosto 1991) a 2.7 *bits*/individuo (febrero 1992). Por su parte, los valores de diversidad máxima ($H'_{máx}$) oscilaron entre 3.5 (diciembre, enero y febrero) a 2.8 (agosto).

Se diferenció un patrón similar en los valores de diversidad y diversidad máxima en cada ciclo anual: un incremento de noviembre a febrero, con una disminución de abril hacia mayo, para finalmente alcanzar los valores menores entre julio y septiembre (tabla 10). La equitatividad, por su parte, osciló en un rango de 0.7 a 0.8 durante el periodo bianual de estudio (tabla 10).

Tabla 10. Valores mensuales de riqueza específica, diversidad, diversidad máxima y equitatividad de la asociación de peracáridos con base en el índice de Shannon y Wiener.

Mes, Año	<i>s</i>	<i>H'</i>	<i>H'</i> máx.	<i>J'</i>
Dic. 1990	9	2.6	3.2	0.8
Ene. 1991	11	2.4	3.5	0.7
Feb. 1991	9	2.6	3.2	0.8
Abr. 1991	9	2.2	3.2	0.7
May. 1991	8	2.2	3.0	0.7
Jul. 1991	8	2.0	3.0	0.7
Ago. 1991	7	2.0	2.8	0.7
Sep. 1991	8	2.2	3.0	0.7
Nov. 1991	10	2.5	3.3	0.8
Dic. 1991	11	2.6	3.5	0.8
Ene. 1992	11	2.6	3.5	0.8
Feb. 1992	11	2.7	3.5	0.8
Abr. 1992	8	2.4	3.0	0.8
May. 1992	8	2.4	3.0	0.8
Jul. 1992	8	2.3	3.0	0.8
Ago. 1992	8	2.2	3.0	0.7
Sep. 1992	8	2.2	3.0	0.7
Nov. 1992	10	2.5	3.3	0.7

El índice de Shannon y Wiener fue estimado con log base 2 (*bits*/individuos); *s*, riqueza específica; *H'*, diversidad; *H'* máx., diversidad máxima; *J'*, equitatividad.

Asimismo, como producto de las relaciones entre diversidad *versus* $\log_2 s$ y diversidad *versus* equitatividad en el plano temporal, se diferenció que el incremento en riqueza específica pudo afectar la diversidad ecológica (fig. 19 y 20).

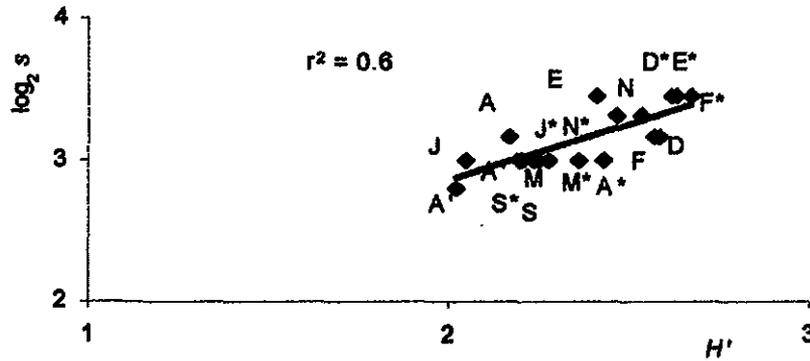


Figura 19. Variación en los valores de diversidad y riqueza específica durante los meses de muestreo. H' , diversidad; $\log_2 s$, logaritmo base 2 de riqueza de especies; D, diciembre; E, enero; F, febrero; A, abril; M, mayo; J, julio; A', agosto; S, septiembre; N, noviembre. Los valores de diversidad fueron calculados con \log_2 (bits/individuo).

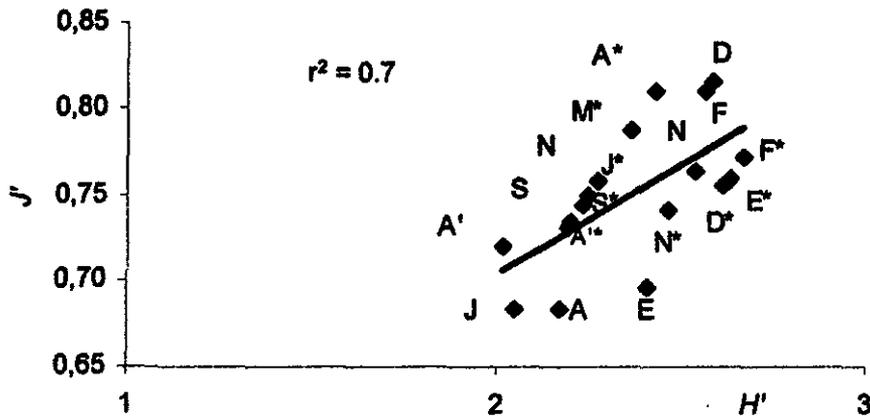


Figura 20. Variación en los valores de diversidad y equitatividad durante los meses de muestreo. H' , diversidad; J' , equitatividad; D, diciembre; E, enero; F, febrero; A, abril; M, mayo; J, julio; A', agosto; S, septiembre; N, noviembre. Los valores de diversidad fueron calculados con \log_2 (bits/individuo).

La asociación de crustáceos peracáridos en praderas marinas de *R. maritima* presentó ciclos estacionales en el sistema lagunar de Alvarado: al inicio de una perturbación generada en cada época anual decayó el número de especies y de individuos, para posteriormente presentarse una tendencia a la estabilización de la propia asociación y un repunte al final de cada época donde se alcanzó un máximo en el número de especies y de individuos (fig. 21).

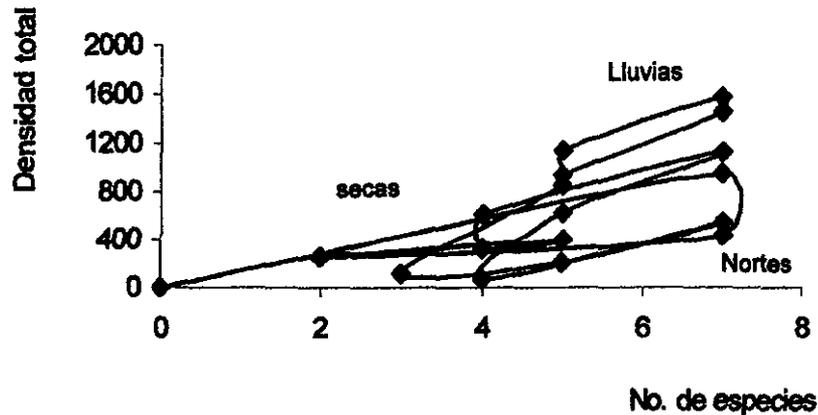


Figura 21. Representación general de los ciclos estacionales de los peracáridos asociados a *R. maritima* en el sistema lagunar de Alvarado, Ver. La densidad está expresada en $N \cdot m^{-2}$ (basado de Margalef, 1997).

Por otra parte, los valores estimados de diversidad (H') y equitatividad (J') en el plano espacial, oscilaron en un rango de 1.7 *bits/individuo* (Buen País) a 2.8 *bits/individuo* (Alvarado) para diversidad y para equitatividad de 0.5 (Buen País) a 0.9 (Alvarado); particularmente para las zonas centrales del sistema lagunar, representadas por Canal Buen País, Buen País y Punta Grande, se observó que ambos valores fueron los menores, con un incremento para Camaronera, Boca Camaronera y Alvarado (tabla 11).

Asimismo, la diversidad máxima ($H' máx$) osciló en un rango de 3.5 (*bits/individuo*) a 3.0 (*bits/individuo*), con un incremento para la laguna de Alvarado comprendida por los sitios Punta Grande y Alvarado, y un decremento para Camaronera. Los tres sitios restantes, comprendidos por Boca Camaronera, Canal Buen País y Buen País, presentaron 3.2 (*bits/individuo*) como diversidad máxima (tabla 11).

Tabla 11. Valores de riqueza específica, diversidad, diversidad máxima y equitatividad en la comunidad de peracáridos de acuerdo a Shannon y Wiener, en cada sitio de muestreo en el sistema lagunar de Alvarado.

Indice	Boca Camaronera	Camaronera	Canal Buen País	Buen País	Punta Grande	Alvarado
s	9	8	9	9	11	10
H'	2.7	2.4	2.1	1.7	2.1	2.8
$H' máx$	3.2	3.0	3.2	3.2	3.5	3.3
J'	0.8	0.8	0.7	0.5	0.6	0.9

s ; riqueza específica; H' , diversidad; $H' máx$, diversidad máxima; J' , equitatividad. Los valores de diversidad fueron calculados con \log_2 (*bits/individuos*).

Producto de las relaciones entre diversidad *versus* $\log_2 s$ y diversidad *versus* equitatividad en plano espacial, se pudo corroborar que para la asociación de peracáridos en *R. maritima* el incremento de especies no influyó en la diversidad; por el contrario, lo que afectó esta asociación fue qué tan homogéneas se comportaron dichas especies (figs. 22 y 23).

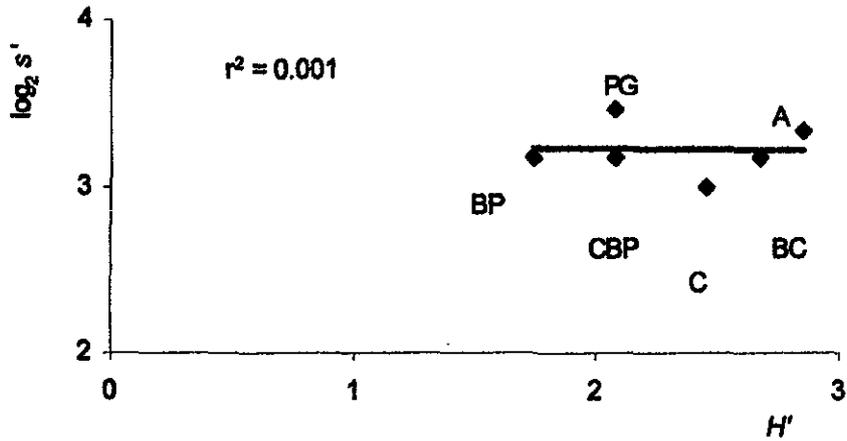


Figura 22. Relación entre riqueza específica y diversidad en los sitios de muestreo en el sistema lagunar de Alvarado. H' , diversidad; $\log_2 s'$, logaritmo base 2 de la riqueza específica; BC, Boca Camaronera; C, Camaronera; CBP, Canal Buen País; BP, Buen País; PG, Punta Grande; A, Alvarado. Los valores de diversidad fueron calculados con \log_2 (bits/individuo).

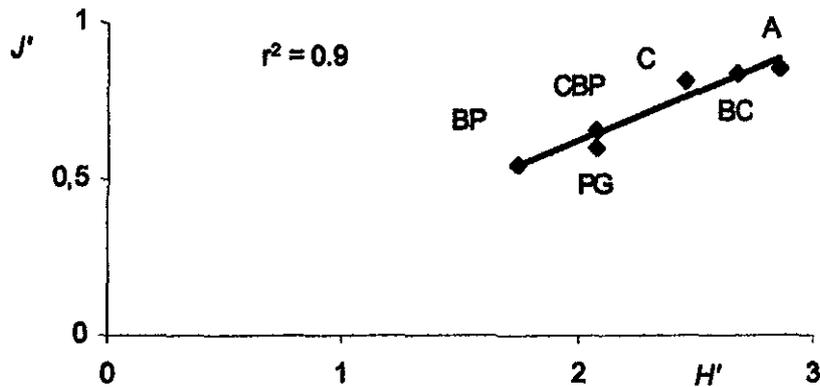


Figura 23. Relación entre la diversidad y equitatividad en los sitios de muestreo en el sistema lagunar de Alvarado. H' , diversidad; J' , equitatividad; BC, Boca Camaronera; C, Camaronera; CBP, Canal Buen País; BP, Buen País; PG, Punta Grande; A, Alvarado. Los valores de diversidad fueron calculados con \log_2 (bits/individuo).

3.6. Formación de grupos

Las especies de crustáceos peracáridos presentaron tres agrupamientos con base en su densidad durante el ciclo anual de 1991: el primero formado por *C. ovalis*, *G. mucronatus*, *D. holthuisi*, *G. bonnieroides* y *C. louisianum*; el segundo por *L. rhizophorae*, *C. benthophilus* y *M. longisetosa* y el tercero por *L. savignyi* y *G. laguna* (fig. 24).

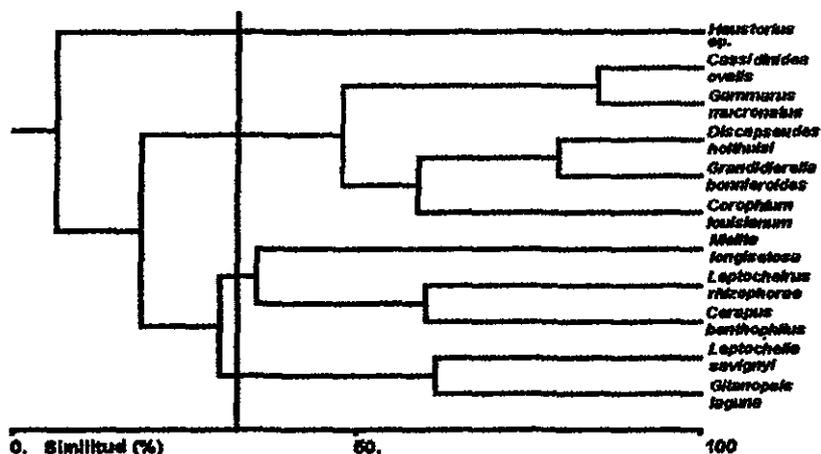


Figura 24. Dendrograma (medida de Bray-Curtis; ligamiento promedio simple) que muestra el agrupamiento entre las especies con base en la densidad durante 1991. La línea punteada de corte está trazada al 30 %.

Para 1992 las especies presentaron dos grandes agrupamientos: el primero formado por *C. ovalis*, *G. mucronatus*, *L. savignyi*, *D. holthuisi*, *C. louisianum* y *G. bonnieroides* y el segundo por *M. longisetosa*, *L. rhizophorae*, *C. benthophilus* y *G. laguna* (fig. 25).

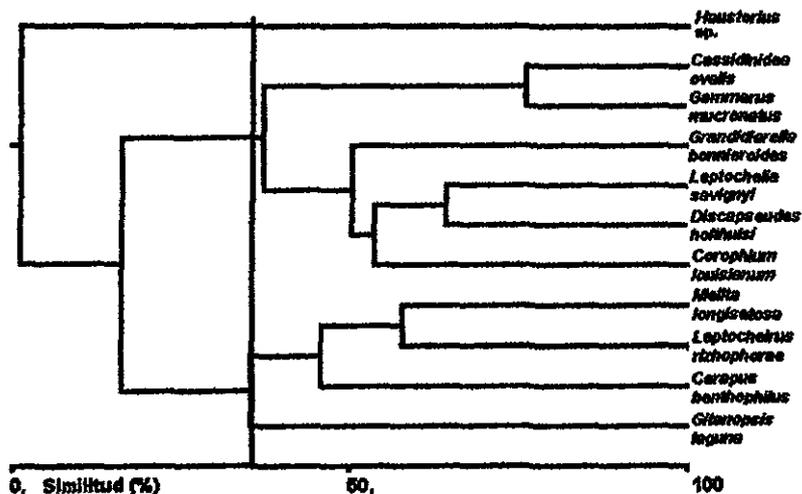


Figura 25. Dendrograma (medida de Bray-Curtis; ligamiento promedio simple) que muestra el agrupamiento entre las especies con base en la densidad durante 1992. La línea punteada de corte está trazada al 30 %.

IX. DISCUSION

1. Parámetros ambientales

1.1. Análisis temporal

El sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, uno de los principales ecosistemas costeros de la porción mexicana del Golfo de México, presentó una marcada estacionalidad y heterogeneidad ambiental con base en la dinámica y presencia de patrones recurrentes anuales de los parámetros ambientales de profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *Ruppia maritima* (figs. 2, 3, 4 y 5). De acuerdo al régimen de precipitación y las condiciones climatológicas prevalecientes, los parámetros de biomasa de *R. maritima* y salinidad superficial diferenciaron tres temporadas climatológicas características de sistemas tropicales del sureste de la porción mexicana (fig. 6) (Tovilla y de la Lanza, 1989).

Temporada de secas, que comprendió abril, mayo y junio, y sólo la parte del sureste de la laguna recibió influencia de agua dulce de los ríos Blanco y Papaloapan. Durante esta temporada el incremento en la temperatura, la tasa de evaporación y la disminución de los aportes epicontinentales, concomitante con la influencia marina que se produce por el intercambio entre el sistema y la zona costera adyacente, permitieron diferenciar un incremento en salinidad hasta condiciones mesohalinas (fig. 4). La biomasa de *R. maritima* se vio favorecida durante esta temporada en la laguna de Alvarado, particularmente en la barra interna y parte sureste, donde las condiciones oligohalinas prevalecieron vía la influencia del río Papaloapan.

Temporada de lluvias, de julio a septiembre, que en ocasiones se extiende hasta octubre, con un incremento en la profundidad (fig. 2), principalmente en la laguna de Alvarado, y descenso marcado en la salinidad en todo el sistema, tanto por las grandes aportaciones de los ríos Papaloapan, Acula, Limón y Blanco, como por las fuertes precipitaciones ocurridas en el área. Durante esta temporada las condiciones oligohalinas fueron preponderantes en el sistema lagunar (fig. 4), incluso hasta alcanzar condiciones limnéticas (< 0.5 ups) en la región con influencia del Papaloapan. Con la disminución en salinidad e incremento en la profundidad del sistema lagunar, se propiciaron las condiciones para que la biomasa de *R. maritima* aumentara (fig. 5). Al respecto, Amezcua-Linares y Yáñez-Arancibia (1980) señalan que las cualidades de la columna de agua, al ser modificadas por el aumento en la turbidez, cantidad de partículas disueltas y profundidad, favorecen el incremento en biomasa de pastos marinos al incorporar compuestos necesarios al substrato.

