

*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*  
Universidad Nacional Autónoma de México



**“DINÁMICA TRÓFICA DE LA COMUNIDAD DE PECES  
DOMINANTES EN LA LAGUNA LAS PALMAS, CAMPECHE”**

**T E S I S**

Que para obtener el grado académico de

**MAESTRA EN CIENCIAS  
(BIOLOGÍA MARINA)**

**PRESENTA**

**BIOL. ROSALINA CASTILLO VELÁZQUEZ.**

**Directora de Tesis: Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui.**

**Comité Tutorial: Dr. Xavier Chiappa Carrara.**

**Dr. Carlos Robinson Mendoza.**

**Dr. Hugo Aguirre Villaseñor.**

**Dra. Nandini Sarma.**

**México, D. F., 2005.**



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.

## **DEDICATORIAS**

A mis padres: Eulalia y Ricardo, por todo lo que me han dado.

A mis hermanas y hermano: Socorro, Sergio, Celina y Norma por su cariño y continua preocupación por mi bienestar.

A mis cuñados y cuñada: Manuel, Martha, José Luis y Alfredo, por toda la ayuda que bajo cualquier circunstancia me brindan.

A mis sobrinos: Manuel Ricardo, Martha Yadira, Katia, Sergio, Edgar, José Iván, Mirna y Hebe, por darme innumerables momentos de alegría y permitirme estar cerca de ustedes, dándome la oportunidad de sentir lo más parecido a lo que es el amor de madre.

## AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui por asesorar este trabajo, por su paciencia y tolerancia al explicar y ayudar siempre que lo requerí; procurándome seguridad y bienestar en todas mis visitas a Ciudad del Carmen, Campeche, y Sisal, Yucatán.

Al Dr. Xavier Chiappa Carrara, por orientarme en todo momento del desarrollo de éste trabajo, aclarando mis dudas desde las más simples hasta las más complicadas; por su disposición, atención y su trato siempre respetuoso, cordial y amable.

A la Dra. Nandini Sarma, Dr. Hugo Aguirre Villaseñor y Dr. Carlos Robinson Mendoza por sus acertadas recomendaciones, sugerencias y correcciones que ayudaron a mejorar éste trabajo.

Al Dr. Samuel Gómez Aguirre, mi cariño, respeto, admiración y gratitud eterna; por permitirme trabajar en su laboratorio y especialmente por dejar conocerlo como persona e investigador, honesto, responsable y comprometido.

A los profesores: Arturo Carranza Edwards, Leticia Rosales Hoz, Margarito Álvarez Rubio, Adela Monreal Gómez, David Salas León, Adolfo Molina Cruz<sup>†</sup> y Javier Alcocer Durand, por sus enseñanzas.

A la Dra. Gloria Vilaclara por el préstamo de la balanza analítica.

Al Dr. Martín Merino Ibarra, coordinador del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por la ayuda que me otorgo en los momentos en que fue necesario.

A Norma Suazo, Guadalupe Godoy, Gabriela Almaráz, Diana Juárez y Chantal Ruiz por su amabilidad y oportuna orientación durante mi permanencia en el posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por las becas que me fueron otorgadas y que ayudaron a poder dedicarme en tiempo completo a mis estudios de maestría.

A los M. en C. Maribel Badillo de Gallardo y Alfredo Gallardo Torres, por su confianza, cariño y amistad, al incluirme en los momentos importantes de sus vidas, así como por la ayuda en la realización de este trabajo.

A todo el grupo de trabajo de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, antes instalados en Ciudad del Carmen, Campeche y ahora en Sisal, Yucatán. De forma muy especial y cariñosa a la Dra. Gabriela Gaxiola Cortes, M. en C. Ariadna Sánchez Arteaga, M. en C. Nelda U. López Moya, Biol. Erika Magallón Gayón, Ing. Vianey E. Sosa Koh, Biol. Gemma L. Martínez y Biol. Claudia Galicia González; así como a Teresa Rangel por su amistad, ayuda, cariño, cuidados y protección, a su lado durante mis estancias me hicieron sentir como en casa, siempre les estaré eternamente agradecida.

A los M. en C. Mario Martínez Mayén y Jesús Lozada García por su apoyo y orientación en la determinación de algunas presas, así como por su amistad.

A mis compañeros y amigos: Gabriela Rosiles, Daniela Castro, Azucena Carballido, Maribel Morales, Maripili Ramírez, Rocío Rojas, Aldo Aquino, Jesús Antonio Rojas, Yemín Hernández y Roberto González, por su amistad y camaradería.

A mis amigas Liliana Suárez y Olivia Saldaña, por el cariño, confianza y solidaridad que durante estos 18 años nos han permitido ser amigas entrañables.

A los médicos, enfermeras y demás personal de los servicios de endocrinología, ginecología, oftalmología y cirugía reconstructiva del hospital “20 de Noviembre”, y de los servicios de nefrología y ortopedia del hospital “Darío Fernández”, ambos del ISSSTE, gracias a sus cuidados, recomendaciones y guía he podido cumplir con este nuevo objetivo en mi vida.

# ÍNDICE

Resumen	12
Introducción	15
Hipótesis	21
Objetivos	22
Área de estudio	23
Material y método	26
Resultados	
Relación peso-longitud y Factor de condición	36
Alimentación en las épocas climáticas	40
Alimentación en el desarrollo ontogénico	52
Alimentación de las poblaciones en su conjunto	67
Discusión	70
Conclusiones	89
Apéndices	92
Literatura citada	101

# ÍNDICE DE TABLAS, FIGURAS Y APÉNDICES

## TABLAS

- Tabla 1. Resultados de los ensayos con diferentes concentraciones de sucrosa y variaciones en la velocidad de centrifugación 30
- Tabla 2. Resultados de la prueba de t-Student para determinar si la pendiente de la relación peso-longitud patrón (b) es igual a tres, \* <0.05, NS no significativo. 36
- Tabla 3. Resultados del ANOVA y comparaciones post hoc (Student-Newman-Keulls) sobre el factor de condición en las épocas climáticas para *Bairdiella ronchus*, *Cathorops melanopus*, *Centropomus undecimalis*, *Diapterus rhombeus* y *Sphoeroides testudineus*. P<0.001\*, P<0.05\*\*, NS no significativa. Las líneas indican grupos de medias iguales. 38
- Tabla 4. Porcentaje de similitud de dieta entre especies por épocas climáticas. Valores > 60% en negritas denotan una similitud significativa. 50
- Tabla 5. Porcentaje de similitud de la dieta entre individuos de diferentes estados de desarrollo ontogénico que coincidieron en una misma época climática. Números en negritas denotan similitud significativa (>60%). 55

## FIGURAS

Figura 1. Sistema lagunar Pom- Atasta-Puerto Rico donde se ubica la laguna Las Palmas (coloreada). 25

Figura 2. Diagrama de las fracciones formadas por centrifugación de soluciones de sucrosa para separar diferentes componentes del contenido estomacal. A. Material no identificable, 1. Primera fracción, 2 Segunda fracción, 3. Tercera fracción y 4. Cuarta fracción.. 30

Figura 3. Diagrama para el análisis gráfico de las estrategias alimentarias utilizando datos de contenido estomacal (Amundsen *et al.*, 1996). 33

Figura 4. Relaciones peso (g) - longitud patrón (mm) de *Bairdiella ronchus* (a), *Cathorops melanopus* (b), *Centropomus undecimalis* (c), *Diapterus rhombeus* (d) y *Sphoeroides testudineus* (e), Se indican las ecuaciones que representan dichas relaciones, el coeficiente de determinación  $R^2$ , así como el número de organismos (n) utilizados en cada caso. Notar que las escalas son diferentes. 37

Figura 5. Factor de condición de *Bairdiella ronchus* (a), *Cathorops melanopus* (b), *Centropomus undecimalis* (c), *Diapterus rhombeus* (d) y *Sphoeroides testudineus* (e) en cada época climática: lluvias, nortes y secas. El punto es el valor de la media, la caja es el error estandar y los alambres el intervalo de confianza 95%. Notar que las escalas son diferentes. 39

Figura 6. Número de componentes alimentarios distintos consumidos por *Bairdiella ronchus*, *Cathorops melanopus*, *Centropomus undecimalis*, *Diapterus rhombeus* y *Sphoeroides testudineus* en cada una de las épocas climáticas. 41

Figura 7A. Estrategia de alimentación de *Bairdiella ronchus* en la época de lluvias (A), nortes (B) y secas (C). La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3. 42



Figura 7B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Bairdiella ronchus* para las tres épocas climáticas. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños. 43

Figura 8A. Estrategia de alimentación de *Cathorops melanopus* en la época de lluvias (A), nortes (B) y secas (C). La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3. 44

Figura 8B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Cathorops melanopus* para las tres épocas climáticas. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños. 44

Figura 9A. Estrategia de alimentación de *Centropomus undecimalis* en la época de lluvias (A), nortes (B) y secas (C). La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3. 45

Figura 9B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Centropomus undecimalis* para las tres épocas climáticas. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños. 46

Figura 10A. Estrategia de alimentación de *Diapterus rhombeus* en la época de lluvias (A), nortes (B) y secas (C). La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3. 47

Figura 10B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Diapterus rhombeus* para las tres épocas climáticas. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños. 47

Figura 11A. Estrategia de alimentación de *Sphoeroides testudineus* en la época de lluvias (A), nortes (B) y secas (C). La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3. 48

Figura 11B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Sphoeroides testudineus* para las tres épocas climáticas. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños. 49

Figura 12. Dendograma que agrupa a las especies por disimilitud (distancia euclidiana) por época climática, lluvias (a), nortes (b) y secas (c). 51

Figura 13A. Estrategia de alimentación de *Bairdiella ronchus* para cada estadio del desarrollo ontogénico. La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3. 53

Figura 13B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Bairdiella ronchus* para los distintos estados del desarrollo ontogénico. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños. 54

Figura 14A. Estrategia de alimentación de *Cathorops melanopus* para cada estadio del desarrollo ontogénico. La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3. 57

Figura 14B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Cathorops melanopus* para los distintos estados del desarrollo ontogénico. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

58

Figura 15A. Estrategia de alimentación de *Centropomus undecimalis* para cada estadio del desarrollo ontogénico. La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3. 59

Figura 15B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Centropomus undecimalis* para los distintos estados del desarrollo ontogénico. Valores

promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños. 61

Figura 16A. Estrategia de alimentación de *Diapterus rhombeus* para cada estadio del desarrollo ontogénico. La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3. 62