Temporada de nortes, desde noviembre hasta febrero y a veces hasta finales de marzo, donde se presentaron algunas precipitaciones, con descenso de temperatura, profundidad (figs. 1 y 2), y una turbulencia constante derivada de la acción de los vientos con dirección noreste a sureste (Morán *et al.*, 1996). Asimismo, la incursión de corrientes marinas vía la boca de comunicación con el mar en la laguna Camaronera, favorecieron las condiciones mesohalinas hasta la laguna Buen País. En esta temporada los pastos marinos y epífitas asociadas se ven afectadas por el efecto de "poda" derivado de los vientos

provenientes del norte, con una disminución en la biomasa de los mismos (Amezcu-Linares y Yáñez-Arancibia, 1980). Particularmente, y durante las actividades *in situ*, noviembre fue un grupo independiente (fig. 6) debido a que junto con abril, representaron los meses de transición entre las tres temporadas anuales.

Diversos autores han señalado la presencia de cambios ambientales cíclicos anuales en cada ecosistema costero y la influencia que ejerce cada uno de los parámetros ambientales en las variaciones en densidad y distribución de la biomasa de pastos marinos a través del tiempo. Phillips (1960) y Moore (1963) consideran a la temperatura (entre 20 y 30 °C), salinidad (entre 25 y 40 ups), profundidad (entre 0 y 2 m), turbidez, acción de las olas y corrientes marinas, como los factores que limitan la distribución y abundancia de las praderas marinas en las costas de Florida. Den Hartog y van der Velde (1988) puntualizan que la vegetación de pastos marinos muestra variaciones con base en la temperatura, precipitación (actúa en la profundidad y cambios en la velocidad de corrientes) y velocidad del viento.

González-Gutiérrez (1977) y Verhoeven (1979) señalan la importancia que reviste la temperatura como el parámetro ambiental que controla la biomasa y distribución del género *Ruppia*; contrariamente a Rojas-Galaviz *et al.* (1992), quienes consideraron que los valores más altos en biomasa de pastos marinos en la laguna de Términos ocurren durante la temporada de secas y los más bajos en lluvias y nortes. En el sistema lagunar de Alvarado, los máximos valores de biomasa de pastos marinos se presentaron durante la época de lluvias, con una disminución para nortes y principios de secas (fig. 5). Así, las variaciones temporales en la biomasa de *R. maritima* fueron el reflejo de las fluctuaciones en la salinidad, principalmente, y secundariamente por la profundidad en las zonas someras litorales del propio sistema y al incremento de la columna de agua, vitales para la realización de las funciones de esta fanerógama (tabla 3).

1.2. Análisis espacial

Knox (1986) puntualiza que los patrones de circulación y distribución de la salinidad constituyen los parámetros característicos que distinguen a los sistemas lagunar-estuarinos, conjuntamente con la influencia combinada de agua dulce, vientos, olas y efecto de marea, los que producen patrones particulares de circulación. En el sistema lagunar de Alvarado, el patrón hidrológico se estableció con base en las condiciones climatológicas en cada una de las tres temporadas anuales y por la influencia que ejercen las bocas de comunicación con el mar, el caudal de los ríos Papaloapan, Acula y Limón y la batimetría del sistema (Villalobos *et al.*, 1966).

Como producto de estos patrones la salinidad superficial cobró gran importancia dentro del régimen hidrológico, con valores promedio de 2.4 a 6.7 ups y un promedio anual de 4.4 ups (tabla 2), lo que permitió diferenciarlo como oligohalino, no obstante que en la época de secas pueda comportarse como mesohalino (fig. 4), principalmente en la boca de comunicación artificial en la laguna Camaronera. Asimismo, se presentó un gradiente de 6.7 a 5.0 ups de la boca de comunicación con el mar hacia el interior del sistema, inclusive hasta la laguna Buen País donde las condiciones fueron mesohalinas, a diferencia de la

laguna de Alvarado, con condiciones oligohalinas, resultado de la influencia que ejercen los ríos adyacentes a lo largo del eje y canal principal del sistema (Villalobos, *et al.*, 1966).

La distribución en el plano espacial de los pastos marinos ha sido atribuida a diferentes parámetros ambientales en ecosistemas costeros: Verhoeven (1979) analiza que los representantes de *Ruppia* viven en aguas con fluctuaciones de salinidad entre oligohalino a polihalino. Específicamente, las praderas de *Ruppia maritima* de las costas de Florida (Phillips, 1960; Moore, 1963; McMillan y Moseley, 1967) toleran una amplia variación de salinidad, tanto en agua dulce como salobre y marina. McMillan (1974) y McRoy y McMillan (1977) mencionan que el valor máximo para floración y producción de semilla es 28 ups. Den Hartog (1982) distingue a las olas, corrientes, circulación y fluctuaciones en el nivel del agua como los factores hidrodinámicos determinantes en la zonación y estratificación de pastos marinos en cuerpos de agua salobres. Rojas-Galaviz *et al.* (1992), consideran que la distribución de pastos marinos en la laguna de Términos refleja claramente los patrones de circulación, transparencia del agua y gradientes de salinidad. Puntualizan que para pastos sumergidos, las corrientes de advección debidas a la marea y al flujo de ríos y vientos afectan la biomasa de las praderas sumergidas.

Con base en el análisis de distancias (fig. 7) entre profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *Ruppia maritima* en el sistema lagunar de Alvarado, se pudo diferenciar una similitud entre Camaronera, Punta Grande y Buen País, con las mayores producciones de biomasa y otra entre Boca Camaronera, Alvarado y Canal Buen País con una disminución en ésta. Asimismo, y como producto de la correlación entre los parámetros mencionados en el plano espacial (tabla 4) se pudo diferenciar una dinámica ambiental, derivada de la influencia de las bocas de comunicación con el mar y afluentes epicontinentales principalmente.

Los sitios denominados Camaronera, Punta Grande y Buen País, con una mayor estabilidad ambiental y menor energía cinética en cuanto a perturbaciones hidrológicas se refiere, y con influencia directa del río Papaloapan, Acula y Limón, particularmente para Punta Grande y Buen País (fig. 1), constituyeron los sitios con las mayores densidades de *R. maritima* (tabla 2). Al respecto, Knox (1986) menciona que la entrada de agua dulce proveniente de los afluentes epicontinentales incorpora nutrientes y materia orgánica particulada y disuelta. Sistemáticamente se genera un efecto de trampa de nutrientes en los sedimentos de los pastos marinos derivada de las características sedimentarias, patrones de circulación, salinidad y biodepositación de detrito de las mismas praderas, con una producción mayor de biomasa.

Por otro lado, los sitios de transición, como Boca Camaronera y Alvarado, con un mayor transporte, circulación, mezcla del flujo marino y aguas epicontinentales, perturbaciones mecánicas derivadas de los efectos de los vientos y tipos de sedimento producto del ciclo de marea y régimen de lluvia, en los que la biomasa de las praderas marinas disminuye (tabla 2). En Canal Buen País, sitio también de transición, con una influencia directa de las masas de agua marina vía la boca de comunicación artificial con el mar y variaciones en la profundidad, se presentó correlación entre profundidad y biomasa de *R. maritima* (tabla 4). Phillips (1990) considera que la profundidad afecta el desarrollo y

producción de biomasa de las especies de pastos marinos debido a que, para realizar su ciclo biológico, deben estar completamente sumergidas.

1.3. Análisis latitudinal de *Ruppia maritima*

Verhoeven (1979) resume que la distribución del género *Ruppia* es cosmopolita; ocurre en todos los continentes y en muchas islas. Sus límites abarcan desde el sur de Tierra del Fuego hasta los 68° N. Las especies representativas están siempre indicadas como habitantes de aguas salinas y salobres a lo largo de las costas del mundo y en hábitats salinos en todos los continentes. En Europa, *Ruppia* nunca se ha encontrado en áreas costeras bajo el régimen de marea (estuarios), mientras que en Norteamérica, Centroamérica, Suramérica y Caribe se localiza en áreas de marea y submarea de algunas bahías costeras y estuarios con variaciones marcadas en salinidad (Verhoeven, *op. cit.*).

Se han realizado diversos estudios de la biomasa de algunas especies del género *Ruppia* en ecosistemas costeros en diferente latitud (tabla 12). En este resumen se aprecia que los valores en biomasa de *R. maritima* disminuyen conforme se incrementa la latitud, a diferencia de las regiones tropicales, donde el incremento en dicha biomasa se ve favorecida. Particularmente, los valores de biomasa analizados en este estudio para el sistema lagunar de Alvarado se ubican con mayor aproximación a los registrados por Edwards (1978), Congdon y McComb (1979) y Higginson (1968).

Tabla 12. Resumen de los valores estimados de biomasa del género *Ruppia* en diferentes localidades.

Localidad	Pasto marino	Biomasa	Referencia
Suecia	<i>Ruppia cirrhosa</i>	40-150 *	Jerling y Lindhe, 1977
Dinamarca	<i>R. maritima</i>	700-1,750 *	Grontved, 1958
Dinamarca	<i>R. maritima</i>	720 *	Muus, 1967
Nueva Zelanda	<i>R. pycarpa</i>	5-22 *	Gibbs, 1973
Finlandia	<i>R. maritima</i>	920-1,410 *	Verhoeven, 1980
Holanda	<i>R. maritima</i>	570-1,880 *	Verhoeven, 1980
Francia	<i>R. maritima</i>	490-1,510 *	Verhoeven, 1980
USA, Bisset Cove	<i>R. maritima</i>	1,350-10,950 *	Nixon y Oviatt, 1973
USA, California.	<i>R. maritima</i>	640 *	Wetzel, 1964
México, Sontecomapan	<i>R. maritima</i>	400-1,900 *	González-Gutiérrez, 1977
México, Alvarado	<i>R. maritima</i>	380-14,590 *	García-Montes, 1989
México, Alvarado	<i>R. maritima</i>	2-8,000 **	Tovilla y de la Lanza, 1989
México, Alvarado	<i>R. maritima</i>	961-4,544**	Este estudio
México, Caimanero	<i>R. maritima</i>	400-7,500 *	Edwards, 1978
Australia	<i>Ruppia</i> sp.	3,750 *	Congdon y McComb, 1979
Australia	<i>R. maritima</i>	4,500-5,500 *	Higginson, 1968

Las unidades son expresadas en ** gramos peso húmedo (gph · m⁻²); * los valores originales (gps · m⁻²) fueron transformados a gph · m⁻².

2. Componente biótico

2.1. Análisis temporal de los peracáridos asociados a *Ruppia maritima*

Durante las últimas dos décadas se han realizado diversas investigaciones (Abele, 1982; den Hartog, 1982; Nelson *et al.*, 1982; Stoner, 1983; Livingston, 1984; den Hartog y van der Velde, 1988; Wellborn y Robinson, 1991) con el propósito de fundamentar cuáles son los factores relevantes que intervienen en las variaciones temporales de los crustáceos peracáridos asociados a praderas marinas, sustentadas por un lado en el reconocimiento de

los parámetros ambientales, conjuntamente con la arquitectura de las praderas marinas y la influencia que ejercen en el control de la abundancia y distribución de los crustáceos peracáridos; y por otro, el significado que reviste la competencia y depredación por parte de peces y crustáceos en los ciclos temporales de dichos peracáridos.

No obstante que la mayoría de las especies de peracáridos asociadas a *R. maritima* en el sistema lagunar de Alvarado, mostraron una sobreposición en su distribución espacio-temporal y en sus épocas reproductivas (apéndices 1, 2), la densidad y biomasa de todo el elenco faunístico presentaron cambios recurrentes en el periodo de estudio (figs. 8 y 9). Estos pulsos estacionales han sido analizados en diversos sistemas lagunar-estuarinos (Nelson, 1979^b; McBee y Brehm, 1979, 1982; Stoner, 1983; Mukai e Iijima, 1995) como un producto de la heterogeneidad y complejidad ambiental, así como de las interacciones biológicas en la comunidad.

En el sistema lagunar de Alvarado, la variación en densidad y biomasa de los crustáceos peracáridos asociados a praderas de *R. maritima* presentó ciclos anuales recurrentes, correlacionados de manera significativa con las fluctuaciones en la biomasa de esta fanerógama (como una medida de la arquitectura) y, secundariamente, por la salinidad superficial y profundidad en el sistema lagunar (tabla 7). A diferencia de Abele (1974, 1982), quién señala que esta actividad rítmica es un producto del gradiente en temperatura, salinidad y exposición a la marea; den Hartog (1982) la atribuye a la arquitectura de los pastos; Stoner (1983) a la biomasa y superficie de las hojas y Livingston (1984) a la dinámica entre parámetros ambientales, patrones de reclutamiento e interacción presa-depredador. Por otro lado, Nelson *et al.* (1982) argumentan que la variación en la densidad de los peracáridos no presenta correlación significativa con los ciclos reproductivos, incrementos de biomasa de praderas marinas ni variaciones de los parámetros fisicoquímicos sino que, por el contrario, se encuentran sujetos a la estacionalidad de peces y decápodos asociados a praderas marinas.

Particularmente para el sistema de Alvarado, con el inicio de la temporada de lluvias y la dinámica ambiental derivada de ésta (disminución de salinidad, incremento en aportes epicontinentales y profundidad), la densidad y biomasa de estos crustáceos se favorecieron (figs. 8 y 9) al incrementarse la producción de biomasa de las praderas marinas (fig. 5), a diferencia de la temporada de nortes y secas donde decrece la densidad y biomasa de peracáridos en todo el sistema lagunar (figs. 8 y 9), producto de la disminución en la cobertura foliar de *R. maritima* y un aumento en la salinidad dentro del sistema (figs. 4 y 5).

Con el incremento en la biomasa de *R. maritima* durante la época de lluvias, y con ello un aumento en la arquitectura de los pastos, se presentaron las condiciones propicias para que la densidad de la asociación de peracáridos se favoreciera al encontrar un mayor espectro de microhábitats. Esta amplitud proporcionó más espacios disponibles para esta comunidad en cuanto a su establecimiento, protección, interacción competitiva y disponibilidad de alimento, a diferencia de McBee y Brehm (1979), quienes determinan para la costa del Mississippi, que los picos máximos de la densidad de anfípodos ocurren en verano, con el incremento en la producción de *R. maritima*.

2.2. Análisis espacial de los peracáridos asociados a *Ruppia maritima*

La densidad y biomasa de crustáceos peracáridos en el plano espacial estuvo determinada por las variaciones en distribución y biomasa de los pastos marinos en el sistema lagunar de Alvarado. Los sitios con mayor producción de *R. maritima* (Cameronera, Buen País y Punta Grande) presentaron los máximos incrementos en densidad y biomasa de esta asociación faunística (tablas 5 y 6). Tal consideración se atribuyó al hecho de que los pastos marinos brindan un espacio preferencial para el establecimiento de organismos epibentónicos al proporcionar un incremento en hábitats para refugio, reproducción, crianza y alimentación (Vicente, 1992).

Con el aumento en biomasa de *R. maritima* en Cameronera, Buen País y Punta Grande (tabla 2) se propiciaron las condiciones para el establecimiento de la asociación de peracáridos al encontrar una reducción del flujo del agua, poca perturbación hidrodinámica, trampas de sedimentos, aumento en la densidad foliar, mayor tasa de sedimentación en la columna de agua, disponibilidad de alimento en forma de detrito, epífitas y macroalgas, así como una gran actividad en la descomposición y reciclamiento de nutrientes. Dichas condiciones han sido analizadas por Heck y Wetstone (1977), Stoner (1983), Knox (1986) y Phillips (1992) en diferentes sistemas lagunar-estuarinos.

Por otro lado, Boca Cameronera, Canal Buen País y Alvarado, sitios de transición y con una mayor dinámica ambiental en cuanto a la mezcla de agua marina y dulceacuícola se refiere, presentaron los valores menores de densidad y biomasa de peracáridos (tabla 5 y 6), debido fundamentalmente a la reducción en biomasa de *R. maritima*, producto de los gradientes ambientales y la energía cinética en cada una de las temporadas.

La variación espacial en la densidad promedio (557 a 3,825 $N \cdot m^{-2}$) de la asociación de crustáceos peracáridos registrada para este estudio, fue semejante a las cuantificadas por algunos autores (Nelson *et al.*, 1982; Stoner, 1980^a, 1983) en praderas de *Halodule* y *Syringodium* en el Golfo de México (tabla 13).

Kikuchi y Péres (1977) y Stoner (1983) puntualizan al respecto que las diferentes especies de pastos marinos tienen distintos patrones de crecimiento, los que afectan la calidad y naturaleza del hábitat para pequeños organismos debido a la alta diversidad del hábitat creada por las amplias hojas y, por ende, un aumento en la complejidad del hábitat; así, *Zostera* y *Thalassia* presentan mayores incrementos en biomasa, densidad y diversidad de la comunidad de peracáridos que *Halodule*, *Syringodium* y *Ruppia*. Por otro lado, los valores altos en el número de individuos de esta asociación pudieron ser atribuidos, en parte, a que los miembros de la comunidad presentan ciclo de vida más corto y, por lo tanto, muestran fluctuaciones mayores en número y desarrollo como una respuesta a las variaciones ambientales espaciales (den Hartog y van der Velde, 1988).

2.3. Caracterización de las especies de la asociación de peracáridos

En la asociación de peracáridos en praderas de *Ruppia maritima*, tres especies fueron dominantes en el plano espacial: *Cassidinidea ovalis*, *Gammarus mucronatus* y *Corophium louisianum*. *G. mucronatus* fue siempre una especie dominante en esta asociación en el sistema lagunar de Alvarado, a excepción de Boca Camaronera. *C. ovalis* fue igualmente dominante con excepción de Camaronera y, finalmente *C. louisianum*, que fue dominante en el sistema a excepción de Buen País. Las otras especies del elenco faunístico estuvieron en una posición altamente variable entre los grupos estacionales y raros; sin embargo, *Melita longisetosa*, *Cerapus benthophilus* y *Haustorius* sp. siempre fueron componentes raros. Solamente en Punta Grande se reconoció todo el elenco faunístico y una ausencia de especies comunes en el sistema lagunar (apéndice 3).