Figura 16B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Diapterus rhombeus* para los distintos estados del desarrollo ontogénico. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

63

Figura 17A. Estrategia de alimentación de *Sphoeroides testudineus* para cada estadio del desarrollo ontogénico. La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3. 65

Figura 17B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Sphoeroides testudineus* para los distintos estados del desarrollo ontogénico. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

66

Figura 18. Esquema de la red trófica de las poblaciones de peces dominantes en Las Palmas: *Bairdiella ronchus*, *Cathorops melanopus*, *Diapterus rhombeus*, *Sphoeroides testudineus*, y del depredador tope *Centropomus undecimalis* en la laguna Las Palmas. 69

## APÉNDICES

Apéndice A. Número de ejemplares revisados en las épocas climáticas y en cada estadio del desarrollo ontogénico. ■ indica las tallas sexualmente maduras. 92

Apéndice B. Componentes alimentarios consumidos por las especies durante las épocas climáticas, Br, *Bairdiella ronchus*; Cm, *Cathorops melanopus*; Cu, *Centropomus undecimalis*; Dr, *Diapterus rhombeus*; St, *Sphoeroides testudineus*. 94

Apéndice C. Componentes alimentarios consumidos por las especies durante su desarrollo ontogénico; Br, *Bairdiella ronchus*; Cm, *Cathorops melanopus*; Cu, *Centropomus undecimalis*; Dr, *Diapterus rhombeus*; St, *Sphoeroides testudineus*. La talla es la longitud patrón en mm de cada especie, para más detalles sobre los intervalos de clase de talla ver apéndice A. 97

Apéndice D. Referencias de otros trabajos sobre las especies incluidas en éste trabajo y sobre especies simpátricas. 100

## RESUMEN

Las lagunas costeras son sistemas altamente rigurosos debido a las fluctuaciones en los factores fisicoquímicos. Transfieren la energía de productores primarios y del detrito a otros niveles tróficos dentro del sistema y hacia aguas adyacentes. Son consideradas áreas trascendentales para la reproducción, crianza, alimentación y protección de muchas especies de importancia comercial, de su adecuado manejo dependen algunas pesquerías.

Los estudios relacionados con la ecología trófica de sistemas lagunares-estuarinos permiten entender el papel funcional de los peces. Cambios ontogénicos en la dieta son referidos a las diferentes especializaciones morfológicas, y como una consecuencia evolutiva que disminuye la competencia por un mismo recurso. Se sabe que la distribución y abundancia del neoton estuarino y su alimento, está influenciado por factores bióticos y abióticos que varían a través de las épocas climáticas durante el ciclo anual.

Se realizaron 12 muestreos mensuales en la laguna Las Palmas (de agosto de 1999 a julio 2000). Para la captura de los peces se utilizó una red de arrastre camaronero de prueba con luz de malla de 1.25 cm y 2.5 m de abertura de trabajo. Cada arrastre se realizó a una velocidad y tiempo promedio constantes. En cada estación de muestreo se obtuvieron los parámetros de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y pH del agua de superficie y fondo. Se analizó el contenido estomacal de 919 ejemplares pertenecientes a cuatro especies dominantes de la lagunas Las Palmas, Campeche: *Bairdiella ronchus*, (Cuvier, 1820), *Cathorops melanopus*, (Günther, 1864), *Diapterus rhombeus* (Cuvier, 1839) y *Sphoeroides testudineus* (Linnaeus, 1754), y del depredador tope *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792). Para el análisis de contenido estomacal de *C. melanopus* y *D. rhombeus* se utilizó la técnica implementada por Lamers (1962) utilizando soluciones de sucrosa al 50 y 70% con centrifugación a diferentes velocidades. Para el análisis de la alimentación de acuerdo a la época climática, el año se dividió en tres épocas climáticas con base en las fluctuaciones de los factores fisicoquímicos antes mencionados (marzo-mayo: Época de secas; junio-octubre: época de lluvias; y

noviembre-febrero: época de nortes). Para el análisis de contenido estomacal a lo largo del desarrollo ontogénico, se determinaron los intervalos de clase de talla para cada una de las especies mediante el modelo de Sturget.

Utilizando resultados de frecuencia y de abundancia (biomasa) de las presas encontradas en el contenido estomacal y mediante el análisis gráfico propuesto por Amundsen, Gabler y Staldvik (1996) se pudo: a) Determinar la estrategia alimentaria: especializada o generalizada, b) Contribución a la amplitud del nicho trófico: componente entre fenotipos o componente dentro de fenotipos y c) Importancia de la presa: dominante o rara.

Se calculó el índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins, además se calculó el porcentaje de solapamiento.

Los resultados indican que *Bairdiella ronchus*, *C. melanopus*, *D. rhombeus* y *S. testudineus* son especies generalistas que aprovechan la disponibilidad de presas debido a alta productividad de la laguna; las presas más frecuentes y abundantes fueron los tanaidáceos, peces, braquiuros, crustáceos, ostrácodos, peneidos, bivalvos, copépodos, clorofitas y oligoquetos, existiendo otros componentes alimentarios que fueron específicos para cada especie. Por su parte *C. undecimalis* es más especialista en el consumo de peces y peneidos.

Se encontraron diferencias en la amplitud del nicho trófico, sin embargo la contribución a la amplitud del nicho trófico fue similar en las épocas climáticas, para *B. ronchus* y *D. rhombeus* la contribución al nicho trófico fue entre fenotipos, mientras que para *C. melanopus*, *C. undecimalis* y *S. testudineus* se presentó una mezcla de estrategias. Aunque muchas de las presas fueron consumidas por la mayoría de las especies en las mismas épocas climáticas no existió similitud significativa en la alimentación entre especies en las épocas climáticas.

Por otra parte la alimentación en el desarrollo ontogénico mostró cambios. Para *B. ronchus*, *C. melanopus*, *S. testudineus* y *C. undecimalis* se volvió más especializada en las tallas más grandes; para *D. rhombeus*, ejemplares de tallas pequeñas y grandes mostraron una alimentación más especializada, y las tallas intermedias consumieron una mayor diversidad de

presas, con una contribución a la amplitud del nicho trófico principalmente entre fenotipos. En el desarrollo ontogénico la alimentación de las especies más abundantes (*C. melanopus*, *D. rhombeus* y *S. testudineus*) mostraron similitud significativa entre las clases de tallas intermedias. Entre tallas pequeñas y grandes se encontraron componentes alimentarios dominantes específicos, resultando en una repartición de recursos en tiempos específicos y evitando similitud significativa.

El análisis cluster muestra que en la época de lluvias y secas *C. undecimalis* está relativamente separado de las demás, reflejando que el robalo tiene una posición trófica diferente a las otras especies. En la época de nortes el dendrograma formó un grupo con *B. ronchus*, *C. melanopus* y *S. testudineus*, y otro con *D. rhombeus* y *C. undecimalis*. Debido a cambios en la alimentación de *C. undecimalis* asociados al aumento en la productividad de la laguna, con una mayor similitud en su alimentación con respecto a las especies que forman parte de la trama trófica basada en el detrito.

La trama trófica en la Laguna Las Palmas para la comunidad de peces dominantes se basa en el detrito, comunidad microbiana y de ahí pasa al nivel trófico siguiente (bentos), el cual es consumido al igual que el detrito por consumidores de primer y segundo orden hasta llegar a consumidores de tercer orden. La trama trófica de la que forma parte el depredador tope *C. undecimalis* se basa en la producción primaria, la cual se interconecta a la del detrito mediante el consumo de fitoplancton por organismos bentónicos, por sedimentación de fitoplancton directamente o vía fecal de herbívoros. Ambas tramas tróficas son simultáneas y están interconectadas.

La laguna Las Palmas es muy productiva, y sostiene una gran diversidad y abundancia de especies, proveyendo una gran variedad y cantidad de organismos presa, permitiendo la coexistencia de diversas especies y tallas de peces que reparten los recursos tróficos temporalmente, tanto a lo largo del año como a lo largo del desarrollo ontogénico.

## INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la ictiofauna de los sistemas costeros, es uno de los aspectos más importantes en el estudio de la biología y ecología de las comunidades acuáticas ya que sienta las bases para evaluar los recursos explotados. Los peces son el grupo dominante del necton estuarino, y comprenden tanto especies nadadoras de superficie como especies bentónicas, pero que pueden alimentarse en la columna de agua.

De los sistemas costeros, las lagunas costeras son consideradas áreas trascendentales para la crianza, crecimiento, reproducción y alimentación de muchas especies de peces, con un gran número de hábitats diferentes que contienen variedad de fuentes de alimento (Knox, 2000). Son ambientes altamente productivos que sostienen un gran número de especies de peces y transfieren energía hacia el mar. Numerosos trabajos indican la complejidad de estos sistemas y la importancia de su adecuado manejo (Whitfield, 1997; Sheaves y Molony, 2000; Hurst y Conover, 2001).

Las lagunas costeras se caracterizan por presentar fluctuaciones de salinidad, oxígeno disuelto y temperatura, por lo que son considerados sistemas altamente rigurosos para los organismos que en ellas habitan. Además, en estos sistemas los peces crecen rápido y los ciclos de vida son cortos, con la mayoría de los peces madurando en menos de un año. La época de crecimiento se extiende durante casi todo el año, y los peces juveniles se reclutan permanentemente (Yáñez, 1985). Estos sistemas sostienen tramas tróficas delicadas y cortas (Contreras, 1985), con pocos pasos energéticos desde los productores primarios hasta los carnívoros (Day y Yáñez, 1985). Por ello, la energía disponible es aprovechada al máximo antes de que gran parte de ésta se exporte al mar colindante.

Uno de los aspectos más importantes para el conocimiento de los ecosistemas, es el estudio de las cadenas tróficas y las diversas interacciones depredador-presa entre los grupos funcionales que las constituyen (Cruz, 1998). Por ello, surge la necesidad de conocer las interrelaciones



entre las distintas especies y las características de la trama trófica, requiriendo describir inicialmente los hábitos alimentarios individuales de las especies presentes en la comunidad (Raymundo-Huizar *et al.*, en prensa).

Los estudios relacionados con la ecología trófica del necton permiten entender el papel funcional de los peces dentro del ecosistema (Cruz, 2000), enfatizando en el cambio ontogénico y su relación con las variaciones de la dieta, que en muchos casos es referido a una consecuencia evolutiva que disminuye la competencia por un mismo recurso (Caso *et al.*, 1986; Samano *et al.*, 1998). Durante el ciclo de vida, muchos peces cambian los principales componentes alimentarios conforme la talla aumenta (Vega, 1990). Esto es el resultado de la capacidad para atrapar distintos tipos de presas con relación a las diferentes especializaciones morfológicas (VanderKooy, 2000).

Los cambios en los hábitos alimentarios de las especies de peces también están influenciados por cambios estacionales (Vega, 1990), que se relacionan con el patrón de la historia de vida de las presas. Los hábitos alimentarios también varían dependiendo de la actividad alimentaria de los mismos peces, lo que a su vez, modifica la distribución y la abundancia de las presas (Wootton, 1990). Dada la gran variedad en la dieta, es conveniente revisar los patrones de comportamiento alimentario para describir mejor las categorías tróficas, enfatizando en la descripción de las estrategias alimentarias. Esta se define como el comportamiento utilizado por un grupo de organismos para la obtención, manipulación e ingestión de alimento (Allaby, 1998; Lincoln *et al.*, 1998), incluyendo las modalidades sensoriales, y las interacciones entre el comportamiento alimentario y el hábitat (Keenleyside, 1979).

Bajo este concepto, en una comunidad existen especies que coinciden en la utilización de recursos alimentarios, por lo cual es fundamental determinar los factores bajo los cuales las especies utilizan recursos específicos, y el consecuente traslape de la dieta. De igual manera, es importante entender la repartición de recursos alimentarios entre especies cercanas como un mecanismo que reducen la presión hacia un determinado recurso.

Se sabe que la distribución del necton estuarino y su alimento está influenciada por factores bióticos y abióticos, pero pocos estudios de tramas tróficas nectónicas han incluido estudios detallados sobre estos factores ambientales concomitantes (De Sylva en Knox, 2000). El necton juega un papel dominante en las redes tróficas estuarino-lagunares, ya que ellos ocupan la cima y nivel medio de la pirámide alimentaria, y regulan la presión de depredación en los niveles tróficos inferiores. Existe una gran cantidad de taxa que son consumidos por los peces, siendo su composición y abundancia relativa variables tanto espacial como temporalmente dentro de las mismas especies de peces.

En la década de los ochenta se reconoció que existe poca información sobre el estudio de especies dominantes en áreas tropicales y subtropicales, tal como la Laguna de Términos y los sistemas fluvio-lagunares asociados (Yáñez, 1985). Además de contar con información limitada, el estudio de este sistema constituía un problema complejo de abordar por situarse en un entorno de comunidades multiespecíficas de alta diversidad. Esto sigue siendo cierto aún, a pesar de que la Laguna de Términos es uno de los sistemas más estudiados en nuestro país. Faltan trabajos que aborden la dinámica e interacciones tróficas de las poblaciones, tanto de los vegetales como de los diversos grupos animales, que en su conjunto son la base de la producción energética utilizable para niveles tróficos superiores (Bowen, 1993; Vega *et al.*, 1993; Llanso *et al.*, 1998).

Durante las décadas de los setenta y ochenta, realizaron múltiples investigaciones sobre diversos temas relacionados con la Laguna de Términos (Yáñez y Nugent, 1977; Vargas *et al.* 1981; Yáñez, 1981; Yáñez, 1982; Yáñez *et al.*, 1993). En estos trabajos se discutieron aspectos ecológicos de estos sistemas y el papel trascendental de los peces. Sin embargo, muchos de ellos sólo describen la alimentación de algunas especies de manera individual. Los trabajos sobre dinámica e interacciones tróficas también son abundantes (Costa, 1998; Cruz *et al.*, 2000; Vargas *et al.*, 1981; Jardel *et al.*, 1987; Llanso *et al.*, 1998; Vega y Arreguin, 2001), y en ellos se abordan diferentes temas relacionados a lagunas costeras, a la relación depredador-presa, los flujos energéticos, la importancia del detrito y manglar como base para niveles tróficos superiores. De manera más puntual existen los trabajos que determinan las preferencias alimentarias y nictimerales de algunas especies, principalmente de aquellas con

importancia económica (Vasconcelos y Braga, 1980; Lara *et al.*, 1981; Arias y Bashirullah, 1984; Chavance *et al.*, 1984; Guevara *et al.*, 1994; Luczkovich *et al.*, 1995; Vasconcelos y Silva, 1998; Aguirre y Díaz, 2000; Ayala *et al.*, 2001). Sin embargo aún existen pocos trabajos que describan la dinámica trófica del conjunto de especies.

Los estudios sobre dinámica trófica de peces son importantes por que indican las relaciones tróficas de las diferentes especies, así como de forma general el flujo de energía en las comunidades lagunares. Dichos estudios muestran las relaciones depredador-presa, consumidor-productor, lo que es esencialmente valioso cuando existen en el ambiente otros grupos que también tienen importancia en cuanto al funcionamiento del sistema. Finalmente, los estudios sobre dinámica trófica proveen de información sobre las relaciones ecológicas entre las especies estudiadas permitiendo una interpretación funcional de las lagunas costeras.

La importancia de estudios sobre dinámica trófica en lagunas como Las Palmas radica en que estos sistemas pueden ser manejadas como grandes estanques de cultivo para piscicultura (Ardizzone *et al.*, 1988). Por ello, es de vital importancia conocer aspectos básicos de la trofodinámica de las especies que han sido determinadas como dominantes con alta abundancia numérica, peso y frecuencia en Las Palmas (datos no publicados; Pérez, 2000), y que son potencialmente cultivables (Chavez y Hamman, 1989). Por otra parte, es importante cuantificar el traslape trófico de especies coexistentes para establecer la estructura de la red trófica en ecosistemas costeros, la disponibilidad de fuentes alimentarias, y la competencia por ciertos recursos (Caragistou y Papaconstantinou, 1993).

Para conocer los hábitos alimentarios de los peces se ha empleado frecuentemente el índice de importancia relativa, el cual integra los métodos de frecuencia de ocurrencia, numérico y volumétrico o gravimétrico (Cortés, 1997). Sobre este índice existen algunas críticas en las que se manifiestan sus ventajas y desventajas. Este índice es una medición estandarizada de la dieta (Cortés, 1997), por lo cual no permite apreciar claramente lo que cada método por si mismo indica. El porcentaje de frecuencia de ocurrencia muestra qué tan común es la presa en la alimentación del depredador, así como qué tan uniforme es el grupo de depredadores que selecciona a un grupo de presas en particular. Por lo tanto, este porcentaje indica la

importancia en la selección de presas, y provee información sobre la amplitud del nicho trófico. El porcentaje numérico, por su parte, indica el comportamiento alimentario y el esfuerzo que hace el depredador para obtener sus presas. Para algunos autores el porcentaje gravimétrico y/o volumétrico puede reflejar el valor nutricional (Chávez y Arman, 1989, Mümatz y Jorgensen, 1999) aunque no siempre ocurre así.

Otros métodos que combinan de forma distinta los porcentajes de frecuencia de ocurrencia, numérico y gravimétrico o volumétrico han sido propuestos. Costello (1990) propone un análisis gráfico, colocando en el eje de las abscisas la frecuencia de ocurrencia y en el eje de ordenadas el porcentaje de abundancia específica en volumen o peso. A partir de esta representación gráfica se puede determinar la estrategia alimentaria y la importancia de la presa de acuerdo a la distribución de puntos. Amundsen *et al.* (1996), modificaron el método de Costello, y aunque utilizan los mismos porcentajes de frecuencia de ocurrencia y abundancia específica, incluyen la determinación de la contribución a la amplitud del nicho trófico del conjunto de los distintos componentes de la dieta. Esto se refiere a que la amplitud del nicho de una población dependerá de la variabilidad de los recursos utilizados por cada uno de sus individuos, es decir, si una población utiliza una gran variedad de recursos esto puede ser el resultado de que: a) cada individuo de la población consume ciertos tipos de presas de todo el conjunto de presas y la variación está dada por las diferencias entre fenotipos (BPC por sus siglas en inglés), o b) todos los individuos de la población consumen presas en una composición similar, pero la dieta individual es muy diversa, de tal forma que la variación está dada por las diferencias dentro de cada fenotipo (WPC).

Otra variante al método de Costello es la propuesta por Cortés (1997), en la que incluye el porcentaje numérico además del de frecuencia de ocurrencia y abundancia (gravimétrico o volumétrico). Este método es una representación gráfica tridimensional.

Para la utilización correcta de todos estos métodos es importante tomar en cuenta que si se considera el contenido estomacal de un individuo como una muestra estadística del espectro alimenticio de su especie (una unidad de muestreo), los diferentes componentes tróficos que forman parte de dicha muestra no constituyen verdaderas réplicas de sí mismos (Hurlbert,

1984). Al respecto varios trabajos señalan los riesgos de la pseudorreplicación en el manejo e interpretación de datos (Wilbert, 1993; Hurlbert y White, 1993; Lombardi y Hurlbert, 1996; Riley, 1998, Krebs, 1999), y subrayan la importancia del correcto uso y aplicación de los mismos (Raymundo–Huizar *et al.*, en prensa)

Considerando lo anterior, el presente trabajo busca conocer los mecanismos ecológicos que determinan el comportamiento trófico de algunas especies dominantes de la comunidad de peces de la laguna Las Palmas, durante un ciclo anual. Pretende comprender la dinámica de las interacciones tróficas en cuanto a los cambios que pueden presentarse durante las diferentes épocas climáticas, y conforme aumenta la talla de cada especie. De acuerdo con un análisis de Olmstead-Tukey, las especies de peces dominantes en la laguna de Las Palmas son: *Cathorops melanopus* (Günther, 1864) *Diapterus rhombeus* (Cuvier, 1829), *Bairdiella ronchus* (Cuvier, 1830) y *Sphoeroides testudineus* (Linnaeus, 1758). A pesar de que el robalo blanco, *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792), no fue clasificado como una especie dominante, también será incluido en el presente trabajo dado su alto valor comercial y su importancia como depredador tope en la dinámica trófica de la laguna.

## HIPÓTESIS

- Si las variaciones en los factores fisicoquímicos de la laguna Las Palmas son determinantes para la caracterización de cada época climática, y repercuten en la dinámica poblacional, abundancia, diversidad y disponibilidad organismos que son presas potenciales y factibles de ser consumidas por las especies de estudio, entonces se encontrarán diferencias en la alimentación de cada especie con relación a la época climática.
- Si el consumo de presas está en función de la morfología, adaptación y capacidad de captura en diferentes etapas del crecimiento en cada especie, entonces se presentará variación en la alimentación a lo largo de las diferentes etapas del desarrollo ontogénico.