Haustorius sp., género limnívoro intermareal, fue un componente raro en la asociación de crustáceos peracáridos (apéndice 3). Ingresó al sistema lagunar por efecto de las corrientes marinas durante la época de nortes (apéndice 1), con una distribución en Boca Camaronera y Punta Grande (apéndice 2). Dicho género, con hábito alimenticio filtrador, ha sido registrado para substratos arenosos y limo-arenosos (Bousfield, 1973), características semejantes a los sitios donde incursionaron dichos organismos.

Por su parte, *C. benthophilus*, especie caracterizada como rara (apéndice 3), tubícola y eurihalina (apéndice 4), se distribuyó en Boca Camaronera, Punta Grande y Alvarado (apéndice 2) con un incremento en su densidad, particularmente en época de lluvias (apéndice 1) cuando la biomasa de *R. maritima* se ve favorecida y las condiciones oligohalinas prevalecieron (figs. 4 y 5).

Barnard *et al.* (1991), consideran que el género *Cerapus* presenta una diferenciación en cuanto al tamaño de las partículas finas de detrito con el propósito de alimentación y construcción de madrigueras en forma de tubo, principalmente en la fase sedimento-agua. Esta característica, aunada al hecho de que en las áreas con influencia de afluentes epicontinentales y una mayor disponibilidad de partículas finas, como Punta Grande y Alvarado, favorecieron el establecimiento de esta especie en la laguna de Alvarado y una limitación en la laguna Buen País y Camaronera. Sin embargo, la presencia de esta población en Boca Camaronera, con influencia de aguas marinas, presupone la pregunta de si su distribución abarca principalmente parte de la plataforma continental adyacente al sistema lagunar y su ingreso al sistema esté supeditado a las corrientes marinas. Esta suposición se apoya, en parte, en que durante las épocas de lluvia y nortes la densidad de esta especie presentó un pulso estacional en el sistema lagunar (apéndice 1).

En la actualidad, las investigaciones realizadas de *Leptocheirus rhizophorae* son escasas y conformadas exclusivamente a su descripción y distribución geográfica en Cuba y Veracruz, México (Winfield y Ortiz, 1995), por lo que los hallazgos y análisis derivados de su ecología permitirán conocer los principales atributos bioecológicos de esta especie, paralelo con el conocimiento de los posibles mecanismos de dispersión en el Caribe y Golfo de México. Así, en el sistema lagunar de Alvarado, *L. rhizophorae* se caracterizó como especie rara (apéndice 3) y eurihalina, con un pulso estacional durante la temporada de

nortes (apéndice 1) y una distribución amplia en el sistema con mayor incidencia en la parte comprendida entre la Laguna de Tlalixcoyan y Río Acula (tabla 5), área con un constante recambio de partículas derivadas de la entrada continua de agua de los afluentes epicontinentales (fig. 1). Sus preferencias alimenticias sustentadas en ser una especie filtradora de partículas suspendidas (apéndice 4), permitieron su establecimiento en el área con mayor disponibilidad de éstas, a diferencia del resto del sistema.

La distribución de *Melita longisetosa* en el Golfo de México ha estado limitada al estuario de Apalachicola en la Florida, asociada a pastos marinos y pantanos donde la salinidad varía entre 11 y 33 ups (apéndice 4). El hallazgo de esta especie en el sistema lagunar de Alvarado extiende considerablemente su distribución hasta la parte occidental del Golfo de México (Ortiz y Winfield, 1995). Esta especie caracterizada como rara en el sistema lagunar de Alvarado (apéndice 3), se distribuyó en la laguna Buen País y laguna de Alvarado (apéndice 2) en el intervalo de 2.4 a 5.0 ups (oligohalino) (tabla 2). Sus características de ser de vida libre y herbívoro-micrófago en cuanto al menor tamaño de algas, epifitas, diatomeas y detrito, le facilitaron su habilidad de seleccionar un tipo de recurso en las superficies del sustrato y de la planta (tabla 14).

Gitanopsis laguna, caracterizada como rara, estacional y dominante en el plano espacial (apéndice 3) y con una amplia tolerancia a los cambios en salinidad, se distribuyó en todo el sistema lagunar (apéndice 2) con incrementos en su densidad en Camaronera y Punta Grande (tabla 5), así como en las temporadas de secas y principalmente durante lluvias (apéndice 1), cuando la producción de *R. maritima* se ve favorecida (fig. 5). Producto de sus hábitos ramoneadores sobre algas asociadas a praderas marinas y de vida libre (McKinney, 1978), estos organismos presentan una relación directa con estas fanerógamas al obtener espacios para refugio y disponibilidad de alimento (tabla 14).

Durante las últimas dos décadas, diversos autores (Zimmerman *et al.* 1977, 1979; Pires, 1980; Stoner, 1980^b; Barnard *et al.*, 1991; Duffy, 1990; Duffy y Hay, 1994; Cruz-Rivera y Hay, 1996) han realizado numerosas investigaciones sobre *Grandidierella bonnieroides*, *Leptochelia savignyi*, *Discapseudes holthuisi*, *Corophium louisianum*, *Gammarus mucronatus* y *Cassidinidea ovalis* en sistemas lagunar-estuarinos tropicales, derivadas de la amplia distribución, alta densidad, frecuencia, permanencia, movilidad, formación de madrigueras en forma de tubo y preferencias alimenticias.

La dominancia de *L. savignyi* en Boca Camaronera (apéndice 3), se justifica por el hecho de ser organismos con preferencia por aguas sublitorales y submareales, asociados a macroalgas y con hábitos tubícola-detritívoros, que ingresaron al sistema por corrientes marinas (Makkaveeva, 1992) para posteriormente distribuirse en la laguna Camaronera con los valores máximos en densidad (tabla 5). Consecutivamente, y a través del tiempo, esta población se pudo dispersar en todo el sistema lagunar con valores bajos en su densidad y caracterizada como rara y eurihalina (apéndice 3). Pires (1980) señala que el tipo de sustrato es fundamental para la distribución y establecimiento de *L. savignyi* en la zona litoral, particularmente en algas calcáreas donde la densidad y dominancia se favorecen.

Por su parte *G. bonnieroides*, especie eurihalina, filtradora y gregaria (apéndice 4), fue capaz de seleccionar activamente los sitios y áreas con alta densidad en *R. maritima* a fin de construir sus tubos en la superficie del sedimento principalmente, así como en la parte foliar cercana a la misma (Stoner, 1980^b). La particularidad de ser un consumidor micrófago, especializado en pequeñas partículas de detrito y diatomeas, le permite elegir sus recursos alimenticios disponibles en esta angiosperma acuática y establecerse en diferente estrato dentro de la misma. Así, esta especie dominante (apéndice 3) se distribuyó en todo el sistema lagunar con una mayor incidencia y densidad en los sitios con incrementos en biomasa de *R. maritima* (tablas 2 y 5), al encontrar espacios disponibles para su establecimiento, alimentación y reproducción.

Con el incremento en biomasa de *R. maritima* durante la época de lluvias se favoreció la densidad y biomasa de la población de *Discapseudes holthuisi* (apéndice 1), al disponer de espacios para refugio, reproducción, crianza y alimentación. Su distribución abarcó el sistema lagunar de Alvarado donde fue caracterizada como dominante y estacional con excepción de Boca Camaronera (apéndices 2 y 3). Una característica particular de esta especie estriba en el hecho de ser tubícola con cuidados parentales de parte de la madre dentro del mismo hasta que los organismos alcanzan el estadio juvenil (Fernández, 1989). Esto, aunado a su habilidad para establecerse en diferentes tipos de sedimentos (areno-lodosos) y sus hábitos alimenticios detritívoros y de microorganismos, permitió que dicha especie se distribuyera en el estrato sedimento-agua-rizomas en *R. maritima* del sistema lagunar (tabla 14). Fernández (*op. cit.*) sugiere que el establecimiento de la población de *D. holthuisi* en Alvarado está relacionado con la calidad y distribución espacio-temporal de detrito, escasa dispersión y hábitos tubícolas, competencia entre adultos, posibles barreras entre localidades, distribución heterogénea de pastos marinos y presencia de depredadores selectivos.

Corophium louisianum, *Gammarus mucronatus* y *Cassidinidea ovalis* constituyeron las especies con mayor densidad y biomasa en la comunidad de crustáceos peracáridos asociados a *R. maritima*. Su amplia distribución en el sistema lagunar (apéndice 2) presupone una amplia adaptabilidad al estrés ambiental generado por las variaciones en los parámetros fisicoquímicos, así como una alta dependencia con respecto a dichas praderas. Así, aunque estas tres especies dominaron conjuntamente en la asociación (apéndice 3), pudieron especializarse en un estrato particular y tipo de alimento, con base en sus preferencias alimenticias y la habilidad para desplazarse entre la cobertura foliar o la producción de una madriguera en forma de tubo (Bousfield, 1973; Ledoyer, 1986; Kensley y Schotte, 1989).

Corophium louisianum, caracterizada como especie eurihalina, residente, dominante y con amplia distribución en praderas de *R. maritima* del sistema de Alvarado (apéndice 2 y 3), presentó una relación directa con la biomasa de esta angiosperma acuática. Con el incremento en la complejidad arquitectónica en época de lluvias (fig. 5) se favoreció la actividad reproductiva de esta población, con el subsecuente aumento en su densidad desde julio hasta enero, aproximadamente (apéndice 1). Las adaptaciones propias de este organismo, sustentadas en el hecho de ser gregario, tubícola y detritívoro (apéndice 4), le han permitido hacer uso preferencial del estrato substrato-rizomas en praderas marinas

(tabla 14), a fin de producir sus madrigueras, aprovechar el recurso alimenticio y realizar actividades reproductivas.

La gran movilidad de *G. mucronatus* entre la cobertura foliar y su condición de ser una especie dominante, residente, eurihalina, generalista y macrófaga, con preferencias alimenticias de macroalgas, epífitas y grandes fragmentos de pastos en forma de detrito (apéndice 3; tabla 14), le permitieron aprovechar de manera eficiente el recurso alimenticio y de espacio brindado por la complejidad de *R. maritima*. Así, esta especie epibentónica presentó actividad reproductiva durante todo el año (apéndice 1) en los sitios con presencia de praderas marinas, con una mayor incidencia, densidad y biomasa en Camaronera, Buen País y Punta Grande (tablas 5 y 6) donde la biomasa de los pastos fue mayor (tabla 2). Particularmente, la habilidad de desplazamiento por parte de esta población fue aprovechada al circunscribirse en el estrato foliar con propósitos alimenticios, reproductivos y refugio contra variaciones climatológicas y posibles depredadores (Bousfield, 1973).

Cassidinidea ovalis, especie eurihalina y residente, fue caracterizada como dominante en los sitios de muestreo, a excepción de Camaronera (apéndice 3), Presentó una amplia distribución en el sistema lagunar con incrementos en su densidad y biomasa en Buen País y Punta Grande y una disminución en Camaronera (tabla 5), áreas que representan los valores máximos en biomasa de *R. maritima* (tabla 2). Su condición de ser organismo de vida libre, detritívoro y ramoneador de microalgas, le permitieron desplazarse en el sedimento y entre la parte foliar de los pastos en busca de recursos alimenticios y espacios disponibles para refugio y reproducción (tabla 14) (Kensley y Schotte, 1989).

2.4. Estructura de la asociación de crustáceos peracáridos

2.4.1. Riqueza de especies

La variación espacio-temporal de la riqueza específica, densidad y biomasa de las asociaciones de peracáridos en praderas marinas ha sido atribuida por algunos autores al gradiente de salinidad, patrones de crecimiento y biomasa de estas praderas (complejidad arquitectónica del hábitat), espacios disponibles para su establecimiento, disponibilidad de alimento, preferencias alimenticias, hábitos de vida libre o tubícola, pulsos reproductivos, interacción competitiva y protección contra depredadores (Heck y Wetstone, 1977; McBee y Brehm, 1979, 1982; den Hartog y van der Velde, 1988; Wellborn y Robinson, 1991; Mukai e Iijima, 1995; Peterson, 1997).

La composición de la asociación de crustáceos peracáridos en praderas de *R. maritima* presentó ciclos anuales recurrentes con un incremento durante la temporada de nortes y una disminución en secas y lluvias (fig. 17). Para esta asociación fue cuantificado un total de 11 especies, valores inferiores a los registrados por otros autores en diferentes praderas marinas (tabla 13). Esta disminución se atribuyó en parte a la forma de crecimiento de este pasto parvozostérico (tallos cilíndricos, hojas alternas y lineares de hasta 10.5 cm de largo y 0.4 a 1 cm de ancho) (Lot-Helgueras, 1991) y al incremento estacional de la biomasa de las praderas, concomitante con la dinámica ambiental derivada de la variación espacio-temporal de salinidad (barrera hidrodinámica), ingreso de corrientes marinas

(adición de especies marinas) y la influencia que ejercen los afluentes epicontinentales al proporcionar recursos alimenticios en forma de partículas suspendidas.

En el plano espacial, Punta Grande y Alvarado presentaron los máximos valores en la composición específica de la asociación de crustáceos peracáridos en el sistema lagunar, con 11 y 10 unidades, respectivamente, a diferencia de Boca Camaronera, Canal Buen País y Buen País con 9 especies y una disminución para Camaronera con 8 (tabla 11). Esta distinción fue atribuida a la presencia anual de vegetación sumergida, establecimiento temporal de densas masas de algas verdes filamentosas y algas rojas (García-Montes, 1989), influencia oligohalina del río Papaloapan y a las descargas derivadas de éste, con un incremento en la disponibilidad de diferentes recursos alimenticios, así como el ingreso de masas de agua derivadas del mar en temporada de nortes.

La parte sureste de la laguna de Alvarado, circunscrita entre la laguna de Tlalixcoyan y Río Acula y con influencia epicontinental directa (fig. 1), derivada de éstos y del río Papaloapan, favoreció el establecimiento de 10 especies al encontrar espacios y recursos alimenticios, a excepción de *Haustoris* sp. con afinidades marinas que ingresó al sistema en temporada de nortes.

El ingreso de corrientes marinas vía el canal de comunicación con el mar de la laguna Camaronera y la presencia de un gradiente de salinidad incluso hasta canal Buen País, ocasionó la incursión de especies con preferencia por la costa adyacente, así como su dispersión y establecimiento en estos dos sitios de transición (Boca Camaronera y Canal Buen País), no obstante la reducción de sus densidades y biomasa, producto de la disminución de *R. maritima*.

Particularmente para Camaronera, sitio con condiciones generalmente mesohalinas durante el año y sin influencia epicontinental de los afluentes Papaloapan, Acula, Limón y laguna de Tlalixcoyan, presentó los valores mínimos de riqueza específica (tabla 11) y una alta densidad y biomasa tanto de crustáceos peracáridos como de *R. maritima* (tablas 2, 5 y 6). Esta aparente discordancia entre incremento en complejidad arquitectónica de los pastos marinos y riqueza específica fue atribuida, por un lado, a la presencia de una barrera hidrodinámica con base al gradiente de salinidad que impidió la dispersión de especies oligohalinas (*Melita longisetosa*) en Laguna Camaronera, un patrón de distribución del flujo marino de Boca Camaronera hacia Canal Buen País con el impedimento de la dispersión y establecimiento de especies marinas (*Haustorius* sp.) en el área sureste y, por otro, la inexistencia de un recambio constante de partículas orgánicas e inorgánicas derivadas de los afluentes epicontinentales que conllevan a su utilización y aprovechamiento por diferentes especies.

Como se mencionó con antelación, el patrón básico de crecimiento de *R. maritima* constituyó, en parte, un factor limitante en cuanto al incremento de riqueza específica se refiere, comparativamente con otras especies de pastos marinos en nuestro país (Ibarra-Obando y Ríos, 1993). Así, el largo de la hoja para *Zostera marina* tiene hasta 120 cm, *Thalassia testudinum* de 10 a 60 cm, *Syringodium filiforme* de 10 a 30 cm, *Halodule* de 5 a 20 cm y *Halophila* de 1 a 3 cm (Ibarra-Obando y Ríos *op. cit.*). Estas diferencias en la

superficie de la hoja permiten el establecimiento, principalmente en *Zostera* y *Thalassia*, de un número mayor de especies de peracáridos al proporcionar mayor variedad de microhábitats (tabla 13).

Tabla 13. Síntesis de investigaciones publicadas sobre peracáridos asociados a pastos marinos en diferentes localidades.

Localidad	Pasto marino	Biomasa de Pasto marino	Densidad Peracáridos	Biomasa Peracáridos	s	H'	J'	Referencia
Carolina N	<i>Zostera marina</i>		6461* (A)		30	0-1.91	0-0.98	Nelson, 1979b
USA-MASS	<i>Z. marina</i>	0.25-1.63 ^	218-518 *		1-8			Nelson, 1980
Virginia	<i>Z. marina</i>	0.94 ^	538* (A)		1-4			Nelson, 1980
Florida	<i>Halodule wrightii</i>		910-9470 *		15			Nelson et al., 1982
Florida	<i>Syringodium</i>	141-320 **	640-1500 *	1.28-1.28 **	7-13			Stoner, 1980a
Florida	<i>Syringodium</i>	10-197 **	432-1524 *		5 (I)			Stoner, 1983
Colombia	<i>Thalassia</i>		(A)		7-11			Ortiz y Lemaitre, 1997
Este estudio	<i>Ruppia maritima</i>	588-4,369	557-3,825 (A) (I) (T)	12.8-72.3	11	1.7-2.8	0.5-0.9	Winfield, 1992

* $N \cdot m^{-2}$; ** $gms \cdot m^{-2}$; ^ $gms/0.0078 m^2$; A, anfipodos; I, isópodos; T, tanalidáceos; s, riqueza específica; H', diversidad; J', equitatividad.

2.4.2. Diversidad

La densidad específica y la importancia relativa de las especies se han fusionado con el propósito de entender el concepto de diversidad, el cual aumenta al incrementarse la densidad y la igualdad de importancia entre los miembros de la comunidad en un ecosistema determinado; por lo que para una comprensión de ésta, se requiere del análisis de la estructura de los nichos y la diversificación de las poblaciones integrantes (Pianka, 1983). Kikkawa (1986) señala que la organización de una comunidad y asociación puede estar descrita en tres dimensiones: biotopo (componentes abióticos y bióticos), complejidad (estructura trófica) y diversidad (contenido de información del gremio y patrones competitivos). Por lo que el análisis de las comunidades debe considerarse bajo estas dimensiones concomitantes con el grado de explotación del nicho, debido fundamentalmente a que las especies pueden substituirse unas a otras a lo largo de estas tres dimensiones y ocupar distintos microhábitats con una coexistencia en el mismo. La organización de la comunidad o asociación descrita revela el grado de estabilidad con una compartimentalización en la estructura de las cadenas alimenticias (Kikkawa, *op. cit.*).

Por otro lado, es posible concebir un espectro de diversidad en el tiempo, donde en cada una de las temporadas anuales, una comunidad o asociación puede manifestar una diversidad relativamente baja, pero la diversidad total, como una expresión de los individuos de las diferentes especies que han vivido durante todo el año, puede ser alta. Así, los valores de diversidad pueden fluctuar en el tiempo de manera gradual, debido a que los ecosistemas forzados o con estrés, generalmente se oponen a ulteriores disminuciones de la misma diversidad (Margalef, 1980).

En el sistema lagunar de Alvarado, la diversidad temporal presentó ciclos recurrentes anuales durante el estudio, al comienzo de una perturbación registrada tanto en época de nortes como de lluvia se presentó una disminución en el número de especies y de individuos, para posteriormente estabilizarse el sistema y alcanzar al final de cada época el máximo de especies y de individuos (fig. 21). Así, esta diversidad en el plano temporal se encontró regulada por la riqueza específica y la equitatividad durante cada temporada anual. Los incrementos en H' , J' y s durante la época de nortes se atribuyeron, por un lado, al ingreso de especies al sistema con una presencia de todo el elenco faunístico y, por otro, a la disminución en la densidad de las especies dominantes.

Con el decremento en la biomasa de *R. maritima* y la disminución en el presupuesto de partículas orgánicas e inorgánicas durante esta temporada, las especies residentes controlan sus actividades reproductivas por debajo de la capacidad de carga de las praderas marinas. Contrariamente a lo ocurrido en época de lluvias, donde la capacidad de carga del hábitat favoreció el incremento en la densidad y actividades reproductivas de las especies residentes derivado del aumento en la complejidad arquitectónica y la disponibilidad de los recursos alimenticios.

En el plano espacial se considera que la diversidad debe estar correlacionada a la variabilidad ambiental de cada ecosistema; en ambientes estables con una larga historia y una estructura compleja, las comunidades deben ser más diversas a diferencia de las establecidas en ambientes con grandes fluctuaciones en los parámetros ambientales y una estructura espacial menos compleja. Estos patrones de relación han sido repetidos con frecuencia por diferentes autores (Margalef, 1968, 1980; Sanders, 1969; Grassle y Grassle, 1974; May, 1975; Odum *et al.*, 1975; Verhoeven, 1980). En un estudio desarrollado por Abele (1974) sobre la diversidad de crustáceos bentónicos del Golfo de México y Mar Caribe registró los siguientes valores expresados en bits: playa arenosa, 1.03 a 2.04; playa areno-fangosa, 2.14; pradera de *Spartina*, 2.41; mangle, 3.20 a 3.70; escolleras, 4.10; arrecifes de coral, 4.24 a 4.79.

La dominancia local de unas u otras especies actúa como un parámetro que incide en la diversidad; así, esta diversidad debe considerarse como una magnitud expresada en forma de espectro y proporciona información sobre la distribución e importancia de las formas de interacción entre las especies y su medio (Margalef, 1980).

La asociación de crustáceos peracáridos en praderas de *Ruppia maritima* del sistema lagunar de Alvarado, presentó una baja diversidad espacial atribuida a la dominancia de pocas especies (*C. ovalis*, *G. mucronatus*, *C. louisianum* y *D. holthuisi*) (fig. 18, tabla 8), al patrón y estructuras de crecimiento de estas praderas marinas (fig. 26) y a las variaciones en las condiciones ambientales prevalecientes en cada área. Margalef (1980) menciona que los ecosistemas forzados o sometidos a un estrés continuo y con un flujo de energía cinética intensa presentan valores bajos de diversidad. Dicha diversidad en un ecosistema disminuirá como resultado de la interacción entre las especies, al ocasionar que algunas de ellas con menor tasa reproductiva y menor densidad puedan desaparecer, principalmente cuando el ambiente cambia frecuentemente.

Sin embargo, en el sistema lagunar de Alvarado, particularmente en Boca Camaronera y Alvarado, con un flujo de energía cinética intenso derivado del intercambio entre masas de agua y aportes epicontinentales, los índices de diversidad y equitatividad de la asociación de peracáridos presentaron los valores máximos, como producto de la autorregulación en la densidad poblacional de las especies dominantes por debajo de la capacidad de carga de las praderas y el ingreso de especies vía las corrientes marinas, así como la presencia, particularmente en Alvarado, de recursos orgánicos e inorgánicos derivados de Tlalixcoyan, Acula y Papaloapan y con ello, un mayor espectro en el uso de estos recursos y el establecimiento del componente faunístico, a excepción de *Haustorius* sp.

La disminución en la diversidad en los sitios con mayor biomasa y complejidad arquitectónica de *R. maritima* localizados en la parte media de la barra interna, laguna de Buen País y parte sureste de la laguna Camaronera, se atribuyeron a la dominancia de las especies de peracáridos con mayor densidad y biomasa de la comunidad: *G. mucronatus*, *C. ovals*, *C. louisianum*, *D. holthuisi* y *G. bonnieroides*, las que en turno utilizaron diferente tipo de recurso alimenticio, compartimentalizadas en diferentes estratos en el componente vertical de las praderas marinas (fig. 26).

2.5. Formación de grupos y utilización del espacio

Se han realizado investigaciones relacionadas con la organización de las comunidades y asociaciones bentónicas en ecosistemas lagunar-estuarinos con base en la disponibilidad de alimento, estructura alimenticia, hábitos, estrategias e historias de vida, dominancia, reemplazo de especies y estabilidad (Grassle y Sanders, 1973; McCall, 1977; Santos y Simon, 1980; Gray 1981; Thistle, 1981; Zajac y Whitlach, 1982^b; Knox, 1986); por lo que consideran de vital importancia las estructuras y formas de captura del alimento por parte de los organismos que han desarrollado y perfeccionado en el transcurso del proceso evolutivo, conjuntamente con la presión competitiva que ejercen otras especies. Así, la vegetación sumergida en sistemas costeros aporta un espectro de recursos alimenticios para las asociaciones de crustáceos establecidas en ellas: macro y microalgas epífitas, algas calcáreas-coralinas, diatomeas, formas filamentosas microscópicas, bacterias y detrito (van Montfrans *et al.*, 1984).

Particularmente para la asociación de crustáceos peracáridos en praderas marinas, diferentes autores han analizado que la organización de sus componentes se encuentra sustentada en gran medida en la disponibilidad, origen y tipo de alimento, hábitos y preferencias alimenticias, división de recursos, conductas tubícolas y de vida libre, establecimiento en diferente estrato, estrategias de vida y competencia (Edgar, 1990; Ciavatti *et al.*, 1993; Edgar y Aoki, 1993; Neckles *et al.*, 1994; Brearley y Walker, 1995; Stoner *et al.*, 1995; Gaston *et al.*, 1995; Thom *et al.*, 1995; Dixon y Moore, 1997; Jernakoff y Nielsen, 1997).

En el sistema lagunar de Alvarado, la asociación de crustáceos peracáridos en *R. maritima* presentó una serie de agrupamientos (figs. 24, 25), derivados de sus valores en densidad y dominancia, preferencias alimenticias, hábitos de vida libre o móvil y

establecimiento diferencial en un estrato de la fanerógama. Así, y con base en los análisis de similitud y la información recopilada por diferentes autores (Bousfield, 1973; Zimmerman *et al.*, 1977, 1979; Pires, 1980; Stoner, 1980^b; Margalef, 1980; Kensley y Schotte, 1989; Duffy, 1990; Barnard y Karaman, 1991; Barnard *et al.*, 1991; Duffy y Hay, 1994; Cruz-Rivera y Hay, 1996), se diseñó un modelo con el fin de proporcionar una explicación del grado en el cual las especies de peracáridos utilizaron el espacio multidimensional derivado de sus adaptaciones morfofisiológicas, hábitos tubícolas y de vida libre, preferencias alimenticias y su establecimiento en diferentes estratos de *R. maritima* (tabla 14, figs. 26, 27).

Tabla 14. Agrupamientos, características, hábitos de vida, espectro alimenticio y estrato preferencial de las especies de crustáceos peracáridos asociados a *Ruppia maritima*, Alvarado, Veracruz.

Agrupamientos	Características de especies.	Hábitos de vida	Espectro alimenticio	Estrato preferencial (<i>R. maritima</i>)
I				
<i>C. ovalis</i>	Eurihalino R. D.	Vida libre, Micrófago y Detritívoro	Microalgas y detrito	Follar y superficie del sedimento
<i>G. mucronatus</i>	Eurihalino R. D.	Vida libre, Macrófago	Macroalgas, epifitas, fragmentos de pasto como detrito	Follar
II				
<i>L. savignyi</i>	Eurihalino, R. aguas submareales	Tubícola, Filtrador	Detritívoro	Superficie del sedimento
<i>D. holthuisi</i>	Eurihalino R. D.	Tubícola, Filtrador, Gregario	Detritívoro, microorganismos	Superficie de sedimentos arenos- lodosos
<i>C. louisianum</i>	Eurihalino R.D.	Tubícola, Filtrador, Excavador.	Detritívoro	Superficie del sedimento y raíces
<i>G. bonnieroides</i>	Eurihalino R.	Tubícola, Excavador, Vida libre, Filtrador, Micrófago	Partículas finas de detrito y diatomeas	Follar y superficie del sedimento
III				
<i>M. longicaetosa</i>	Oligohalino R.	Vida libre, Micrófago	Microalgas, diatomeas y detrito.	Follar y superficie del sedimento
<i>L. rhizophorae</i>	Eurihalino V-E.	Vida libre-Filtrador	Partículas suspendidas	Superficie del sedimento
<i>C. berthophilus</i>	Eurihalino V-E.	Tubícola-Filtrador	Partículas finas de detrito	Fase sedimento-agua
IV				
<i>G. laguna</i>	Eurihalino R.	Vida libre, Herbívoro	Algas asociadas a parte follar	Follar
V				
<i>Haustorius sp.</i>	Intermareal R-O.	Vida libre-Filtrador	Partículas finas	Substrato arenoso, areno-lodoso

R, residente; D, dominante; V-E, visitante estacional; R-O, raro ocasional.

Las especies de peracáridos con hábitos de vida libre, micrófagas y con preferencias detritívoras presentaron una mayor proporción en la comunidad, a diferencia de las tubícolas y macrófagas-herbívoras. Margalef (1980) menciona el establecimiento de un tipo automático de alimentación por parte de los organismos micrófagos menos activos, basado en la captura y utilización indiscriminada de una gran cantidad de material que está a su alcance inmediato en pequeñas porciones, a diferencia de los organismos macrófagos con

una selección de su alimento de manera activa y un desplazamiento en ambientes heterogéneos. En general, menciona el autor que las especies macrófagas presentan tendencia a ser estenófagas, es decir, están más especializadas alimentariamente que las micrófagas con preferencias eurífagas, por lo que en la naturaleza no es raro encontrar asociadas diversas especies macrófagas, próximas entre sí, pero con una estricta segregación alimentaria.

Por otro lado, la mayor proporción de especies detritívoras establecidas en el estrato sedimento-parte basal de la planta, se atribuyó a que el detrito fue un recurso alimenticio con abundancia y presupuesto frecuente en el sistema lagunar-estuarino, derivado principalmente de la degradación de material vegetal proveniente de los mangles, pastos marinos y aguas epicontinentales. Este recurso constituye un eslabón importante en las cadenas tróficas, ya sea por el consumo de organismos que lo ingieren o por la ingestión directa del complejo orgánico (Tresher *et al.*, 1992). Asimismo, esta vía detritica soporta las principales mallas tróficas de los ecosistemas costeros con una eficiencia de la conversión del detrito por los organismos microheterótrofos y su disposición del recurso por organismos más grandes (Chávez, 1998).

La asociación de crustáceos peracáridos en praderas de *R. maritima* en el sistema lagunar de Alvarado se encontró compartimentalizada en los diferentes estratos proporcionados por los pastos marinos. Dicha asociación, como se mencionó con antelación, se encontró dominada por *Gammarus mucronatus*, *Cassidinidea ovalis*, *Corophium louisianum* y *Discapseudes holthuisi* con base en sus valores de densidad y biomasa, las que en turno se establecieron en diferentes microhábitats con una división en sus tipos de alimento. En la parte foliar prevalecieron *G. mucronatus* y *C. ovalis* con diferentes preferencias alimenticias, contrariamente a *C. louisianum* y *D. holthuisi*, quienes ocuparon el estrato sedimento-raíz-rizoma (fig. 26).

Cassidinidea ovalis y *G. mucronatus*, especies residentes y eurihalinas, dominaron sobre el resto de la comunidad con los máximos valores en densidad del sistema lagunar. Su habilidad de ser organismos de vida libre les permitió establecerse y desplazarse de manera activa en el estrato foliar producido por *R. maritima*. No obstante la ocupación de estas dos especies en el mismo estrato, sus diferencias en cuanto al espectro alimenticio (*C. ovalis*, micrófaga y *G. mucronatus*, macrófago) les permitieron coexistir en el mismo espacio con una selectividad en diferente tipo de alimento: microalgas-detrito (*C. ovalis*) y macroalgas, epífitas y fragmentos de pastos marinos (*G. mucronatus*).

Así, el género de vida más activo que busca el recurso alimenticio en un hábitat determinado contempla diversas ventajas complementarias: mayor control del ambiente y escape a las consecuencias de las fluctuaciones locales en la cantidad de alimento (Margalef, 1980), concomitante a la estabilización de la población con una disminución en su multiplicación derivada de las fluctuaciones en la complejidad arquitectónica de pastos marinos (Duffy y Hay, 1994), como lo ocurrido en estas poblaciones.



Figure 26. Establecimiento de peracáridos dominantes en *Rupplea maritima*

El grupo formado por *Leptochelia savignyi*, *Discapseudes holthuisi*, *Corophium louisianum* y *Grandidierella bonnieroides*, caracterizado por ser organismos residentes, eurihalinos, micrófagos, tubícolas y detritívoros, ocupó el espacio circunscrito a las capas superficiales del sedimento, con una dominancia de *C. louisianum* (figs. 26 y 27). La competencia derivada por el mismo recurso alimenticio por parte de estas poblaciones indujo a una segregación y distribución, en ocasiones muy característica, de algunas de éstas, conjuntamente con una especificidad en el espectro alimenticio dentro del sedimento. Así, *C. louisianum*, especie dominante dentro en este estrato, utilizó el detrito de manera eurífaga, es decir, una amplitud en el aprovechamiento no diferencial de los compuestos orgánicos dentro de éste.

Los hábitos gregarios con cuidados parentales, así como ser una especie residente, tubícola y filtradora de detrito y microorganismos, permitieron a *D. holthuisi* establecerse en el estrato sedimento-parte basal de la planta (fig. 26) en los sitios con mayor producción de *R. maritima* y disponibilidad de los recursos. Por su parte, *L. savignyi*, con afinidades en aguas sublitorales y submareales, presentó una dominancia en la parte circunscrita a la boca de comunicación con el mar y parte de la laguna Camaronera, en las cuales aprovechó de manera eficiente el recurso de detrito en el mismo estrato que las anteriores. Particularmente *G. bonnieroides*, especie residente y facultativa, aprovechó tanto la parte foliar de las praderas marinas como el sedimento con el propósito de producir sus madrigueras en forma de tubo a efecto de alimentarse en ambos estratos (fig. 27). Su adaptabilidad para desplazarse y establecerse en los diferentes microhábitats de los pastos marinos le permitieron seleccionar tanto diatomeas como partículas finas de detrito.