## OBJETIVO GENERAL

Conocer la dinámica trófica de la comunidad de peces dominantes de la laguna Las Palmas (Campeche) considerando dos escalas temporales: El ciclo anual y a lo largo del desarrollo ontogénico.

## OBJETIVOS PARTICULARES

1. Conocer los hábitos alimentarios de cuatro especies dominantes en la laguna Las Palmas: *Cathorops melanopus* (Günther, 1864), *Diapterus rhombeus* (Cuvier, 1829), *Bairdiella ronchus* (Cuvier, 1830), *Sphoeroides testudineus* (Linnaeus, 1758) y del depredador tope *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792).

2. Conocer la estrategia alimentaria, importancia de los diferentes tipos de presas y la contribución a la amplitud del nicho trófico de estas especies.

3. Determinar las diferencias en los hábitos alimentarios de cada una de las especies de acuerdo a:

- Las épocas climáticas.
- Su desarrollo ontogénico.

4. Realizar un diagrama de las relaciones tróficas de la comunidad de peces dominantes y del depredador tope.

## ÁREA DE ESTUDIO

El área en estudio se localiza a unos 20 Km hacia el oeste de Ciudad del Carmen, Campeche, entre las coordenadas 92°05' - 91°50' longitud Oeste y 18°34' - 18°40' latitud Norte (Figura 1). Esta posición geográfica corresponde a la provincia fisiográfica denominada llanura costera del golfo (Gutiérrez *et al.*, 1982, Contreras, 1985), cuya área se ha incrementado por procesos sedimentarios fluvio-deltaicos de los ríos Grijalva-Usumacinta.

El origen geológico de la zona de la Laguna de Términos proviene de una depresión de la plataforma continental interna, separada del golfo de México por una barrera arenosa con desarrollo de pantanos de manglar tipo IIIA (Lankford, 1977). El suelo está formado por regosoles átricos que son de origen marino de alta concentración de sal sódica, y caracterizado por ser arenoso y salino. También hay suelo de acumulación de materia orgánica arcilloso y pesado, que permite conservar la humedad. La zona tiene un clima del tipo Aw, cálido subhúmedo con lluvias en invierno, en el que existen marcadas diferencias climáticas (García, 1978).

La Laguna de Términos está conectada al golfo de México por dos bocas, al Oeste la boca del Carmen y al Este, Puerto Real. Cincuenta por ciento del agua de la laguna es renovada cada nueve días principalmente por acción de la marea, la cual es mixta diurna en el cuerpo principal de la laguna, y mixta semidiurna en las bocas, con una fluctuación de 0.3m y con velocidad promedio de  $1.3\text{ms}^{-1}$  (David y Kjerfve, 1998). Salas y Monreal (1989) consideran que aunque los componentes de marea principal lunar ( $M_2$ ) y principal solar ( $S_2$ ) tienen poca importancia, son los causantes de que la marea en la laguna, en ciertos días, se comporte como marea mixta con dos pleamares y dos bajamares en un día de marea.

La laguna de Las Palmas, se localiza al oeste de la Laguna de Términos y forma parte del sistema lagunar Pom-Atasta-Puerto Rico. Es una laguna circular, de aproximadamente 20 hectáreas, que tiene conexión con la laguna de Puerto Rico mediante una boca estrecha con



dos pequeños islotes en el Este. Las Palmas es una laguna somera, con una profundidad media de  $1.7 \pm 0.3$  m que se incrementa poco hacia el centro del cuerpo lagunar (profundidad máxima:  $1.9 \pm 0.3$  m). El margen interno de la laguna, al igual que el resto de la región, está formado por extensos bosques de mangle *Rhizophora mangle*, *Avicenia germinans* y *Laguncularia racemosa*, y a su vez, la laguna está rodeada por pantanos y zonas de inundación que son la principal fuente de materia orgánica y sedimentos (Contreras, 1985). Las Palmas está desprovista de vegetación sumergida y el fondo se caracteriza por presentar una gran acumulación de materia orgánica ( $3.28 \pm 0.22$  % de C orgánico; Mascaró, 2000), con un suelo de tipo arcilloso y pesado. El acarreo y resuspensión de sedimentos genera valores promedio de visibilidad desde la superficie de  $0.61 \pm 0.22$  m (Mascaró, 2000). Los intervalos de temperatura y salinidad en Las Palmas son de 22°C mínima y de 34°C máxima, y de 0 a 34 o/oo, respectivamente (Contreras, 1985).

De acuerdo con Day y Yáñez-Arancibia (1985) la región presenta tres temporadas climáticas: secas, de marzo a mayo, con temperatura ambiente promedio de 28.1 °C, precipitación promedio de 164.8 mm y vientos predominantes del sureste; lluvias, de junio a septiembre, con temperatura de 28.3 °C, precipitación de 976.7 mm y vientos predominantes del sureste; y nortes, de octubre a febrero, con temperatura de 24.4 °C, precipitación de 345.6 mm y fuertes vientos del norte.

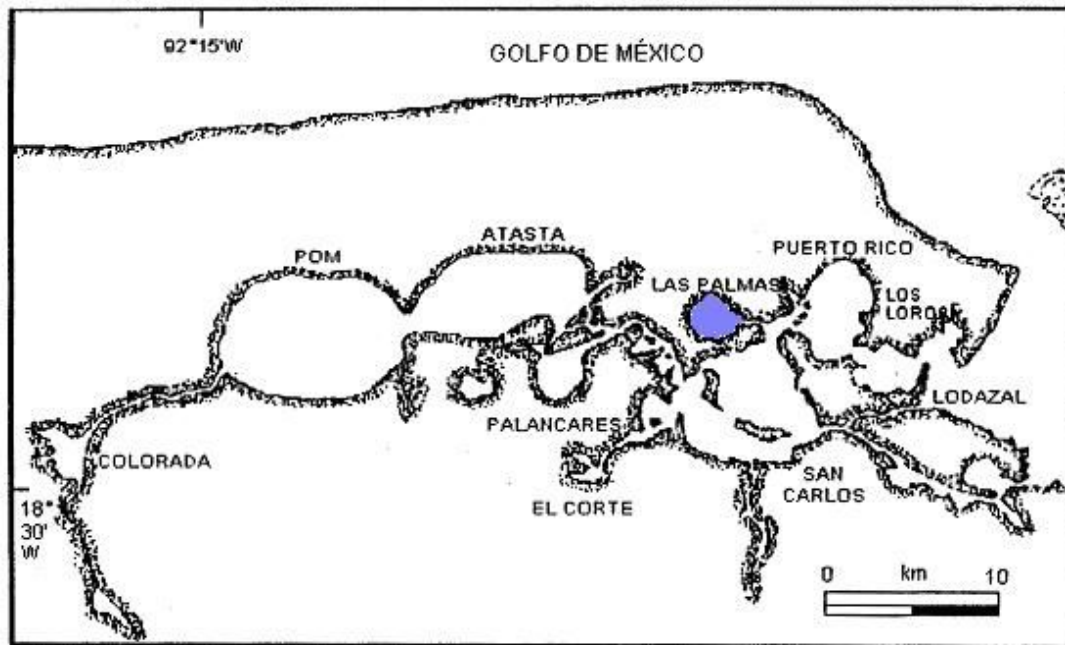


Figura 1. Sistema lagunar Pom- Atasta-Puerto Rico donde se ubica la laguna Las Palmas (coloreada).

# MATERIAL Y MÉTODO

## 1. OBTENCIÓN DE MUESTRAS

Se realizaron 12 muestreos mensuales y 3 estacionales <sup>(1)</sup> en la laguna Las Palmas, de agosto de 1999 a julio 2000, entre las 9:00 a.m. y 2:00 p.m., durante la misma fase del ciclo lunar (luna nueva). Cada muestreo consistió en colectas en 4 estaciones de acuerdo a la ubicación dentro de la laguna: derecha, izquierda, centro y boca. Para la captura de los peces se utilizó una red de arrastre camaronero de prueba con luz de malla de 1.25 cm y 2.5 m de abertura de trabajo. Cada arrastre se realizó a una velocidad constante de  $81.1 \pm 14.7 \text{ min}^{-1}$  en un tiempo promedio de  $7.6 \pm 1.1 \text{ min}$ .

Los ejemplares obtenidos fueron fijados en formaldehído al 20% y posteriormente preservados en alcohol etílico al 70%. En el laboratorio fueron determinados hasta especie con literatura básica para la zona. Se identificaron las especies de peces dominantes mediante un análisis Olmstead-Turkey, que incluye la frecuencia relativa y el logaritmo natural de la abundancia absoluta (Sokal y Rohlf, 1981). De acuerdo a este procedimiento, las especies de peces dominantes en Las Palmas son: *Bairdiella ronchus*, *Cathorops melanopus*, *Diapterus rhombeus* y *Sphoeroides testudineus*. Se incluyó en este trabajo a *Centropomus undecimalis* por considerarlo un depredador tope en el sistema.

Se registraron mediciones de longitud patrón (LP) y peso, extrayéndose los estómagos de 919 ejemplares (Apéndice A). Los ejemplares de *B. ronchus* y *C. undecimalis* fueron revisados en su totalidad. De la muestra de *C. melanopus*, *D. rhombeus* y *S. testudineus* se tomó una submuestra de cada clase de talla, debido a lo abundante de la muestra.

(1) Debido a la pérdida de las muestras de los meses de agosto, septiembre y parte de octubre, se decidió revisar las muestras del muestreo estacional de lluvias, puesto que dichas muestras pertenecían a esta época climática. Se tuvo cuidado de que las muestras correspondieran a los horarios en los que se llevaron al cabo los muestreos mensuales para evitar diferencias alimentarias debidas a cambios nictimerales.

## 2. RELACIÓN PESO-LONGITUD Y FACTOR DE CONDICION.

Dado que el consumo de alimento se ve reflejado en el crecimiento, el cual es valorado como el incremento en peso, y con la finalidad de analizar dicho incremento, se calcularon las ecuaciones de la relación peso-longitud. Estas describen funciones de tipo potencial que pueden ser expresadas de la forma:

$$W = a LP^b$$

Donde W es el peso en gramos, LP es la longitud patrón (mm), b es el valor que toma la pendiente y a es la ordenada al origen.