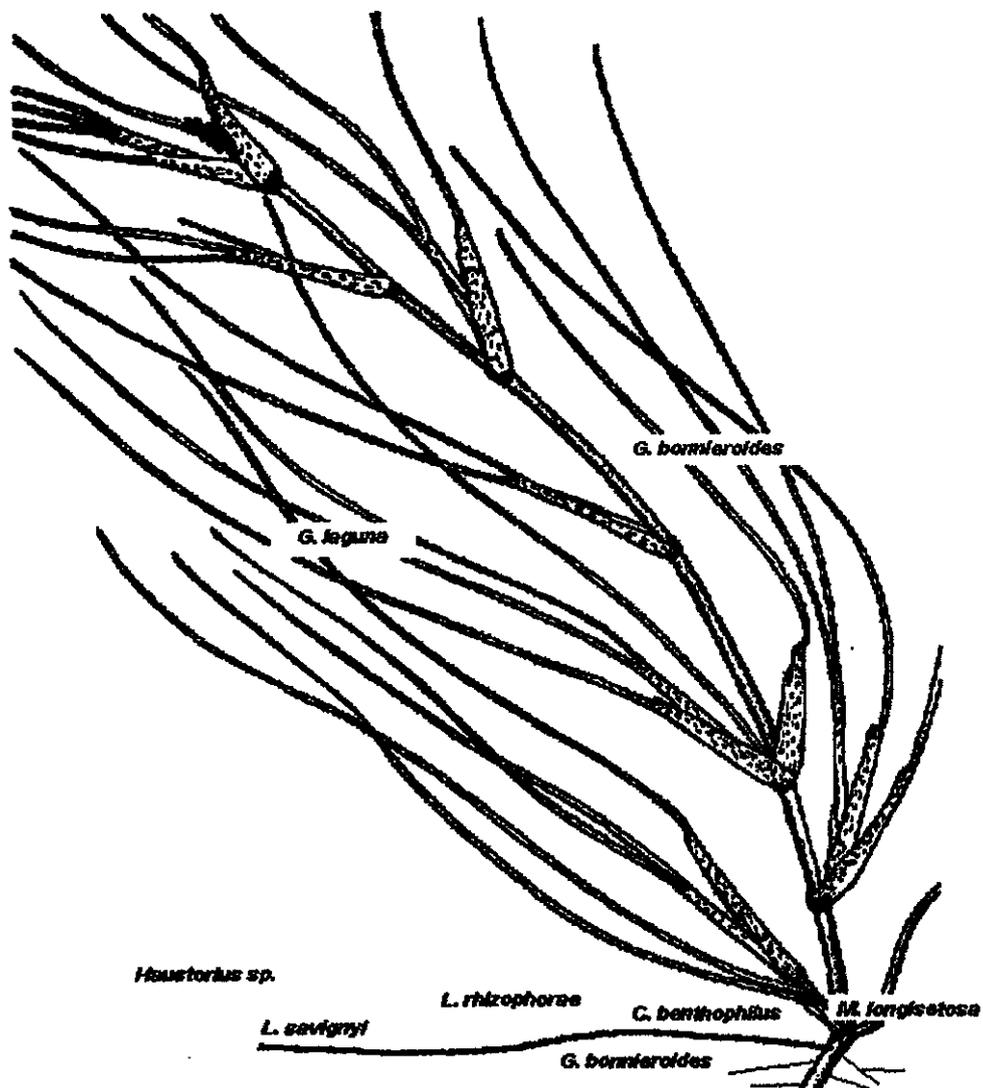


Figura 27. Establecimiento de peracáridos en diferentes estratos de *Ruppia maritima*

Las demás especies del componente faunístico fueron agrupadas en tres unidades, conformadas por: *Melita longisetosa*, *Leptocheirus rhizophorae* y *Cerapus benthophilus*; *Gitanopsis laguna* y, finalmente *Haustorius* sp., las cuales presentaron valores bajos de densidad y biomasa y una distribución particular en el sistema lagunar y en diferentes estratos de *R. maritima*. *L. rhizophorae* y *C. benthophilus*, especies visitantes estacionales, se establecieron en la superficie del sedimento (fig. 27) con una diferenciación en cuanto a sus hábitos de vida y espectro alimenticio: *L. rhizophorae*, filtrador de partículas suspendidas y de vida libre y *C. benthophilus*, tubícola y filtrador de partículas finas de detrito.

Por su parte, las especies de vida libre con alimentación basada en la herbivoría fueron *G. laguna* y *M. longisetosa*, las que ocuparon el estrato foliar (fig. 27) con una utilización diferencial del recurso alimenticio. Así, y como producto de sus afinidades oligohalinas, *M. longisetosa* se distribuyó en las lagunas de Buen País y Alvarado con preferencias alimenticias en microalgas, diatomeas y detrito y una adaptabilidad para desplazarse tanto en las hojas como en la superficie del sedimento. Por su parte *G. laguna* se distribuyó en todo el sistema lagunar derivado de su amplia tolerancia a los gradientes de salinidad con un establecimiento en la parte foliar, donde se alimentó de algas epifitas. Finalmente *Haustorius* sp., con afinidades en aguas intermareales, se estableció como especie rara en la superficie de los substratos arenosos y areno-lodosos con influencia de agua marina, producto de la influencia de la plataforma adyacente. Esta especie filtradora y de vida libre utilizó las partículas finas en suspensión y depositadas en el substrato.

2.6. Comparación latitudinal

La epifauna asociada a praderas marinas constituye un elemento comunitario distribuido en un amplio rango de latitudes. Así, la diversidad de algunas taxa ha sido comparada a lo largo de gradientes latitudinales en los que se observa un decremento en diversidad con el incremento en latitud. Estos patrones han sido explicados en parte, a que en latitudes tropicales y subtropicales existen más hábitats con una mayor especialización de las especies en sus estrategias de vida y una división de los recursos alimenticios (Pianka, 1983).

Durante las últimas dos décadas se han producido pocas investigaciones con el propósito de reconocer los posibles patrones latitudinales de los diferentes taxa de peracáridos asociados a pastos marinos. Diferentes hipótesis se han propuesto para explicar la relación entre latitud y el efecto que ejerce la depredación, competencia, productividad primaria, estructura del hábitat y estabilidad y determinar la variación en la organización de estos sistemas biológicos. Sin embargo, las diferencias en cuanto a tipos de hábitats particulares conllevan aspectos de mayor interés, pues reflejan la división en compartimientos del espacio disponible así como una evolución en las estrategias de vida de las especies.

Virnstein *et al.* (1984), encontraron que la diversidad de anfípodos se incrementa significativamente con el decremento en latitud, mientras que los isópodos y peces mostraron relaciones no significativas. Dicha diversidad estuvo correlacionada con la

biomasa de pastos marinos en el rango de latitud; sin embargo, la densidad de los mismos no mostró patrón alguno desde Nueva Escocia a la Florida, atribuida a la dinámica de cada ecosistema. Al realizar un análisis entre el número de especies de anfípodos en pastos marinos en diferentes latitudes, Nelson (1995) demostró la inexistencia de diferencias significativas entre la diversidad de este grupo con respecto al gradiente latitudinal; asimismo, puntualizó que la depredación por parte de peces puede ser un mecanismo que regule los cambios en la composición específica de las asociaciones. Virnstein (1995) señaló que existe una diversidad baja de anfípodos e isópodos debido al poco reclutamiento, baja capacidad de dispersión y ausencia de estadios planctónicos.

Particularmente para las asociaciones de crustáceos peracáridos en praderas marinas y con base en la comparación de los valores de densidad y riqueza de especies registrados en diferentes latitudes (tabla 18), se pudo notar la ausencia de un patrón que constatará el incremento en diversidad y riqueza de especies conforme decrece la latitud. Esta aparente discordancia se pudo atribuir en primer lugar, a la carencia de investigaciones sistematizadas, y en segundo, a que los cambios en los pulsos estacionales de densidad, riqueza de especies, diversidad y equitatividad de la comunidad de peracáridos se atribuyó a la dinámica ambiental propia del área, complejidad arquitectónica de las praderas marinas, reclutamiento e ingreso de especies al ecosistema, habilidad de desplazamiento de las especies, así como un espectro amplio en el tipo y disponibilidad del recurso alimenticio.

X. CONCLUSIONES

El sistema lagunar de Alvarado, Veracruz presentó una marcada estacionalidad y heterogeneidad con base en la dinámica de los parámetros de profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *Ruppia maritima* con una diferenciación de tres temporadas: secas, lluvias y nortes.

Temporada de secas, donde sólo la parte sureste del sistema recibió influencia de aguas epicontinentales derivadas de los ríos Blanco y Papaloapan, se observó un incremento en temperatura, tasa de evaporación y disminución de los aportes epicontinentales. En esta temporada la salinidad aumentó hasta condiciones mesohalinas. La biomasa de *R. maritima* se favoreció en la laguna de Alvarado, particularmente en la barra interna y parte sureste, donde las condiciones oligohalinas prevalecieron vía la influencia del río Papaloapan.

Temporada de lluvias con un incremento en la profundidad, principalmente en la laguna de Alvarado, y descenso marcado en salinidad hasta condiciones limnéticas, tanto por los afluentes epicontinentales como por las fuertes precipitaciones ocurridas en el área. La disminución en salinidad e incremento en la profundidad del sistema lagunar ocasionaron que la biomasa de *R. maritima* se incrementara.

En temporada de nortes existieron precipitaciones, descenso en la temperatura y profundidad y una turbulencia constante derivada de los vientos. Con la incursión de corrientes marinas vía la boca de comunicación con el mar en la laguna Camaronera existieron condiciones mesohalinas hasta la laguna Buen País. En esta temporada los pastos de *R. maritima* se ven afectados por el efecto de "poda".

biomasa de pastos marinos en el rango de latitud; sin embargo, la densidad de los mismos no mostró patrón alguno desde Nueva Escocia a la Florida, atribuida a la dinámica de cada ecosistema. Al realizar un análisis entre el número de especies de anfipodos en pastos marinos en diferentes latitudes, Nelson (1995) demostró la inexistencia de diferencias significativas entre la diversidad de este grupo con respecto al gradiente latitudinal; asimismo, puntualizó que la depredación por parte de peces puede ser un mecanismo que regule los cambios en la composición específica de las asociaciones. Virnstein (1995) señaló que existe una diversidad baja de anfipodos e isópodos debido al poco reclutamiento, baja capacidad de dispersión y ausencia de estadios planctónicos.

Particularmente para las asociaciones de crustáceos peracáridos en praderas marinas y con base en la comparación de los valores de densidad y riqueza de especies registrados en diferentes latitudes (tabla 18), se pudo notar la ausencia de un patrón que constatará el incremento en diversidad y riqueza de especies conforme decrece la latitud. Esta aparente discordancia se pudo atribuir en primer lugar, a la carencia de investigaciones sistematizadas, y en segundo, a que los cambios en los pulsos estacionales de densidad, riqueza de especies, diversidad y equitatividad de la comunidad de peracáridos se atribuyó a la dinámica ambiental propia del área, complejidad arquitectónica de las praderas marinas, reclutamiento e ingreso de especies al ecosistema, habilidad de desplazamiento de las especies, así como un espectro amplio en el tipo y disponibilidad del recurso alimenticio.

X. CONCLUSIONES

El sistema lagunar de Alvarado, Veracruz presentó una marcada estacionalidad y heterogeneidad con base en la dinámica de los parámetros de profundidad, temperatura, salinidad y biomasa de *Ruppia maritima* con una diferenciación de tres temporadas: secas, lluvias y nortes.

Temporada de secas, donde sólo la parte sureste del sistema recibió influencia de aguas epicontinentales derivadas de los ríos Blanco y Papaloapan, se observó un incremento en temperatura, tasa de evaporación y disminución de los aportes epicontinentales. En esta temporada la salinidad aumentó hasta condiciones mesohalinas. La biomasa de *R. maritima* se favoreció en la laguna de Alvarado, particularmente en la barra interna y parte sureste, donde las condiciones oligohalinas prevalecieron vía la influencia del río Papaloapan.

Temporada de lluvias con un incremento en la profundidad, principalmente en la laguna de Alvarado, y descenso marcado en salinidad hasta condiciones limnéticas, tanto por los afluentes epicontinentales como por las fuertes precipitaciones ocurridas en el área. La disminución en salinidad e incremento en la profundidad del sistema lagunar ocasionaron que la biomasa de *R. maritima* se incrementara.

En temporada de nortes existieron precipitaciones, descenso en la temperatura y profundidad y una turbulencia constante derivada de los vientos. Con la incursión de corrientes marinas vía la boca de comunicación con el mar en la laguna Camaronera existieron condiciones mesohalinas hasta la laguna Buen País. En esta temporada los pastos de *R. maritima* se ven afectados por el efecto de "poda".

En el sistema lagunar de Alvarado el patrón hidrológico se estableció con base en las condiciones climatológicas en cada temporada, la influencia de las bocas de comunicación con el mar, el caudal de los ríos Papaloapan, Acula y Limón y la batimetría del sistema. Como producto de estos patrones, la salinidad superficial presentó características oligohalinas, no obstante que en la temporada de secas pueda comportarse como mesohalino, principalmente en la boca de comunicación artificial en la laguna Camaronera.

Los sitios denominados Camaronera, Punta Grande y Buen País, con mayor estabilidad ambiental en cuanto a perturbaciones hidrológicas y energía cinética se refiere, constituyeron los sitios con las mayores densidades de *R. maritima*, a diferencia de Boca Camaronera, Alvarado y Canal Buen País, con un mayor transporte, circulación, mezcla del flujo marino y dulceacuicola, perturbaciones mecánicas y tipos de sedimento, donde la biomasa de estas praderas disminuyó.

La variación en densidad y biomasa de la asociación de crustáceos peracáridos en *Ruppia maritima* del sistema lagunar de Alvarado presentó ciclos anuales recurrentes, correlacionados de manera significativa con la biomasa de esta fanerógama y, secundariamente, por la salinidad superficial y profundidad. Con el inicio de la temporada de lluvias y la dinámica ambiental derivada de ésta (disminución de salinidad, incremento en aportes epicontinentales y profundidad), la densidad y biomasa de estos crustáceos se favorecieron al incrementarse la producción de biomasa de las praderas; a diferencia de la temporada de nortes y secas donde decrece la densidad de peracáridos, producto de la disminución en la cobertura foliar de *R. maritima* y un aumento en la salinidad del sistema.

La densidad y biomasa de crustáceos peracáridos en el plano espacial estuvo determinada por la distribución y biomasa de las angiospermas acuáticas. Camaronera, Buen País y Punta Grande, sitios con mayor producción de *R. maritima*, se presentaron los máximos incrementos en densidad y biomasa de esta asociación faunística. Tal consideración se atribuyó al hecho de que los pastos marinos brindan un espacio preferencial para el establecimiento de organismos epibentónicos al proporcionar un incremento en hábitats para refugio, reproducción, crianza y alimentación.

Por otro lado, Boca Camaronera, Canal Buen País y Alvarado, con mayor dinámica ambiental en cuanto al intercambio de agua marina y dulceacuicola se refiere, presentaron los valores menores en densidad y biomasa de peracáridos, debido fundamentalmente a la reducción en biomasa de *R. maritima*, producto de los gradientes ambientales y la energía cinética en cada una de las temporadas.

La asociación de crustáceos peracáridos en *R. maritima* en el sistema lagunar de Alvarado se encontró dominada por *Gammarus mucronatus*, *Cassidinidea ovalis*, *Corophium louisianum* y *Discapseudes holthuisi*.

La distribución, presencia y permanencia de todas las especies del elenco faunístico estuvo determinada básicamente por la variación en la biomasa de los pastos acuáticos, disponibilidad, actividad y estrategias alimenticias, pulsos reproductivos, efectos conductuales y competencia interespecífica, concomitante con la influencia de las corrientes marinas y el ingreso de especies hacia el sistema lagunar. Así, las especies con hábitos de vida libre, micrófagas y con preferencias detritívoras presentaron una mayor proporción en la asociación, a diferencia de las tubícolas y macrófagas-herbívoras. Por otro lado, la mayor proporción de especies detritívoras se atribuyó a que el detrito fue un recurso alimenticio con abundancia y presupuesto frecuente en el sistema.

Haustorius sp., género limnívoro, intermareal y raro, ingresó al sistema lagunar por efecto de las corrientes marinas durante la época de nortes, con una distribución en Boca Camaronera y Punta Grande. *Cerapus benthophilus*, especie tubícola y eurihalina, se distribuyó de manera constante en la parte media de la barra interna de la Laguna de Alvarado con un incremento en su densidad, particularmente en época de lluvias cuando la biomasa de *R. maritima* se incrementó. La habilidad para diferenciar y aprovechar partículas finas de detrito en Punta Grande y Alvarado, le permitieron a esta especie su establecimiento en laguna de Alvarado y una limitación en la laguna Buen País y Camaronera.

Leptocheirus rhizophorae se caracterizó como especie rara en el sistema, con una mayor incidencia en la parte comprendida entre la Laguna de Tlalixcoyan y Río Acula, área con un constante recambio de partículas derivadas de la entrada continua de agua de los afluentes epicontinentales. *Melita longisetosa*, especie común en sistemas lagunar-estuarinos en el Golfo de México, se distribuyó en las áreas con condiciones principalmente oligohalinas. Sus características de ser herbívoro-micrófago en cuanto a algas, epifitas, diatomeas y detrito, le permitieron seleccionar un tipo de recurso en las superficies del substrato y del estrato foliar.

Gitanopsis laguna, especie eurihalina con una amplia tolerancia a los cambios en salinidad, se distribuyó en todo el sistema lagunar con incrementos en su densidad en las temporadas de secas y principalmente durante lluvias, cuando la producción de *R. maritima* se ve favorecida. Producto de sus hábitos ramoneadores sobre algas asociadas a praderas marinas y de vida libre, estos organismos presentan una relación directa con estas fanerógamas al obtener espacios para refugio y disponibilidad de alimento.

La distribución y dominancia espacio-temporal de *Leptochelia savignyi* en Boca Camaronera y Camaronera, se justifica por el hecho de ser organismos con preferencia por aguas sublitorales y submareales, asociados a macroalgas y con hábitos tubícola-detritívoros, que ingresaron al sistema por corrientes marinas. Por su parte *Grandidierella bonnieroides*, especie eurihalina, filtradora y gregaria, fue capaz de seleccionar activamente los sitios y áreas con alta densidad de *R. maritima* a fin de construir sus tubos en la superficie del sedimento principalmente, así como en la parte foliar. La particularidad de ser un consumidor micrófago, especializado en pequeñas partículas de detrito y diatomeas, le permitieron elegir sus recursos alimenticios disponibles en las praderas marinas y establecerse en diferente estrato.

Con el incremento en biomasa de pastos marinos durante la época de lluvias se favoreció la densidad y biomasa de la población de *Discapseudes holthuisi*, al encontrar espacios disponibles para refugio, reproducción, crianza y alimentación. Una característica particular de esta especie estriba en el hecho de ser tubícola con cuidados parentales de parte de la madre, esto, aunado a su habilidad para establecerse en diferentes tipos de sedimentos (areno-lodosos) y sus hábitos alimenticios detritívoros y de microorganismos, permitió que dicha especie se distribuyera en el estrato sedimento-agua-rizomas en las praderas marinas.

Corophium louisianum, caracterizada como especie eurihalina, residente, dominante y con amplia distribución presentó una relación directa con la biomasa de *R. maritima*. Con el incremento en la complejidad arquitectónica en época de lluvias, se favoreció la actividad reproductiva de esta población con el subsecuente aumento en su densidad desde julio hasta enero aproximadamente. Las adaptaciones propias de estos organismos, sustentadas en el hecho de ser tubícolas y detritívoros, le permitieron hacer uso preferencial del estrato substrato-rizomas, a fin de producir sus madrigueras, aprovechar el recurso alimenticio y realizar actividades reproductivas.

La gran movilidad de *Gammarus mucronatus* entre la cobertura foliar y su condición de ser una especie eurihalina, generalista y macrófaga, con preferencias alimenticias de macroalgas, epífitas y grandes fragmentos de pastos en forma de detrito, le permitieron aprovechar de manera eficiente el recurso de alimento y espacio brindado por la complejidad en *R. maritima*. Así, esta especie epibentónica presentó actividad reproductiva en todo el año, con una mayor incidencia en Camaronera, Buen País y Alvarado, donde la biomasa de pastos se incrementó. Particularmente, la habilidad de desplazamiento por parte de esta población fue aprovechada al circunscribirse en el estrato foliar con propósitos alimenticios, reproductivos y refugio contra variaciones climatológicas y posibles depredadores.

Cassinidea ovalis, especie eurihalina, residente y dominante en la comunidad de peracáridos, presentó una amplia distribución en el sistema lagunar donde la presencia de *R. maritima* fue registrada principalmente en los sitios con mayor complejidad arquitectónica, como Buen País, Punta Grande y Camaronera. Su condición de ser organismo de vida libre, detritívoro principalmente y ramoneador de microalgas, le permitió desplazarse en el sedimento y entre la parte foliar de los pastos marinos en busca de recursos alimenticios y espacios disponibles para refugio y reproducción.

En el sistema lagunar de Alvarado la diversidad temporal presentó ciclos recurrentes durante el ciclo bianual de estudio. Esta diversidad estacional se encontró regulada por la riqueza específica y la equitatividad durante cada temporada. Los incrementos en H' , J' y s durante la época de nortes se atribuyeron, por un lado al ingreso de especies al sistema con una presencia de todo el elenco faunístico y, por otro, a la disminución en la densidad de las especies dominantes. Con el decremento en la biomasa de *R. maritima* y la disminución en el presupuesto de partículas orgánicas e inorgánicas durante esta época, las especies residentes controlan sus actividades reproductivas por debajo de la capacidad de carga de las praderas marinas. En época de lluvias la capacidad de carga del hábitat favoreció el

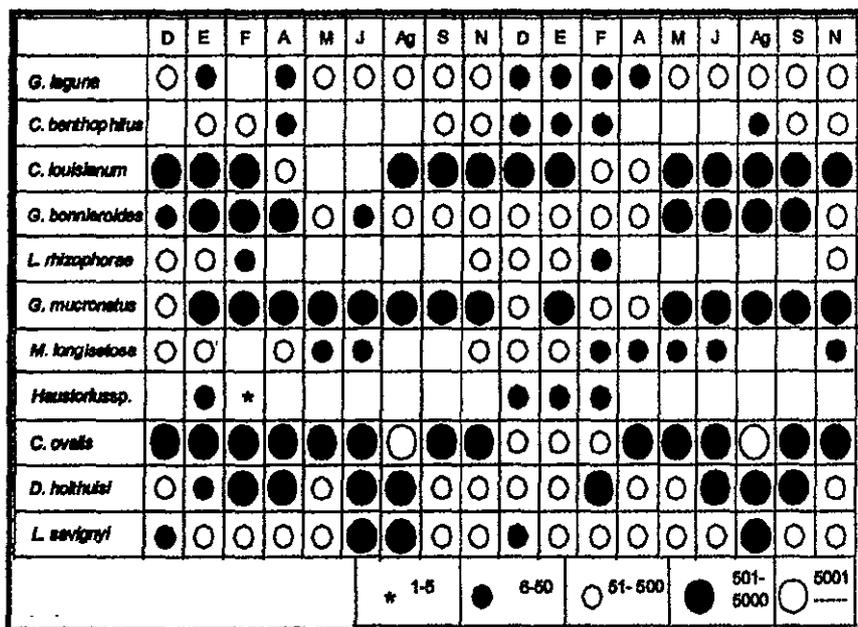
incremento en la densidad y actividades reproductivas de las especies residentes derivado del aumento en la complejidad arquitectónica y la disponibilidad de los recursos alimenticios.

La asociación de crustáceos peracáridos en praderas de *Ruppia maritima* en el sistema lagunar de Alvarado, presentó una baja diversidad espacial atribuida a la dominancia de pocas especies: *C. ovalis*, *G. mucronatus*, *C. louisianum* y *D. holthuisi*, al patrón y estructuras de crecimiento de *R. maritima* y a las variaciones en las condiciones ambientales prevalecientes en cada área.

Boca Camaronera y Alvarado, sitios de transición con un flujo de energía cinética intenso derivado del intercambio entre masas de agua y aportes epicontinentales, los índices de diversidad y equitatividad representaron los valores máximos, como producto de la autorregulación en la densidad poblacional de las especies dominantes por debajo de la capacidad de carga de las praderas y el ingreso de especies vía las corrientes marinas, así como la presencia, particularmente en Alvarado, de recursos orgánicos e inorgánicos derivados de Tlalixcoyan, Acula y Papaloapan y con ello, un mayor espectro en el uso de estos recursos y el establecimiento del elenco faunístico, a excepción de *Haustorius* sp.

La disminución en la diversidad en los sitios con mayor biomasa y complejidad arquitectónica de *R. maritima* localizados en la parte media de la barra interna, laguna de Buen País y parte sureste de la laguna Camaronera, se atribuyeron a la dominancia de las especies de peracáridos con mayor densidad y biomasa dentro de la asociación: *G. mucronatus*, *C. ovalis*, *C. louisianum*, *D. holthuisi* y *G. bonnieroides*, las que en turno utilizaron diferente tipo de recurso alimenticio, compartimentalizadas en diferentes estratos dentro del componente vertical de las praderas marinas.

Los peracáridos, componente residente del bentos lagunar-estuarino, son uno de los recursos alimenticios del sistema lagunar de Alvarado y constituyen parte de la dieta de los peces consumidores de segundo orden (Chávez, 1998) y contribuyen a la producción del propio sistema y los marinos adyacentes, al exportar energía a través de la ictiofauna, que invariablemente regresa al mar una vez que ha crecido a expensas del recurso lagunar, así como de la avifauna migratoria y residente (Ibis blanco, cuchareta y zambullidores) (De Sucre, com. per.).



Apéndice 1. Representación esquemática de las variaciones en densidad de la asociación de peracáridos durante diciembre de 1990 a noviembre de 1992. D; diciembre; E, enero; F, febrero; A, abril; M, mayo; J, julio; A', agosto; S, septiembre; N, noviembre. Los círculos denotan el intervalo de abundancia de cada especie durante los meses de estudio (basado en Green, 1979).

especies	Boca Camaronera	Camaronera	Canal Buen País	Buen País	Punta Grande	Alvarado
<i>G. laguna</i>	+	+	+	+	+	+
<i>C. benthophilus</i>	+	o	o	o	+	+
<i>C. louisianum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>G. bomleroides</i>	+	+	+	+	+	+
<i>L. rhizophorae</i>	+	+	+	+	+	+
<i>G. mucronatus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>M. longisetosa</i>	o	o	+	+	+	+
<i>Haustorius sp.</i>	+	o	o	o	+	o
<i>C. ovalis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>D. holthuisi</i>	o	+	+	+	+	+
<i>L. savignyi</i>	+	+	+	+	+	+

Apéndice 2. Distribución de las especies de crustáceos peracáridos en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. +, presencia; o, ausencia.

	Dominantes	Estacionales	Raras
Boca Camaronera	<i>Corophium louisianum</i> <i>Cassidinidea ovalis</i> <i>Grandidierella bonnieroides</i> <i>Leptochelia savignyi</i>	<i>Gammarus mucronatus</i>	<i>Leptocheirus rhizophorae</i> <i>Haustorius</i> sp <i>Gitanopsis laguna</i> <i>Cerapus benthophilus</i>
Camaronera	<i>Gammarus mucronatus</i> <i>Corophium louisianum</i> <i>Discapseudes holthuisi</i> <i>Grandidierella bonnieroides</i>	<i>Cassidinidea ovalis</i>	<i>Leptocheirus rhizophorae</i> <i>Gitanopsis laguna</i> <i>Leptochelia savignyi</i>
Canal Buen País	<i>Gammarus mucronatus</i> <i>Cassidinidea ovalis</i> <i>Corophium louisianum</i>	<i>Grandidierella bonnieroides</i> <i>Discapseudes holthuisi</i>	<i>Melita longisetosa</i> <i>Leptochelia savignyi</i> <i>Leptocheirus rhizophorae</i> <i>Gitanopsis laguna</i>
Buen País	<i>Gammarus mucronatus</i> <i>Cassidinidea ovalis</i> <i>Grandidierella bonnieroides</i>	<i>Discapseudes holthuisi</i> <i>Corophium louisianum</i>	<i>Melita longisetosa</i> <i>Leptochelia savignyi</i> <i>Gitanopsis laguna</i> <i>Leptocheirus rhizophorae</i>
Punta Grande	<i>Gammarus mucronatus</i> <i>Cassidinidea ovalis</i> <i>Corophium louisianum</i> <i>Gitanopsis laguna</i> <i>Grandidierella bonnieroides</i>	<i>Discapseudes holthuisi</i>	<i>Melita longisetosa</i> <i>Cerapus benthophilus</i> <i>Leptocheirus rhizophorae</i> <i>Leptochelia savignyi</i> <i>Haustorius</i> sp
Alvarado	<i>Gammarus mucronatus</i> <i>Cassidinidea ovalis</i> <i>Corophium louisianum</i> <i>Discapseudes holthuisi</i> <i>Grandidierella bonnieroides</i>	<i>Gitanopsis laguna</i> <i>Leptocheirus rhizophorae</i> <i>Leptochelia savignyi</i>	<i>Melita longisetosa</i> <i>Cerapus benthophilus</i>

Apéndice 3. Caracterización de las especies asociadas a praderas de *R. maritima* para cada localidad del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, diciembre 1991 a noviembre 1992.

Gitanopsis laguna McKinney, 1978.

Distribución y Hábitat: La localidad típica de esta especie es Galveston, Texas; recolectada también entre Texas y el NE de South Point, delta del Mississippi (Barnard y Barnard, 1990; Barnard y Karaman, 1991); en laguna Madre, Tamaulipas; laguna de Tamiahua, Veracruz (McKinney, 1978); laguna de Términos, Campeche (Ledoyer, 1986) y Cartagena, Colombia (Ortiz y Lemaitre, 1997), a una profundidad promedio de 2 m. Es una especie que habita fondos blandos cercanos a la costa, común en ambientes lagunares-estuarinos sobre algas y restringida a bahías con alta salinidad (McKinney, *op. cit.*).

Cerapus benthophilus Thomas y Heard, 1979.

Distribución y Hábitat: Es una especie distribuida ampliamente en la región norte del Golfo de México, particularmente en Louisiana, Mississippi y Florida (Barnard y Karaman, 1991), así como en la laguna de Términos, Campeche (Ledoyer, 1986). Se ha registrado en sistemas lagunar-estuarinos con poca profundidad, en pantanos y asociados a praderas marinas de *Halodule* y *Thalassia*. *C. benthophilus* es una especie tubícola que tolera salinidad de hasta 15 ups (Thomas y Heard, 1979).

Corophium louisianum Shoemaker, 1934.

Distribución y Hábitat: Desde su descripción en 1934 se ha registrado con frecuencia en Louisiana, río Mississippi y Florida en el N del Golfo de México, hasta la laguna de Términos en Campeche (Ledoyer, 1986). Son organismos gregarios, asociados al ambiente lagunar-estuarino donde predomina el fondo lodoso, en el cual construyen tubos que también pueden estar localizados sobre pilotes, troncos, conchas de ostión y entre raíces de pastos marinos. Se localiza en salinidad de 0 a 30 ups, pero con mayor frecuencia de 10 a 25 ups (Ledoyer, *op. cit.*).

Grandidierella bonnieroides Stephensen, 1947.

Distribución y Hábitat: Se considera una especie pantropical característica en estuarios y lagunas costeras con un amplio rango de distribución geográfica (Barnard y Barnard, 1990; Barnard y Karaman, 1991), común en el Golfo de México y Mar Caribe (Ortiz, 1979^b), particularmente en Louisiana, Florida, laguna de Términos, sistemas costeros de Venezuela y Colombia (Myers, 1970; Ledoyer, 1986; Ortiz y Lemaitre, 1997). Es una especie eurihalina en un rango entre 0 y 30 ups, excavadora principalmente y tubícola filtradora ocasionalmente, en una gran variedad de substratos (Thomas, 1976). Presenta hábitos gregarios, común en aguas estuarinas con fondos blandos y asociada a vegetación sumergida, raramente se localiza a distancia de la costa (Bousfield, 1973).

Leptocheirus rhizophorae Ortiz y Lalana, 1980.

Distribución y Hábitat: Es el segundo registro en el Golfo de México para esta especie, posterior a su descripción en 1980 para su localidad típica "El Basto", en la región suroriental de Cuba, entre las raíces de *Rhizophora mangle*. Es una especie filtradora de

partículas suspendidas (Barnard y Karaman, 1991). Se encuentra limitada al ambiente lagunar-estuarino adyacente a la costa (Winfield y Ortiz, 1995). La especie *L. plumulosus* Shoemaker, 1932, así como casi todas las restantes del género, se distinguen de *L. rhizophorae* por poseer un flagelo accesorio evidente en la primera antena y de varios artejos, mientras que el de ésta última es vestigial (Bousfield, 1973; Winfield y Ortiz, 1995).

Gammarus mucronatus Say, 1818.

Distribución y Hábitat: Su distribución geográfica para el Golfo de México es amplia: Florida, Louisiana, desembocadura del río Mississippi y gran parte del litoral mexicano (Ortiz, 1979^b). Es una especie omnívora, común en estuarios y pantanos casi en el límite de la marea baja, donde la salinidad no sobrepasa las 4 ups; se encuentra sobre substratos limo-arcillosos, en macroalgas y en vegetación sumergida (Bousfield, 1973). Su ciclo de vida es anual, las hembras ovígeras se presentan de abril a septiembre con un incremento en su actividad reproductiva en verano (Bousfield, *op. cit.*).

Melita longisetosa Sheridan, 1980.

Distribución y Hábitat: La distribución de esta especie ha estado limitada al estuario de Apalachicola en la Florida, asociada a pastos marinos y pantanos donde la salinidad varía entre 11 y 33 ups (Livingston *et al.*, 1977). El hallazgo de esta especie en el sistema lagunar de Alvarado extiende considerablemente su distribución hasta la parte occidental del Golfo de México (Ortiz y Winfield, 1995). *Melita nitida* Smith, 1873 se ha citado en numerosos trabajos para las aguas del Golfo de México y Mar Caribe desde principios del presente siglo (Ortiz, 1979^b). Sin embargo, Sheridan (1979), al estudiar la variabilidad de dicha especie en la Florida, llega a analizar la presencia de cuatro especies en el complejo *M. Nitida*, las cuales son tan semejantes que hasta entonces fueron determinadas como una sola. Así, las setas largas que lleva *M. longisetosa* en su tercer urópodo la diferencian de entre las restantes.

Haustorius sp.

Distribución y Hábitat: Este género agrupa a especies limnóvoras intermareales, comunes en substratos arenosos y limo-arenosos (Bousfield, 1973); habita en el litoral del Atlántico norte (Barnard, 1969). Estudios realizados sobre este género en las costas atlánticas de Georgia, la Florida y Panamá indican que es común en estuarios (Foster y Lecroy, 1991), entre 1-2 m de profundidad y en sitios donde las corrientes marinas ingresan a los sistemas costeros (Thomas, 1976). Las especies de este género son casi exclusivamente intermareales, con un gran desarrollo de partes bucales para alimentación filtradora; así, *Haustorius* obtiene probablemente su alimento de microflora y fauna asociada a granos de arena (Bousfield, *op. cit.*).

Cassidinidea ovalis (Say, 1818).

Distribución y Hábitat: Especie detritófaga de aguas someras, común en fondos arenosos con vegetación sumergida (Kensley y Schotte, 1989). Su distribución comprende Louisiana y Florida, dentro de zonas someras como pantanos, sistemas lagunar-estuarinos y asociada a praderas marinas. Asimismo, se ha registrado para Trinidad, Belice, Panamá, República Dominicana y las costas de Veracruz, en un rango de salinidad que oscila entre 1 y 35 ups (Kensley y Schotte, *op. cit.*).

Discapseudes holthuisi Băcescu y Gutu, 1975.

Distribución y Hábitat: Esta especie presenta una distribución tropical en el océano Atlántico, tubícola en todos sus estadios. El tubo en forma de "U" se construye dentro del substrato en zonas someras y ricas en vegetación sumergida; asimismo, se encuentra en fondos arenosos y lodosos (Băcescu y Gutu, 1975). Su distribución es a manera de parches con una alta densidad poblacional como producto de la permanencia de los juveniles dentro del tubo de la madre. Presenta una alimentación detritófaga y de microorganismos asociados al substrato (Fernández, 1989).

Leptochelia savignyi (Krøyer, 1842).

Distribución y Hábitat: Esta especie presenta un marcado dimorfismo sexual: los quelípedos del macho frecuentemente exhiben variaciones en su morfología, las que han causado confusiones taxonómicas y, como resultado, un gran número de sinonimias (Lang, 1973). Es un habitante común de las aguas sublitorales y submareales, en donde construye tubos entre vegetación sumergida. Es prácticamente cosmopolita, filtradora y detritívora en ambientes eurihalinos (Holdich y Jones, 1983).

Apéndice 4. Principales atributos bioecológicos de las especies de peracáridos.