Considerando el peso en el eje de las ordenadas y la talla en el eje de las abcisas, los peces pueden mostrar un crecimiento de tipo isométrico, cuando el peso y la talla aumentan a la misma velocidad (cuando  $b=3$ ); o bien, alométrico, cuando el peso de los peces aumenta más rápido o lento que lo que aumenta su talla (cuando  $b \neq 3$ ). En este último caso puede ser que:  $b > 3$ , y el pez aumenta más rápido en peso que en talla; o  $b < 3$ , y el pez aumenta más rápido en talla que en peso (Ricker, 1979; Wootton, 1990).

Para determinar si el crecimiento relativo del peso y la talla de los peces de la laguna Las Palmas era isométrico ( $b=3$ ), se formularon las siguientes hipótesis:

$H_A$ : La relación peso-longitud se comporta de acuerdo a una ecuación de tipo potencial donde la pendiente tiene un valor diferente de 3 (el crecimiento relativo de la talla y el peso es alométrico).

$H_0$ : La relación peso-longitud se comporta de acuerdo a una ecuación de tipo potencial donde la pendiente tiene un valor igual a 3 (el crecimiento relativo de la talla y el peso es isométrico).

Para corroborar estas hipótesis se realizaron pruebas de t-Student de una muestra, comparando los valores de las pendientes de las relaciones peso-longitud de cada especie con el valor de referencia para la isometría (3) (Zar, 1984).

El valor de la pendiente (b) de las ecuaciones potenciales de la relación peso-longitud se empleó para calcular el factor de condición relativo, que representa la relación que existe entre el incremento en talla y en peso. Este se calculó como:

$$K = W/LP^b \times 10$$

Donde K es el factor de condición relativo, W es el peso (g),  $LP^b$  es longitud patrón (cm) y b es la pendiente de la relación peso-longitud.

Para determinar si el factor de condición mostraba diferencias significativas entre épocas climáticas se utilizó un ANOVA de una vía, y pruebas de comparaciones múltiples post-hoc (Student Newman-Keuls) cuando esto fuera necesario. Previamente se verificó que hubiese homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Cochran.

### **3. ALIMENTACIÓN**

Para examinar diferencias en la alimentación de los peces entre las distintas épocas climáticas los ejemplares provenientes de los muestreos mensuales fueron clasificados como los del muestreo de lluvias (junio-octubre), nortes (noviembre-febrero), y secas (marzo-mayo) de acuerdo a lo establecido por Day y Yáñez-Arancibia (1985) para la zona y lo reportado por Mascaró (2000) para la laguna de Las Palmas.

Para examinar las diferencias en la alimentación de los peces a lo largo de su desarrollo ontogénico, se clasificaron los ejemplares de cada especie en intervalos de clase de talla. Los intervalos de clases de talla fueron calculados mediante el modelo de Sturget:

## Longitud máxima – Longitud mínima

K

Donde  $K=1 + 3.322 (\log_{10} n)$ , y n es el tamaño de la muestra.

Cada ejemplar fue pesado (peso total) en una balanza semi-analítica ( $\pm 0.1$  g) y medida su longitud patrón con un ictiómetro ( $\pm 0.1$  cm). Los ejemplares fueron disectados para extraer el estómago completo, mismo que se preservó en alcohol al 70% para ser posteriormente analizado. El análisis y determinación del contenido estomacal de los peces en general se realizó separando las presas en grupos hasta el taxa más bajo posible de acuerdo con claves taxonómicas y literatura básica para la zona (Barnes, 1977; Dickson y Moore, 1977; McLaughlin, 1980; García-Cubas, 1981). Cada grupo de presas fue contado y pesado (peso húmedo (0.00005 g) en una balanza analítica.

La separación del contenido estomacal para algunos ejemplares de *C. melanopus* y *D. rhombeus*, se llevó a cabo mediante la técnica de centrifugación por gradientes de densidad puesta en práctica por Lammers (1962; 1963; Baker *et al.*, 1971). Esta técnica fue empleada debido a que las presas eran de tamaño muy pequeño y se confundían con el detritus y la materia orgánica no identificada. Dicha técnica consiste en utilizar soluciones al 50 y 70% de sucrosa colocadas en un tubo de centrifugación de la siguiente manera: la solución de sucrosa de 70% en el fondo, seguido de la solución al 50%, seguido del contenido estomacal con agua o con alcohol etílico al 70% en la parte superior (Figura 2). Posteriormente los tubos son centrifugados a 2261 rpm durante 10 minutos, para después aumentar la velocidad a 3005 rpm durante 5 minutos. Ensayos previos con diferentes concentraciones de sucrosa y velocidades de centrifugación mostraron que estas velocidades y tiempos dieron los mejores resultados (Tabla 1). Las fracciones resultantes fueron extraídas mediante una pipeta y lavadas con agua para remover el exceso de sucrosa, y después colocadas en etanol al 70%. En general cuatro fracciones fueron formadas, pudiendo variar en número dependiendo del tipo y número de organismos encontrados en el contenido estomacal (Figura 2). La fracción A estuvo constituida por material no identificable, las fracciones 1, 2 y 3 contuvieron fitoplancton y zooplancton. Los remanentes identificables formaron la fracción 4.

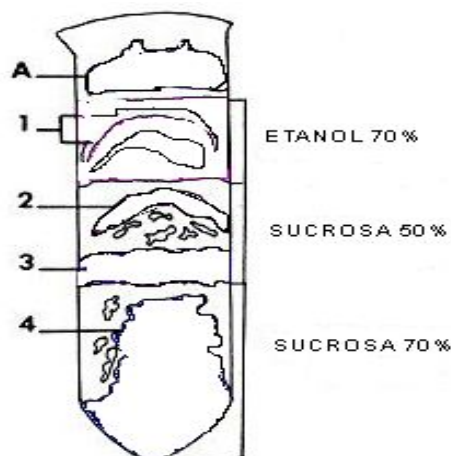


Figura 2. Diagrama de las fracciones formadas por centrifugación de soluciones de sucrosa para separar diferentes componentes del contenido estomacal. A. Material no identificable, 1. Primera fracción, 2 Segunda fracción, 3. Tercera fracción y 4. Cuarta fracción.

CONCENTRACIÓN %		VELOCIDAD RPM		RESULTADO
MAYOR	MENOS	10'	5'	
78	50	797.00	2425.70	MALO
78	50	2261.54	3005.47	REGULAR
74	50	797.00	2425.70	REGULAR
74	50	2261.54	3005.47	REGULAR
70	50	797.00	2425.70	REGULAR
70	50	2261.54	3005.47	BUENO

Tabla 1. Resultados de los ensayos con diferentes concentraciones de sucrosa y variaciones en la velocidad de centrifugación.

Para cuantificar los componentes del contenido estomacal se tomó una muestra de volumen conocido del centrifugado y se observó en el microscopio compuesto. Se determinaron los diferentes tipos de presas, se cuantificaron y pesaron. La información obtenida se extrapoló respecto al volumen total del centrifugado.

Para cada componente encontrado en los estómagos de los peces, se obtuvo la abundancia específica definida esta como el porcentaje de un tipo de presa respecto al total de componentes alimentarios en aquellos depredadores en los cuales ese tipo de presa concurre, o en términos matemáticos:

$$P_i = (S_i / S_t) \times 100$$

Donde  $P_i$  es la abundancia de la presa  $i$ ,  $S_i$  es la biomasa de la presa  $i$ , y  $S_t$  es el peso total del contenido estomacal de solo aquellos depredadores con la presa  $i$  en sus estómagos.

Asimismo, se calculó la frecuencia de ocurrencia de cada componente, expresada como:

$$F_i = (N_i / N)$$

Donde  $F_i$  es la frecuencia de ocurrencia,  $N_i$  es la suma de los estómagos en que apareció el componente alimentario  $i$ , y  $N$  es el número total de componentes alimentarios en todos los individuos.

Utilizando resultados de frecuencia y de abundancia (biomasa) de los diferentes componentes estomacales, y mediante el análisis gráfico propuesto por Amundsen *et al.* (1996) se procedió a determinar los siguientes aspectos para cada especie de peces:

1. Determinar la estrategia alimentaria de los peces en términos de si ésta es especializada o generalizada.
2. Determinar la contribución a la amplitud del nicho trófico: si la contribución más importante a la amplitud del nicho trófico está dada por la variación entre o dentro de fenotipos.
3. Determinar la importancia de las presas, en términos de si éstas son dominantes o raras.

La información acerca de la estrategia alimentaria del depredador, la contribución a la amplitud del nicho trófico, y la importancia de las presas puede determinarse observando la distribución de las presas a lo largo de las diagonales y ejes del diagrama (Figura 3). El porcentaje de abundancia y la frecuencia relativa se incrementan a lo largo de la diagonal desde la esquina inferior izquierda a la esquina superior derecha, correspondiendo al consumo de presas clasificadas como raras o dominantes, respectivamente. Es importante enfatizar que la importancia de la presa no está representada por incremento lineal a lo largo de la diagonal, sino como una función de la abundancia específica de la presa y de la frecuencia de ocurrencia.



El eje vertical representa la estrategia alimentaria del depredador en términos de su especialización o generalización (Figura 3). Los depredadores son especializados si la distribución de las presas en términos de frecuencia y abundancia se posicionan en la parte superior de la gráfica, mientras que si la mayoría de las presas están posicionadas en la parte inferior de la gráfica, los depredadores pueden considerarse generalistas.

Presas posicionadas en las esquinas superior izquierda o inferior derecha representan tipos de presas cuya presencia modifica la contribución a la amplitud del nicho trófico. Presas con alta abundancia específica y baja frecuencia de ocurrencia (superior izquierda) son consumidas por algunos individuos especialistas, mientras presas con baja abundancia específica y alta frecuencia de ocurrencia (abajo derecha) son consumidas ocasionalmente por la mayoría los individuos. Posiciones distintas a lo largo de este eje reflejan diferencias en la estrategia alimentaria de los individuos analizados, y están en relación con la contribución entre y dentro de fenotipos respecto a la amplitud del nicho trófico. En una población con un alto componente entre fenotipos, se encuentran diferentes individuos especializados en diferentes tipos de recursos; mientras que en poblaciones con alto componente dentro de fenotipos, muchos de los individuos utilizan a menudo una amplia gama de recursos simultáneamente (Wootton, 1990). En el diagrama (Figura 3), estas dos situaciones representan las esquinas superior izquierda e inferior derecha, respectivamente.