XI. LITERATURA CITADA

- Abele, L.G. 1974. Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. *Ecol.*, 55: 156-161.
- Abele, L.G. 1982. Biogeography. En: Bliss, D.E. & L.G. Abele (Eds.), *The Biology of Crustacea: Systematics, the fossil record and Biogeography*, Part 6. Academic Press., 1:241-304.
- Amezcua-Linares, F. & A. Yáñez-Arancibia. 1980. Ecology of fluvial-lagoon systems associated to Terminos Lagoon. The habitat and fish community structure. *Anales Centro. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nac. Autón. México.*, 7(1):69-118.
- Arriaga, B.R. 1985. Estudio preliminar de la macrofauna de invertebrados de las playas arenosas de Quintana Roo y Yucatán (México) y su relación con el sedimento. Tesis Lic. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nac. Autón. México., 115 p.
- Băcescu, M. 1971. New Cumacea from littoral waters of Florida (Caribbean Sea). *Trav. Mus.Hist. Nat. "Grigore Antipas"*, 11:5-23.
- Băcescu, M. & M. Gutu. 1975. A new genus (*Discapseudes* n.g.) and three new species of Apseudidae (Crustacea, Tanaidacea) from the northeastern coast of south America. *Zool. Meded.*, 49(11): 95-113.
- Barnard, J.L. 1969. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda. *Bull. U.S. Nat. Mus. No. 271. Smiths. Inst. Press.*, 535 p.
- Barnard, J.L. & C.M. Barnard. 1990. Geographic Index to Marine Gammaridean (Amphipoda). *Nat. Mus. Nat. Hist. Smith. Inst. Wash.*, 139 p.
- Barnard, J.L. & G.S. Karaman. 1991. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda (Except Marine Gammaroidea). *Rec. Austr. Mus. Supp.*, 13. Part I and II. 806 p.
- Barnard, J.L. & J.D. Thomas. 1987^a. New species of *Neomegamphopus* form tropical America Crustacea Marine Amphipoda. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 100(1): 147-163.
- Barnard, J.L. & J.D. Thomas. 1987^b. A new species of *Chevalia* from the Caribbean Sea (Crustacea: Amphipoda). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 100(3): 532-542.
- Barnard, J.L. & J.D. Thomas. 1990. *Ensayara jumane* new species from Belize Caribbean sea (Amphipoda: Lysianassidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 103(1): 120-126.
- Barnard, J.L., K. Sandved & J.D. Thomas. 1991. Tube-building behavior in *Grandidierella*, and two species of *Cerapus*. *Hidrob.*, 223: 239-254.
- Bousfield, E.L. 1973. Shallow water Gammaridean Amphipoda of New England. Cornell University Press. Ithaca, New York. 312 p.
- Bousfield, E.L. 1991. New Sandhoppers Crustacea Amphipoda from the Gulf Coast of the USA. *Gulf Res. Rep.*, 8(3): 271-284.
- Bowman, T.E. & L.G. Abele. 1982. Classification of the recent Crustacea. En: Bliss, D.E. & L.G. Abele. (Eds.) *The Biology of Crustacea: Systematics, the fossil record and Biogeography*, Academic Press. USA. 1:1-27.
- Bowman, T.E & H.E. Grtner. 1973. The families and Genera of Hyperiidea (Crustacea: Amphipoda). *Smithson. Contrib. Zool.*, No. 146. *Smithson. Inst. Press. Wash.*, 64 p.

- Brearley, A. & D.I. Walker. 1995. Isopod miners in the leaves of two Western Australian *Posidonia* species. *Aquat. Bot.*, 52(3): 163-181.
- Breedy, O. & M. Murillo. 1995. Isopods (Crustacea: Peracarida) from a Caribbean reef in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 43(1-3): 219-229.
- Brower, J., J. Zar & C. Ende. 1998. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. McGraw-Hill. USA. 274 p.
- Caine, E.A. 1983. Community interactions of *Caprella penantis* Leach (Crustacea: Amphipoda) on sea whips. *J. Crust. Biol.*, 3(4): 497-504.
- Cantú-Díaz B.A. & B.E. Escobar. 1992. Isopods of the Genus *Excorallana* Stebbing 1904 (Crustacea: Isopoda: Corallanidae) from the east coast of Mexico with a supplemental description of *Excorallana subtilis*. *Gulf Res. Rep.*, 8(4): 363-374.
- Castañeda, S.O. 1996. Contribución al conocimiento del macrobentos de la infauna del Margen Continental del Golfo de México. Tesis profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nac. Autón. México. 85 p.
- Chávez, L.R. 1998. Caracterización ecológica de la comunidad de peces asociada a praderas de *Ruppia maritima* en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. Tesis de Maestría. Fac. Ciencias, Univ. Nac. Autón. México. 145 p.
- Chess, R.J. 1989. *Aciconula acanthosoma*, New species a Caprellid Amphipod from southern California, with notes on its ecology. *J. Crust. Biol.*, 9(4): 662-665.
- Ciavatti, G., M. Louis & M. Amanieu. 1993. Reproductive strategy in a population of *Platorchestia platensis* (Amphipoda: Talitridae) in Guadeloupe (French West Indies). *Acta Oecol.*, 14(4): 501-519.
- Colwell, R.K. 1979. Toward a unified approach to the study of species diversity. En: Grassle, J.F., G.P. Patil, W. Smith, & C. Taillie (Eds.), *Ecological Diversity in Theory and Practice*. International Cooperative Publishing House, Fairland, Md: 75-91.
- Congdon, R.A. & A.J. McComb. 1979. Productivity of *Ruppia*: seasonal changes and dependence on light in an Australian estuary. *Aquat. Bot.*, 6:121-132.
- Connell, J.H. & E. Orias. 1964. The ecological regulation of species diversity. *Am. Nat.*, 98:399-414.
- Cowper, S.W. 1978. The drift algae community of seagrass beds in Redfish Bay, Texas. *Contrib. Mar. Sci.*, 21:125-132.
- Cruz-Rivera, E. & M.E. Hay. 1996. Amphipod feeding in foods of differing quality: Long term effects and behavioral adaptations. Twenty-fourth Annual benthic Ecology Meeting, held in Columbia, South Carolina, March 7-10. 30 p.
- Dahl, E. 1991. Crustacea Phyllopoda and Malacostraca a reappraisal of cephalic and thoracic. Shield and fold systems and their evolutionary significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biol. Sci.*, 334(1269): 1-26.
- De la Cruz, G. 1994. Manual del Usuario. ANACOM (Sistema para el Análisis de Comunidades). CINVESTAV-Unidad Mérida, México. 99 p.
- De la Cruz, G. 1994. ANACOM (Sistema para el Análisis de Comunidades). V 3.0. Paquete de Código. Der. Reserv.
- Den Hartog, C. 1982. Architecture of macrophyte-dominated aquatic communities. En: Symoens, J. J., S.S. Hooper & P. Compère. (Eds), *Studies on aquatic vascular plants*. Royal Bot. Soc. Belg., 222-234.

- Den Hartog, C. & G. van der Velde. 1988. Structural aspects of aquatic communities. En: Symoens, J.J. (Ed.), *Vegetation of Inland waters*. Kluwer Acad. Publ., Netherlands: 113-153.
- Dixon, I.M.T. & P.G. Moore. 1997. A comparative study on the tubes and feeding behaviour of eight species of corophioid amphipoda and their bearing on phylogenetic relationships within the Corophioidea. *Philos. Trans. Royal Soc. Lond. Biol. Sci.*, 352(1349): 93-112.
- Donath-Hernández, F.E. 1987. Distribución de los cumáceos (Crustacea: Peracarida) de la bahía de Todos los Santos, Baja California, México. *Cienc. Mar.*, 13(4): 35-52.
- Donath-Hernández, F.E. 1988. Cumacea from the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea (Crustacea: Peracarida) I. Descriptions of known species new records and range extensions. *Caribb. J. Sci.*, 24(1-2): 44-51.
- Duffy, J.E. 1990. Ecology and evolution of herbivory by marine amphipods. *Diss. Abst. Internat. Part B: Sci. Engin.*, 51(6): 150.
- Duffy, J.E. & M.E Hay. 1994. Herbivore resistance to seaweed chemical defense: The roles of mobility and predation risk. *Ecol.*, 75(5): 1304-1319.
- Edgar, G.J. 1990. The influence of plant structure on the species richness, biomass and secondary production of macrofaunal assemblages associated with Western Australian seagrass beds. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, 137(3): 215-240.
- Edgar, G.J. & M. Aoki. 1993. Resource limitation and fish predation: Their importance to mobile epifauna associated with Japanese *Sargassum*. *Oecol.*, 95(1): 122-133.
- Edwards, R.R.C. 1978. Ecology of a coastal lagoon complex in Mexico; *Estuarine Coastal. Mar. Sci.*, 6:75-92.
- Escobar, B.E. 1983. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos en Laguna de Términos, Campeche. Composición y Estructura. Tesis Maestría. U.A.C.P. y P.C.C.H. Univ. Nac. Autón. México. 191 p.
- Escobar, B.E. & L.A. Soto. 1988. Mysidacea from Terminos Lagoon Southern Gulf of Mexico, and Description of a New Species of *Taphromysis*. *J. Crust. Biol.*, 8(4):639-655
- Escobar, B.E. & L.A. Soto. 1991. Biogeografía de los Misidáceos (Crustacea: Peracarida) del Golfo de México. *Caribb. J. Sci.*, 27(1-2): 80-89.
- Escobar, B.E., F. Alvarez & M.A Salgado. 1999. *Discapseudes holthuisi* (Crustacea: Tanaidacea) as an Intermediate Host of *Caballerorhynchus manothei* (Acanthocephala: Cavisomidae). *J. Parasitol.*, 85(1):134-137.
- Feeley, J.B. 1967. The distribution and ecology of the Gammaridea (Crustacea: Amphipoda) of the lower Chesapeake estuaries. M.S. Thesis. The College of William & Mary, Williamsburg, Virginia. 75 p.
- Fernández, B.M. 1989. Variación poblacional de *Discapseudes holthuisi* (Băcescu y Gutu, 1975) (Tanaidacea) en el Sistema lagunar de Alvarado, Ver. Tesis Licenciatura. Fac. Ciencias, Univ. Nac. Autón. México. 78 p.
- Foster, J.M. 1989. *Acanthohaustorius uncinus* A new species of sand-burrowing amphipod from the northern Gulf of Mexico, with notes on its ecology (Haustoriidae: Haustoriinae). *Gulf Res. Rep.*, 8(2): 189-198.

- Foster, J.M. & S.E. Lecroy. 1991. *Haustorius jayneae* (Haustoriid: Amphipod) from the northern Gulf of Mexico with notes on its ecology at Panama City, Beach Florida USA. *Gulf Res. Rep.*, 8(3): 259-270.
- Franco López, J. & Coautores. 1985. *Manual de Ecología*. Trillas. México. 266 p.
- García, E. 1973. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köpen*. Instituto de Geografía. Univ. Nac. Autón. México, 244 p.
- García-Montes, J. 1989. *Composición, distribución y estructura de las comunidades de macroinvertebrados epibentónicos del Sistema Lagunar de Alvarado, Ver.* Tesis Maestría, CCH, UACP y Posg. ICMYL. Univ. Nac. Autón. México, 124 p.
- Gardiner, L.F. 1975. The systematics, postmarsupial development and ecology of the deep-sea Family Neotanaidae. *Smithson. Contrib. Zool. No. 170*. Smith. Inst. Press. Wash., 265 p.
- Gaston, G.R., S.S. Brown, C.F. Rakocinski, R.W. Heard & J.K. Summers. 1995. Trophic structure of macrobenthic communities in northern Gulf of Mexico estuaries. *Gulf Res. Rep.*, 9(2): 111-116.
- Gibbs, G.W. 1973. Cycles of macrophytes and phytoplankton in Pukepuke lagoon following a severe drought. *Proc. N. Z. Ecol. Soc.*, 20:13-20.
- Goeke, G.D & R.W. Heard. 1983. Amphipods of the Family Ampeliscidae (Gammaridea) I. *Ampeliscas bicarinata*, a new species of amphipod from the Gulf of Mexico. *Gulf Res. Rep.*, 7(3): 217-225.
- Goeke, G.D & R.W. Heard. 1984. Amphipods of the Family Ampeliscidae (Gammaridea) III. *Ampeliscas parapacifica*, a new species of amphipod from the western north Atlantic, with the designation of a substitute name for *Eschrichtii pacifica* Gurjanova, 1955. *Gulf Res. Rep.*, 7(4): 331-339.
- Goeke, G.D & R.W. Heard. 1984^a. Amphipods of the Family Ampeliscidae (Gammaridea) IV. Intraspecific variation in *Ampeliscas agassizi*. *Gulf Res. Rep.*, 7(4): 393-395.
- Grassle, J.F. & H.L. Sanders. 1973. Life-histories and the role of disturbance. *Deep-Sea Res.*, 20: 643-659.
- Gray, J.S. 1981. *The Ecology of Marine Sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities*. Cambridge Studies in Modern Biology 2. Cambridge University Press. Cambridge, U.S.A. 185 p.
- González-Gutierrez, M. 1977. Observaciones sobre un comportamiento atípico de *Ruppia maritima* L., en una laguna costera tropical. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, 37:53-68.
- Grassle, J.F. & J.P. Grassle. 1974. Opportunistic life-histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. *J. Mar. Res.*, 32:253-284.
- Grontved, J. 1958. Underwater macrovegetation in shallow coastal water. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 24:32-42.
- Heck, K.L. & G.S. Wetstone. 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *J. Biogeo.*, 4:135-142.
- Hedgpeth, J.W. 1957. Classification of marine environment. *Geol. Soc. Amer.*, 67(1): 17-28.

- Livingston, R.J., O.F. Sheridan, B.G. McLaane, F.G. Lewis & G.J. Kobylinski. 1977. The biota of Apalachicola Bay System: Functional relationships. En R.J. Livingston & E.A. Joyce (Eds.) Proceedings of the Conference on Apalachicola Drainage System. Fla. Dept. Nat. Res. Mar. Res. Lab. Publ. Florida: 75-100.
- Lot-Helgueras, A. 1991. Vegetación y flora vascular acuática del Estado de Veracruz. Tesis Doctoral. Fac. Ciencias. Univ. Nac. Autón. México. 226 p.
- Lowry, J.K. & J.D. Thomas. 1991. A new species of *Cerapus* from Cudjoe Channel, lower Florida keys, U.S.A., with notes on male behaviour (Crustacea-Amphipoda-Corophioidea). J. Nat. Hist., 25(6): 1461-1468.
- Ludwig, J. A. & J. F. Reynolds. 1988. Statistical Ecology. A primer on Methods and Computing. John Wiley and Sons, N. Y. 337 p.
- McCall, P.L. 1977. Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. J. Mar. Res., 35, 221.
- Makkaveeva, E.B. 1992. Ecology of anisopods and isopods in Black Sea. Vest. Zool., 5: 46-50.
- Manly, B.F. 1986. Multivariate Statistical Methods. A primer. Chapman and Hall, London. 159 p.
- Margalef, R. 1968. Perspectives in Ecological Theory. Univ. Chicago Press, Chicago. 111 p.
- Margalef, R. 1980. La Biosfera, entre la termodinámica y el juego. Omega, Barcelona. 238 p.
- Margalef, R. 1980. Ecología. Ed. Omega, Barcelona, España. 951 p.
- Margalef, R. 1997. Our Biosphere. Ecology Institute. Germany. 176 p.
- Markham, J.C., F.E. Donath, J.L. Villalobos, & A.C. Díaz. 1990. Notes on the shallow-water marine Crustacea of the Caribbean coast of Quintana Roo, Mexico. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México. Ser. Zool., 61(3): 405-446.
- Martín, J.W. & D.L. Felder. 1984. Rediscovery and redescription of *Cirolana obtruncata* (Peracarida: Isopoda: Cirolanidae) from the east coast of Mexico. Proc. Biol. Soc. Wash., 97(1): 30-34.
- May, R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity, En: Cody, M.L. & J.M. Diamond (Eds.), Ecology and Evolution of communities, Belknap Press, Cambridge, Mass: 81-120.
- McAleece, N. 1997. BioDiversity Professional Beta 1. The Natural History Museum & The Scottish Associations for Marine Science. U.K.
- McBane, C.D. & R.A. Croker. 1983. Animal-algal relationships of the amphipod *Hyale nilssoni* (Rathke) in the rocky intertidal. J. Crust. Biol., 3(4): 592-601.
- McBee, J.T. & W.T. Brehm. 1979. Macro benthos of Simmons Bayou, Mississippi, USA and an adjoining residential canal. Gulf Res. Rep., 6(3): 211-216.
- McBee, J.T. & W.T. Brehm. 1982. Spatial and temporal patterns in the macro benthos of St. Louis Bay, Mississippi, USA. Gulf Res. Rep., 7(2): 115-124.
- McKinney, L.D. 1978. Amphilochidae (Crustacea: Amphipoda) from the western Gulf of Mexico and Caribbean Sea. Gulf Res. Rep., 6(2): 137-144.
- McKinney, L.D. 1980. The genus *Photis* (Crustacea: Amphipoda) from the Texas coast with description of a new species *Photis melanicus*. Contrib. Mar. Sci., 21:133-159.