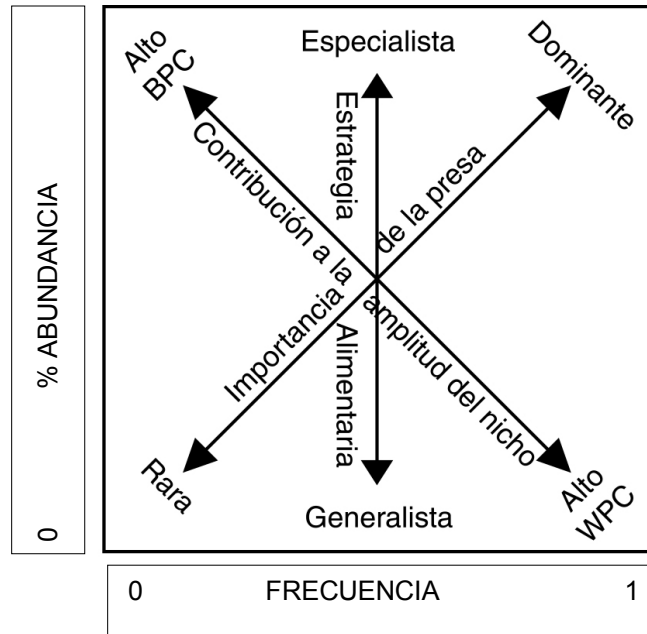


Figura 3. Diagrama para el análisis gráfico de las estrategias alimentarias utilizando datos de contenido estomacal (Amundsen *et al.*, 1996).

#### 4. AMPLITUD DEL NICHO TRÓFICO.

Para el análisis de la amplitud del nicho trófico se utilizó la versión normalizada del índice propuesto por Levins (1968). Este índice combina el número de recursos utilizado ( $k$ ) así como la frecuencia relativa en la cual cada recurso es consumido ( $j$ ). Esto representa la función de distribución de las proporciones de las presas en la dieta (Hespenheide, 1975; Hurlbert, 1978):

$$Ba = \frac{\left( \sum_{j=1}^{n_j} p_j^2 \right)^{-1} - 1}{k - 1}$$

Dado que el conjunto de presas encontradas en todos los estómagos no constituyen muestras independientes (Hurlbert, 1984),  $p_j$  fue calculado como la proporción de individuos ( $N^*$ ) que

consumen un cierto recurso alimentario en relación con el número de recursos utilizados por el total de individuos:

$$p_j = \frac{N_j^*}{\sum_i \sum_j N_j^*} \text{ de modo que } \sum p_j = 1$$

Valores de  $Ba$  cercanos a 0 indican una alimentación basada en un solo tipo de presa, representando la mínima amplitud del nicho y alta especialización; por otra parte valores cercanos a 1 indican que la especie consume todos los recursos en la misma proporción ( $p_j=1/k$ ), por lo cual baja especialización y la amplitud del nicho es la más grande posible (Gibson y Ezzi, 1987; Labropoulou y Eleftheriou, 1997). Los valores de  $Ba$  fueron calculados para cada clase de talla y para cada época climática. Los intervalos de confianza de  $Ba$  fueron obtenidos mediante el método bootstrap (Mueller y Alternberg, 1985; Efron y Tibshirami, 1991) considerando 2000 remuestreos del conjunto de datos (Hamilton, 1991).

## 5. SIMILITUD EN LA ALIMENTACIÓN.

Para saber si existe similitud en la alimentación respecto a los estadios de desarrollo ontogénico y entre las distintas épocas climáticas se calculó el porcentaje de similitud ( $P$ ) (Krebs, 1999) calculado como:

$$P = \sum \text{mínimo} ( p_{1i}, p_{2i} ) 100$$

Donde  $P$  es el porcentaje de similitud entre la muestra 1 y 2;  $p_{1i}$  es la proporción de la presa  $i$  en la muestra 1, y  $p_{2i}$  es la proporción de la presa  $i$  en la muestra 2. El porcentaje de similitud de la dieta sólo tiene sentido analizarlo para el caso de individuos que cohabitan un mismo espacio en un mismo tiempo, por lo que se obtuvieron los índices de similitud entre especies para cada época climática y entre tallas de individuos de una sola especie que coincidieran temporalmente.

Para determinar la disimilitud interespecífica de la dieta en cada estación climática se realizó un análisis cluster con el método de agrupamiento UPGMA (Unweighted Pair-Group Method by Averages) utilizando la distancia euclidiana indicador de disimilitud.

## RESULTADOS

### 1. RELACIÓN PESO-LONGITUD Y FACTOR DE CONDICIÓN.

El comportamiento de la relación peso-longitud de cada especie puede apreciarse en la Figura 4. El valor de la pendiente en el conjunto de regresiones osciló entre 2.43 para *Cathorops melanopus* y 2.97 para *Bairdiella ronchus*. Los resultados de la prueba de t-Student para corroborar un crecimiento isométrico del peso con relación a la talla (Tabla 2) mostró que tanto en *B. ronchus* como en *Centropomus undecimalis* la velocidad en que se incrementa la talla y el peso es similar ( $b = 3$ ). Por el contrario, en el caso de *C. melanopus*, *Diapterus rhombeus* y *Sphoeroides testudineus* los resultados de la prueba de t-Student (Tabla 2) indican que tienen un crecimiento de tipo alométrico, donde la longitud patrón aumenta más rápidamente que el peso ( $b \neq 3$ )

ESPECIE	n	t	gl	Valor critico en tablas	RESULTADO
<i>Bairdiella ronchus</i>	80	0.706	156	1.975	NS
<i>Cathorops melanopus</i>	428	28.587	872	1.965	*
<i>Centropomus undecimalis</i>	35	0.938	66	1.997	NS
<i>Diapterus rhombeus</i>	197	19.238	390	1.966	*
<i>Sphoeroides testudineus</i>	169	3.776	334	1.967	*

Tabla 2. Resultados de la prueba de t-Student para determinar si la pendiente de la relación peso-longitud patrón (b) es igual a tres, \* <0.05, NS no significativo.

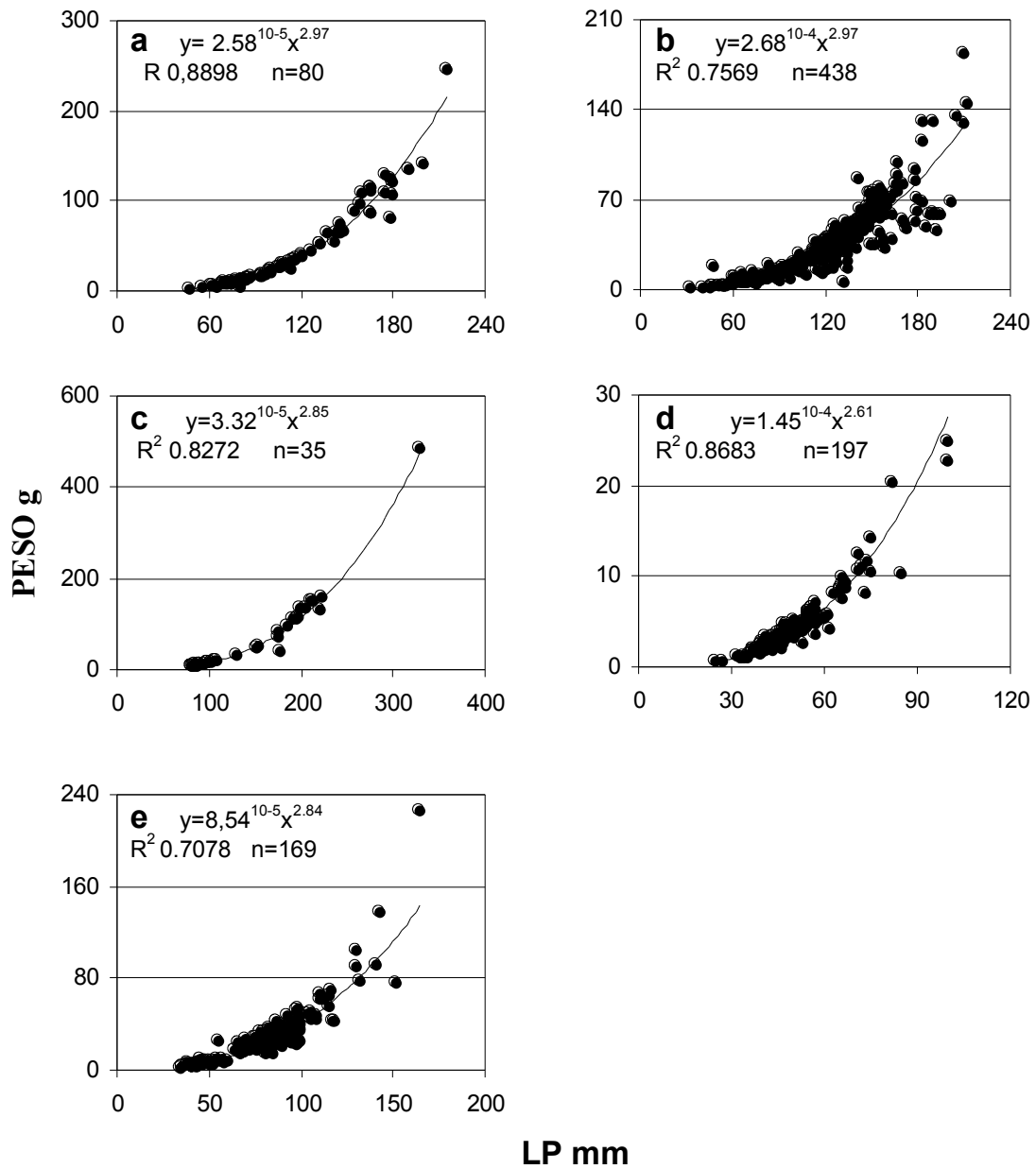
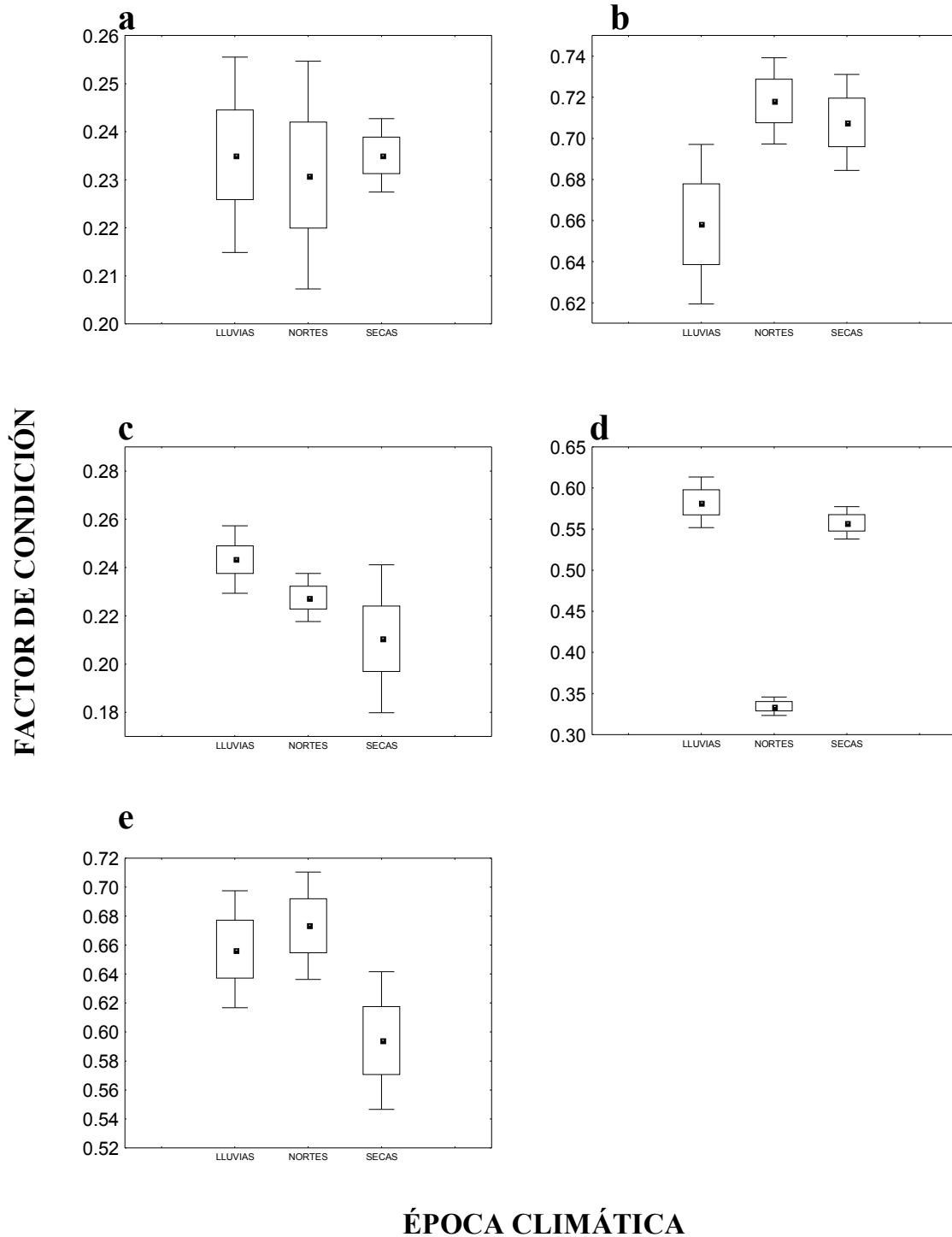


Figura 4. Relaciones peso (g) - longitud patrón (mm) de *Bairdiella ronchus* (a), *Cathorops melanopus* (b), *Centropomus undecimalis* (c), *Diapterus rhombeus* (d) y *Sphoeroides testudineus* (e). Se indican las ecuaciones que representan dichas relaciones, el coeficiente de determinación  $R^2$ , así como el número de organismos ( $n$ ) utilizados en cada caso. Notar que las escalas son diferentes.

De acuerdo con el análisis de varianza y las comparaciones post hoc realizadas para identificar diferencias en el factor de condición entre épocas climáticas (Tabla 3), *B. ronchus* no presenta diferencias significativas en el factor de condición durante el transcurso del año (Figura 5a), a pesar de que en lluvias y secas se registraron ejemplares maduros sexualmente (Apéndice A). El factor de condición en *C. melanopus* no mostró homogeneidad de varianza y, por lo tanto, no se aplicó el ANOVA. A pesar de ello, los resultados muestran que el valor medio del factor de condición para la época de lluvias fue menor que en las secas y los nortes (Figura 5b). El factor de condición en *C. undecimalis* fue significativamente mayor en lluvias que secas (Figura 5c), pero la prueba no tuvo el poder suficiente para discriminar diferencias con respecto al factor de condición obtenido en los nortes. En el caso de *D. rhombeus*, el factor de condición obtenido durante las lluvias fue igual al de secas, y ambos significativamente mayores al de nortes (Figura 5d). En ninguna de las dos especies anteriores se observaron ejemplares maduros sexualmente. El factor de condición en *S. testudineus* durante las lluvias y los nortes fue significativamente mayor que durante las secas (Figura 5e), época durante la cual se registró madurez sexual.

ESPECIE	SS	GL	MS	F	P	LLUVIAS	NORTES	SECAS	RESULTADO
<i>B. ronchus</i>	0.0003 8	2	0.0001 9	0.103	0.902	_____			NS
<i>C. melanopus</i>	0.2480 2	2	0.1240 1	4.752	0.009				
<i>C. undecimalis</i>	0.0045 4	2	0.0022 7	2.934	0.068	_____			**
<i>D. rhombeus</i>	0.3200 0	2	0.1600 0	164.9	0.000	_____		_____	*
<i>S. testudineus</i>	0.1740 9	2	0.0870 4	3.619	0.024	_____			*

Tabla 3. Resultados del ANOVA y comparaciones post hoc (Student-Newman-Keulls) sobre el factor de condición en las épocas climáticas para *Bairdiella ronchus*, *Cathorops melanopus*, *Centropomus undecimalis*, *Diapterus rhombeus* y *Sphoeroides testudineus*,  $p < 0.001^*$ ,  $p < 0.05^{**}$ , NS no significativa. Las líneas indican grupos de medias iguales.





## 2. ALIMENTACIÓN

### 2.1 ALIMENTACIÓN EN LAS ÉPOCAS CLIMÁTICAS.

De los 919 ejemplares de peces analizados, 219 correspondieron a la época de lluvias, 335 a la época de nortes y 365 a la época de secas (Apéndice A).

En su conjunto, las especies consumieron 68 componentes alimentarios. En la época de lluvias se consumieron un total de 45 componentes alimentarios (Figura 6). De ellos, *Bairdiella ronchus* y *Centropomus undecimalis* consumieron 5 y 4 componentes, respectivamente; *Diapterus rhombeus* consumió 14 componentes, mientras que *Sphoeroides testudineus* y *Cathorops melanopus* consumieron 25 y 29 componentes, respectivamente. En la época de nortes se consumieron un total de 46 componentes alimentarios. *C. undecimalis* mostró la mayor diversidad en el consumo de presas, consumiendo 9 componentes alimentarios distintos; *D. rhombeus* y *B. ronchus* consumieron 13 componentes alimentarios, mientras que *C. melanopus* y *S. testudineus* consumieron 28 y 31 componentes alimentarios, respectivamente. Durante la época de secas se consumieron un total de 44 componentes alimentarios; *C. undecimalis* restringió sus componentes alimentarios a 3; *Bairdiella ronchus* y *D. rhombeus* alcanzaron la mayor diversidad en sus componentes alimentarios con 15 y 17 componentes, respectivamente, mientras que *C. melanopus* y *S. testudineus* consumieron 24 y 21 componentes, respectivamente (Apéndice B y Figura 6).

De manera general se aprecia que la alimentación de *B. ronchus* fue más diversa en la época de secas y menos diversa en la época de lluvias, mientras que *C. melanopus* consume un mayor número de componentes alimentarios distintos en las lluvias, y menor número en las secas. Un comportamiento similar se distingue entre *C. undecimalis* y *S. testudineus* respecto a *D. rhombeus*, en donde los primeros presentan mayor diversidad en el consumo de componentes alimentarios en la época de nortes, y una menor diversidad de presas en la época de lluvias y secas. Por el contrario, *D. rhombeus* muestra el menor número de componentes alimentarios distintos durante la época de nortes, y una mayor diversidad en la época de secas y lluvias (Figura 6).

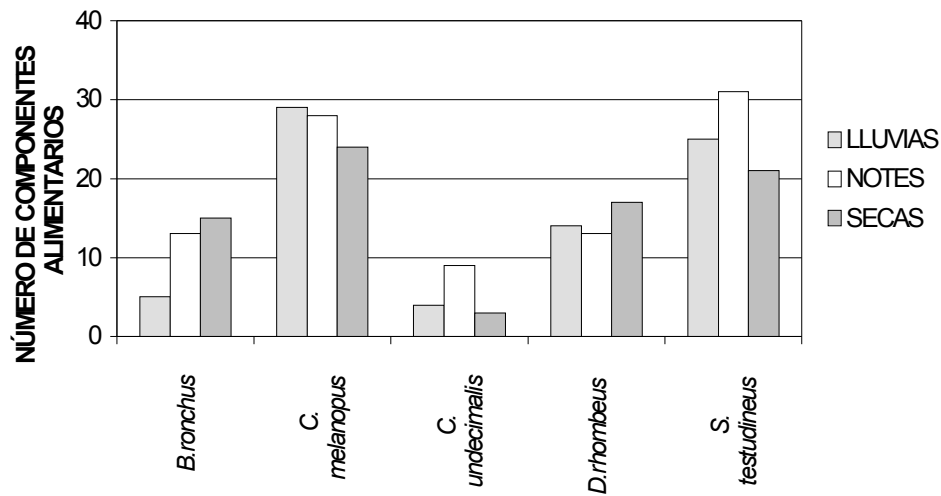


Figura 6. Número de componentes alimentarios distintos consumidos por *Bairdiella ronchus*, *Cathorops melanopus*, *Centropomus undecimalis*, *Diapterus rhombeus* y *Sphoeroides testudineus* en cada una de las épocas climáticas.

*Bairdiella ronchus* consumió 19 tipos de presas (Apéndice B). De acuerdo con el método gráfico de Amundsen *et al.* (1996) (Figura 7A), la alimentación de esta especie en las tres épocas climáticas es generalista, con la mayoría de las presas consumidas ocasionalmente y en poca abundancia. La contribución a la amplitud del nicho, está determinada principalmente por las diferencias entre fenotipos, y esto fue consistente a lo largo del año.