- McMillan, C. 1974. Salt tolerance of mangroves and submerged aquatic plants. En: Reimold, R.J. & W.H. Queen. (Eds.), *Ecology of Halophytes*. Academic press, New York, 379-390
- McMillan, C. & F.N. Moseley. 1967. Salinity tolerances of five marine spermathophytes of redfishes Bay, Texas. *Ecol.*, 48:503-506.
- McRoy, C.P. & C. McMillan. 1977. Production ecology and physiology of seagrasses. En: McRoy, C.P. & Helfferich. (Eds), *Seagrass ecosystems, a Scientific perspective*. Dekker, New York, 53-87.
- Moore, D.R. 1963. Distribution of sea grass *Thalassia* in the United States. *Bull. Mar. Sci.*, 13:329-342.
- Morán, S., L.J. Franco, L.R. Chávez & A.T. Altamirano. 1996. Aspectos generales del comportamiento hidrológico del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. *Rev. Zool.*, Núm. Especial, 2:1-16.
- Mukai, H. & A. Iijima. 1995. Grazing effects of a gammaridean amphipoda *Ampithoe* sp., on the seagrass *Syringodium isoetifolium*, and epiphytes in a tropical seagrass bed of Fiji. *Ecol. Res.*, 10(3): 243-257.
- Muus, B.J. 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. *Medd. Dan. Fisk. Havunders.*, 5: 1-316.
- Neckles, H.A., E.T. Koepfler, L.W. Haas, R.L. Wetzel & R.J. Orth. 1994. Dynamics of epiphytic photoautotrophs and heterotrophs in *Zostera marina* (eelgrass) microcosms: Responses to nutrient enrichment and grazing. *Estuaries*, 17(3): 597-605.
- Nelson, W.G. 1979^b. An analysis of structural pattern in an eelgrass (*Zostera marina* L.) amphipods community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 39:231-264.
- Nelson, W.G. 1980. A comparative study of amphipods in seagrasses from Florida to Nova Scotia. *Bull. Mar. Sci.*, 30:80-89.
- Nelson, W.G. 1995. Amphipod crustaceans of the Indian River Lagoon: Current status and threats to biodiversity. *Bull. Mar. Sci.*, 57(1): 143-152.
- Nelson, W.G., K.D. Cairns & R.W. Virnstein. 1982. Seasonality and spatial patterns of seagrass associated amphipods of Indian River lagoon Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 32:121-129.
- Nixon, S.W. & C.A. Oviatt. 1973. The ecology of a New England salt marsh. *Ecol. Monogr.*, 43:463-498.
- Odum, H.T., B.J. Copeland & L.A. McMahan. 1975. Coastal ecological systems of the United States: a source book for estuarine planning. Vol. 2, Wash., Conserv. Found. 149 p.
- Ogle, J.T, R.W. Heard & J. Sieg. 1982. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico I. Introduction and annotated bibliography of Tanaidacea previously reported from the Gulf of Mexico. *Gulf Res. Rep.*, 7(2): 101-104.
- Oliva, R.J. 1991. Composición taxonómica, abundancia y distribución de los macrocrustáceos de la Laguna del Llano, Ver. Tesis Licenciatura. Univ. Veracruzana, Xalapa, Ver. 98 p.
- Orth, R.J., K. L. Heck & J. van Montfrans. 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries*, 7:339-350.

- Ortiz, M. 1979^b. Contribución al estudio de los anfipodos (Gammaridea) del Mediterráneo Americano. Rev. Inv. Mar. Ser. 8, 43: 3-17.
- Ortiz, M. 1980. Una nueva especie de anfípodo bentósico (Amphipoda: Gammaridea) de aguas cubanas. Rev. Inv. Mar., 1(1):92-103.
- Ortiz, M. 1983. Guide for the identification of Isopods and Tanaidacea Crustacea Peracarida associated with the wood pilings of cuban waters. Rev. Inv. Mar., 4(3): 3-20.
- Ortiz, M. 1994. Clave gráfica para la identificación de familias y géneros de Anfipodos del Suborden Gammaridea del Atlántico Occidental tropical. An. Inst. Mar. Punta Betín, Colombia, 23: 59-101.
- Ortiz, M. & R. Lalana. 1994. Two new species of the genus *Elasmopus* (Amphipoda: Gammaridea) from the Cuban marine waters. Trav. Mus. Hist. Nat. "Grigore Antipa", 34: 293-302.
- Ortiz, M. & R. Lemaitre. 1997. Seven new amphipods (Crustacea: Peracarida: Gammaridea) from the Caribbean coast of South America. Boletín Inv. Mar. Cost., 26(0): 71-104.
- Ortiz, M. & J. Nazabal. 1984. *Corocubanus guitarti* new genus new species of Amphipod (Amphipoda: Gammaridea: Corophiidae) of cuban waters. Rev. Inv. Mar., 5(1): 3-22.
- Ortiz, M. & I. Winfield. 1995. Anfipodos (Crustacea: Gammaridea) asociados a *Ruppia maritima* de Alvarado, Ver. Nota sobre su distribución geográfica. Rev. Zool. 7: 1-5.
- Ott, J. A. 1990. Biomass. En: Phillips, R. C. & P. C. McRoy. (Eds.), Seagrass Research Methods. UNESCO. París, 55-60.
- Parrish, J. D. & S.B. Saila. 1970. Interspecific competition, predation and species diversity. J. Theor. Biol., 27:207-220.
- Peterson, M.S. 1997. Spatial and temporal changes in subtidal benthic crustaceans along a coastal river-estuarine gradient in Mississippi. Gulf Res. Rep., 9(4): 321-326.
- Phillips, R.C. 1960. Observations on the ecology and distribution of the Florida seagrasses. Profess. Pap. Ser., Flo. State Board Cons. Mar. Lab., 2:1-72.
- Phillips, R.C. 1990. Responses to environmental conditions. En: Phillips, R. C. & P. C. McRoy. (Eds.), Seagrass Research Methods. UNESCO. París, 43-46.
- Phillips, R.C. 1992. The seagrass ecosystem and resources in Latin America. En: Seeliger, V. (Ed.), Coastal plant communities of Latin America. Acad. Press Inc. USA.
- Phillips, R. C. & P. C. McRoy. 1990. Seagrass Research Methods. UNESCO. París. 210 p.
- Pianka, E.R. 1983. Evolutionary Ecology. 2nd Ed. Harper and Row. New York. 197 p
- Pielou, E.C. 1984. The interpretation of Ecological Data. A primer on Classification and Ordination. John Wiley and Sons. New York. 263 p.
- Pires, A.M. 1980. Ecological studies on intertidal and infralittoral Brazilian Tanaidacea (Crustacea: Peracarida). Studies on Neotropical Fauna & Environment, 15(3-4): 141-154.

- Price, W.W. 1978. Occurrence of *Mysidopsis almyra* Bowman, *M. bahia* Molenock and *Bowmaniella brasiliensis* Băcescu (Crustacea: Mysidacea) from the eastern coast of Mexico. *Gulf Res. Rep.*, 6(2): 173-175.
- Radhadevi, A.R. & C.V. Kurian. 1981. Three new species of Cumacean from of Gulf of Mexico. *Bull. Dep. Mar. Sci.*, 12:23-28
- Raz-Guzmán, A., G. de la Lanza & L.A. Soto. 1992. Caracterización ambiental y $\delta^{13}\text{C}$ del sedimento, detrito, vegetación y carcinofauna del sistema lagunar de Alvarado, Ver., México. *Rev. Biol. Trop.*, 40(2):215-225.
- Richardson, H. 1905. A Monograph on the Isopods of North America. U.S. Nat. Mus. Bull., 54:1-727.
- Rojas-Galaviz, J.L., A. Yáñez-Arancibia, J.W. Day & F.R. Vera-Herrera. 1992. En: Seeliger, V. (Ed.), Coastal plant communities of Latin America. Acad. Press Inc. USA.
- Román-Contreras, R., M.C. Espinosa, P. Miranda, M. Martínez, M.A. Molina-Ruiz & E. Sánchez. 1991. Crustáceos decápodos y peracáridos del suroeste del Golfo de México. I. En: Solís-Weiss, V. (Ed.). Dinámica Oceánica y su relación con el deterioro ambiental en la porción sur del Golfo de México. Primer Informe Técnico IN209789. Proyecto DGAPA/UNAM: 181-205
- Sanders, H.L. 1969. Benthic marine diversity and stability-time hypothesis. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22:71-81
- Santos, S.L. & J.L. Simon. 1980. Response of soft-bottom benthos to annual catastrophic disturbance in a south Florida estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 3: 1-347.
- SARH. Comisión del Papaloapan. 1977. Recursos naturales de la cuenca del Papaloapan. *Inst. Mex. Rec. Nat. Renov.* Tomo I y II.
- Schotte, M. & R.W. Heard. 1991. Studies on the Crustacea of the Turks and Caicos Islands British West Indies II. *Armadilloniscus steptus* new species Isopoda (Oniscidea: Scyphacidae) from Pine Cay. *Gulf Res. Rep.*, 8(3): 247-250.
- Schotte, M., R.W. Heard & B. Kensley. 1991. Studies on the Crustacea of the Turks and Caicos Islands British West Indies III. Records of Marine Isopoda from Pine Cay, Fort George Cay, Water Cay and adjacent waters. *Gulf Res. Rep.*, 8(3): 251-258.
- Schram, F.R. 1984. Relationships within Eumalacostracan Crustacean. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 20(16): 301-312.
- Schram, F.R. 1986. Crustacea. Ed. Oxford Univ. Press. 606 p.
- Sheridan, P.F. 1979. Three New Species of *Melita* (Crustacea: Amphipoda) With Notes on the Amphipoda Fauna of the Apalachicola Estuary of Northwest Florida USA. *Northwest Gulf Sci.*, 3(2): 60-73.
- Sieg, J. & R.W. Heard. 1983. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico III. On the occurrence of *Teleotanis gerlachi* (Nototanaidae) in the eastern Gulf. *Gulf Res. Rep.*, 7(3): 267-272.
- Sieg, J. & R.W. Heard. 1985. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico IV. On *Nototanoides trifurcatus* n.gen. n.sp. with a Key to the Genera of Nototanaidae. *Gulf Res. Rep.*, 8(1): 51-62.

- Sieg, J. & R.W. Heard. 1989. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico VI. On the Genus *Mesotanais* Dollfus, 1897 with descriptions of two new species, *M. longisetosus* and *M. vadicola*. Gulf Res. Rep., 8(2):73-95.
- Sieg, J., R.W. Heard & J.T Ogle. 1982. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico II. The occurrence of *Halmyrapseudes bahamensis* (Apseudidae) in the eastern Gulf with redescription and ecological notes. Gulf Res. Rep., 7(2): 105-114.
- Sokal, R. & F.J. Rohlf. 1988. Biometría. Interamericana. México. 587 p.
- Stone, I. & R.W. Heard. 1989. *Excorallana delaneyi* new species (Crustacea: Isopoda: Excorallanidae) from the northeastern Gulf of Mexico with observations on adult characters and sexual dimorphism in related species of *Excorallana* Stebbing 1904. Gulf Res. Rep., 8(2): 199-212.
- Stoner, A.W. 1980^a. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. Bull. Mar. Sci., 30:537-551.
- Stoner, A.W. 1980^b. Perception and choice of substratum by epifaunal amphipods associated with seagrasses. Mar. Ecol. Prog. Ser., 3: 105-111.
- Stoner, A.W. 1982. The influence of benthic macrophytes on the foraging behavior of pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 58:271-284.
- Stoner, A.W. 1983. Distributional ecology of amphipods and tanaidaceans associated with three seagrass species. J. Crust. Biol., 3(4): 499-511.
- Stoner, A.W., M. Ray & J.M. Waite. 1995. Effects of a large herbivorous gastropod on macrofauna communities in tropical seagrass meadows. Mar. Ecol. Prog. Ser., 121(1-3): 125-137.
- Thistle, T. 1981. Natural physical disturbance and communities of marine soft bottoms. Mar. Ecol. Prog. Ser., 8: 1-223.
- Thom, R., B. Miller & M. Kennedy. 1995. Temporal patterns of grazers and vegetation in a temperate seagrass system. Aquat. Bot., 50(2): 201-205.
- Thomas, J.D. 1976. A Survey of Grammarid Amphipods of the Barataria Bay, Louisiana Region. Contrib. Mar. Sci., 20: 87-100.
- Thomas, J.D. 1997. Systematics, ecology and phylogeny of the Anamixidae (Crustacea: Amphipoda). Rec. Austr. Mus., 49(1): 35-98.
- Thomas, J.D. & J.L. Barnard. 1985^a. *Perioculodes cerasinus* new species. The 1st Record of the genus *Perioculodes* new record from the Caribbean Sea (Amphipoda: Oedicerotidae). Proc. Biol. Soc. Wash., 98(1): 98-106.
- Thomas, J.D. & J.L. Barnard. 1987. The Indo-Pacific *Audulla chelifera* new record reported from the Caribbean Sea (Crustacea: Amphipoda). Proc. Biol. Soc. Wash., 100(2): 364-370.
- Thomas, J.D. & J.L. Barnard. 1988. *Elasmopus balkomanus* new species from the Florida keys, USA, (Crustacea: Amphipoda). Proc. Biol. Soc. Wash., 101(4): 838-842.
- Thomas, J.D. & J.L. Barnard. 1990^a. *Gitana dominica* new species from the Caribbean Sea (Amphipoda: Amphilochidae). Proc. Biol. Soc. Wash., 103(3): 617-623.
- Thomas, J.D. & J.L. Barnard. 1991. A review of the genus *Iphimedia* (Crustacea: Amphipoda) with descriptions of the three new species from Australia, Papua New Guinea and Florida, USA. Invert. Tax., 5(2): 469-485.

- Thomas, J.D. & J.L. Barnard. 1991^a. Two new species of *Netamelita* from the Caribbean Sea (Crustacea: Amphipoda: Gammaridea). Proc. Biol. Soc. Wash., 104(3): 582-592.
- Thomas, J.D. & J.L. Barnard. 1992. *Podocerus kleidus* new species from the Florida keys (Crustacea: Amphipoda: Dulichiidae). Bull. Mar. Sci., 51(3): 309-314.
- Thomas, J.D. & R.W. Heard. 1979. A New Species of *Cerapus* Say, 1817 (Crustacea: Amphipoda) From the Northern Gulf of Mexico, With Notes on its Ecology. Proc. Biol. Soc. Wash., 92(1): 98-105.
- Thomas, J.D. & M. Ortiz. 1995. *Leucothoe laurensi*, a new species of leucothoid Amphipod from Cuban waters (Crustacea: Amphipoda: Leucothoidae). Proc. Biol. Soc. Wash., 108(4): 613-616.
- Tovilla, H.C. & G. de la Lanza. 1989. Contribución a la Biología de *Neritina virginea* (Mollusca) en comunidades de pasto marino *R. maritima* L. (Ruppiales) en el sistema lagunar de Alvarado, Ver., México. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México. Ser. Zool., 60(2): 143-158.
- Tresher, R.F., P.D. Nichols, J.S. Gunn, B.D. Bruce & D.M. Furlani. 1992. Seagrass detritus as the basis of a Coastal Planktonic food chain. Limnol. Oceanogr., 7(8): 1754-1758.
- Van Montfrans, J., R.L. Wetzel, & R.J. Orth. 1984. Epiphyte-grazer relationships in seagrass meadows: Consequences for seagrass growth and production. Estuaries, 7: 289-309.
- Verhoeven, J.T. 1979. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in western Europe I. Distribution of *Ruppia* representatives in relation to their autoecology. Aquat. Bot., 6:197-268.
- Verhoeven, J.T. 1980. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in western Europe II. Synecological classification, structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities. Aquat. Bot., 8:1-85.
- Vicente, V.P. 1992. A Summary of Ecological Information on the Seagrass Beds of Puerto Rico. En: Seeliger, V., (Ed.). Coastal plant communities of Latin America. Acad. Press Inc. USA.
- Villalobos, A., J.A. Juárez, S. Gómez, G. de la Lanza, M. Aceres, F. Manrique & J. Cabrera. 1966. Considerations on the hidrography and productivity of Alvarado Lagoon, Veracruz, Mexico. Proc. Gulf Carib., Fish Inst. Nineteenth Anual S., 75-85 p.
- Villalobos, A., J. Cabrera, F. Manrique, S. Gómez, V. Arenas & G. de la Lanza. 1969. Relación entre postlarvas planctónicas de *Penaeus* sp. y caracteres ambientales en la laguna de Alvarado, Ver., México. En: Simposio Mem. Inter. Lagunas Costeras. UNAM-UNESCO. Nov., México: 601-620
- Virnstein, R.W. 1995. Anomalous diversity of some seagrass-associated fauna in the Indian River Lagoon. Bull. Mar. Sci., 57(1): 75-78.
- Virnstein, R.W., W.G. Nelson, F.G. Lewis & R.K. Howard. 1984. Latitudinal patterns in seagrass epifauna: Do patterns exist an can they be explained? Estuaries, 7(4): 310-330.
- Watling, L. 1981. An alternative Phylogeny of Peracarid Crustaceans. J. Crust. Biol., 1(2): 201-210.

- Watling, L. 1983. Peracaridan Disjunct and its bearing on Eumalacostracan Phylogeny with a redefinition of Eumalacostracan Superorders. En: Schram, F. (Ed.). Crustacean Issues 1; Crustacean Phylogeny. A.A. Balkema Publishers, Rotterdam, 213-228.
- Wellborn, G.A. & J.V. Robinson. 1991. The influence of fish predation in an experienced prey community. C. J. Zool., 69(10): 2515-2522.
- Wetzel, R.G. 1964. A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phitoplankton in a large, shallow lake. Int. Revue Ges. Hidrobiol., 49(1): 1-61.
- Winfield, I. & J. Franco. 1992. Algunas consideraciones ecológicas de *Discapseudes holthuisi* (Bâcescu y Gutu, 1975) (Tanaidacea) de Sontecomapan, Ver. Rev. Inv. Mar., 13(3): 254- 274.
- Winfield, I. & M. Ortiz. 1995. Nuevo registro de *Leptocheirus rhizophorae* en el Golfo de México. Rev. Biol. Trop., 43(1-3): 326.
- Zajac, R.N. & R.B. Whitlach. 1982. Responses of estuarine fauna to disturbance II. Spatial and temporal variation of succession. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10:1-15.
- Zimmerman, R., R. Gibson & J. Harrington. 1977. Gammaridean amphipod feeding strategies in a Florida seagrass bed. Proc. Ass. Island Mar. Lab. Caribb., Mayaguez, 12: 1-20.
- Zimmerman, R., R. Gibson & J. Harrington. 1979. Herbivory and detritivory among Gammaridean amphipods from a Florida seagrass community. Mar. Biol., 54(1): 41-47.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Elva Escobar, por su valiosa dirección.

Al Dr. Manuel Ortiz y Dra. Norma Montes, por su inapreciable amistad caribeña.

Al comité revisor: Dr. Fernando Alvarez, Dr. Sergio Cházaro, Dr. Ramiro Román, Dr. Singaraju Sarma, Dra. Margarita Gallegos y Dra. Laura Sanvicente, por sus críticas y comentarios.

Al Biól. Atahualpa de Sucre, Biól. Alberto Morales y M. en C. Guillermo Horta por los análisis suscitados bajo los rayos del Sol.

Al Dr. Angel Durán, por su orientación en el aspecto estadístico.

A la Ecobanda del laboratorio de Ecología- Campus Iztacala.