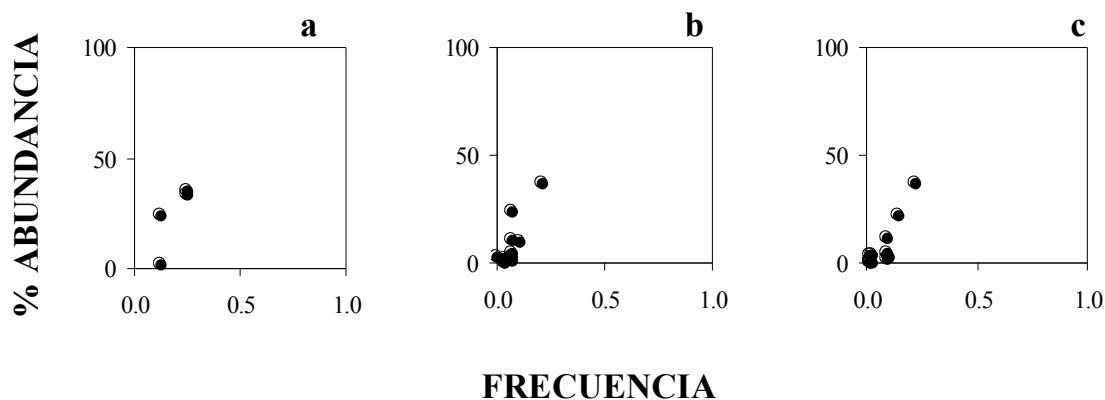


Figura 7A. Estrategia de alimentación de *Bairdiella ronchus* en la época de lluvias (a), nortes (b) y secas (c). La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3.

Por su parte, el índice de amplitud del nicho ( $Ba$ ) alcanzó su máximo valor ( $0.534 \pm 0.0035$ ) en la época de nortes, siendo los tanaidáceos, braquiuros y restos de peces las presas más importantes. Durante la época de secas  $Ba$  disminuyó a un valor de  $0.420 \pm 0.0019$  siendo los braquiuros, anfípodos y tanaidáceos las presas más frecuentes y abundantes. Finalmente, durante la época de lluvias se tuvo el valor más bajo de  $Ba$  ( $0.266 \pm 0.0019$ ), con solo 5 tipos de presas encontradas, siendo los más importantes los braquiuros, tanaidáceos y restos de peces. Al comparar el índice de amplitud del nicho trófico de *B. ronchus* entre épocas del año mediante la construcción de intervalos de confianza, se observó que el valor de  $Ba$  durante la época de nortes fue significativamente mayor al valor  $Ba$  para el conjunto de la población (Figura 7B). Tanto el valor de  $Ba$  de las lluvias como el de las secas estuvieron por debajo del  $Ba$  de toda población. Se distinguen diferencia en el  $Ba$  entre todas las épocas del año.

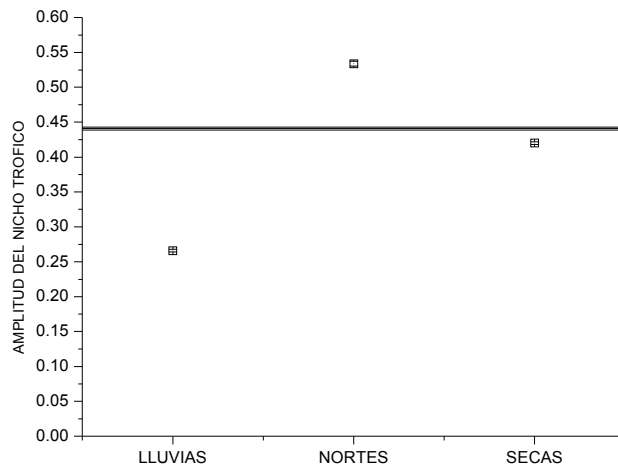


Figura 7B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Bairdiella ronchus* para las tres épocas climáticas. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

*Cathorops melanopus* consumió 38 tipos de presas (Apéndice B). En las tres épocas climáticas esta especie se comportó como un depredador generalista, que consume una amplia variedad de presas, muchas de ellas con valores muy bajos de frecuencia y abundancia (Figura 8A). Sin embargo, en cada época se presentan diferentes componentes alimentarios. Los de mayor importancia en la época de lluvias fueron los tanaidáceos, peces, huevos, oligoquetos y braquiuros; en la época de nortes fueron los tanaidáceos y oligoquetos; y en las secas fueron los tanaidáceos y poliquetos. La contribución a la amplitud del nicho es una mezcla de estrategias con algunos individuos con cierto grado de especialización, y otros individuos que consumen la gran mayoría de los componentes alimentarios del total del espectro trófico. Esta característica fue constante a lo largo de las tres épocas climáticas.

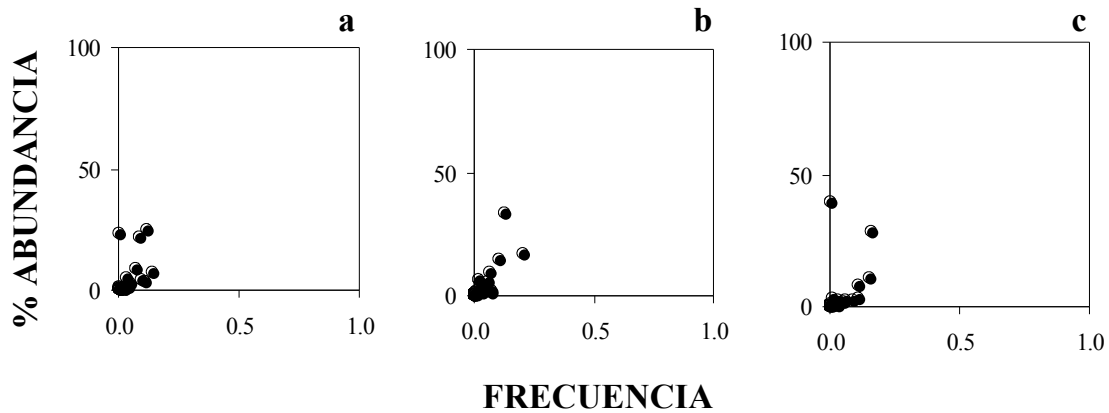


Figura 8A. Estrategia de alimentación de *Cathorops melanopus* en la época de lluvias (a), nortes (b) y secas (c). La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3.

Los valores para la amplitud del nicho trófico oscilan entre  $0.250 \pm 0.0007$  para la época de nortes y  $0.327 \pm 0.0011$  para le época de lluvias, encontrándose diferencias significativas entre cada época, así como con respecto al valor Ba de la población en su conjunto (Figura 8B).

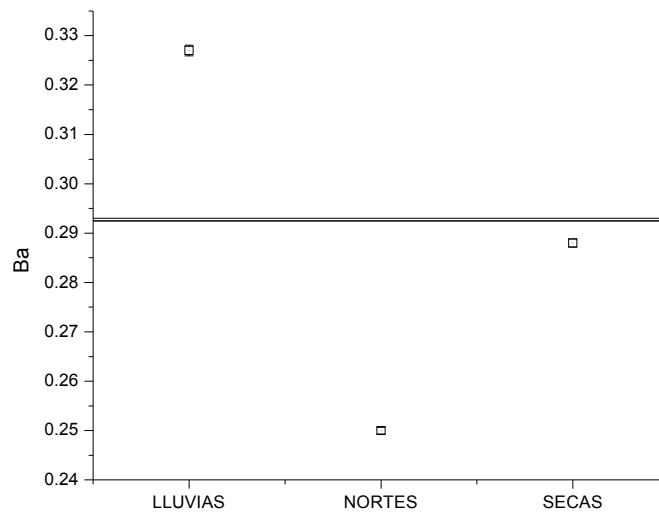


Figura 8B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Cathorops melanopus* para las tres épocas climáticas. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

*Centropomus undecimalis* consumió 11 tipos de presas (Apéndice B). Muestra una estrategia especializada en el consumo de peces (Figura 9A). En la época de lluvias las presas más

importantes fueron los peces de las familias Engraulidae y Gerreidae. En la época de nortes, las presas más importantes fueron los peneidos mientras que en la época de secas, fueron los peces y crustáceos. La contribución a la amplitud del nicho trófico es una mezcla de estrategias (Figura 9A), algunos individuos de determinados fenotipos consumen presas muy específicas, mientras que otros individuos consumen la mayoría de los componentes alimentarios que forman su espectro trófico total. Se observaron diferencias marcadas en las estrategias de alimentación de esta especie entre las épocas del año, ya que en la época de nortes, la mayoría de las presas fueron poco frecuentes y poco abundantes. En la época de lluvias y secas, los peces en especial Engraúlidos y los peces y crustáceos, respectivamente fueron las presas dominantes que se separaron del resto por tener valores mayores en frecuencia y abundancia.

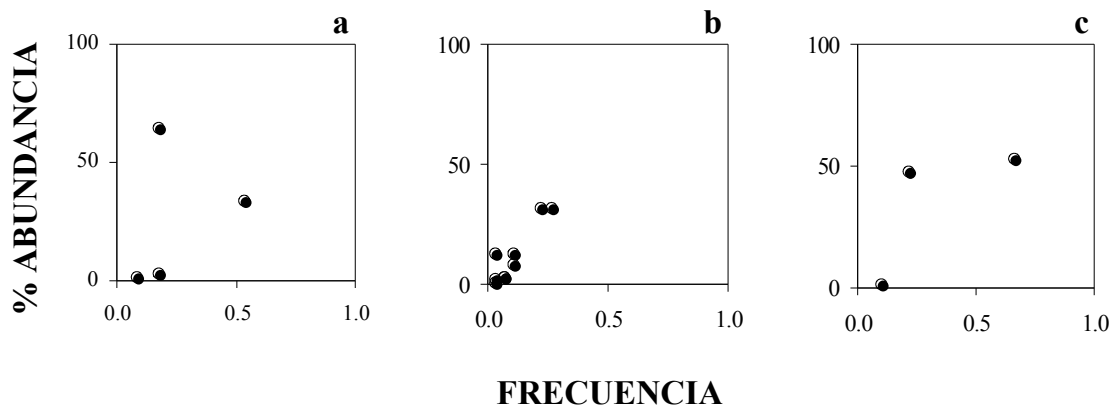


Figura 9A. Estrategia de alimentación de *Centropomus undecimalis* en la época de lluvias (a), nortes (b) y secas (c). La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3.

El valor de amplitud del nicho trófico más alto se obtuvo durante los nortes ( $0.552 \pm 0.0042$ ), seguido de aquel obtenido durante la época de lluvias ( $0.188 \pm 0.0021$ ), y de secas ( $0.107 \pm 0.0025$ ) (Figura 9B). Todos los valores fueron significativamente diferentes entre si y con respecto al valor de Ba para la población en su conjunto.

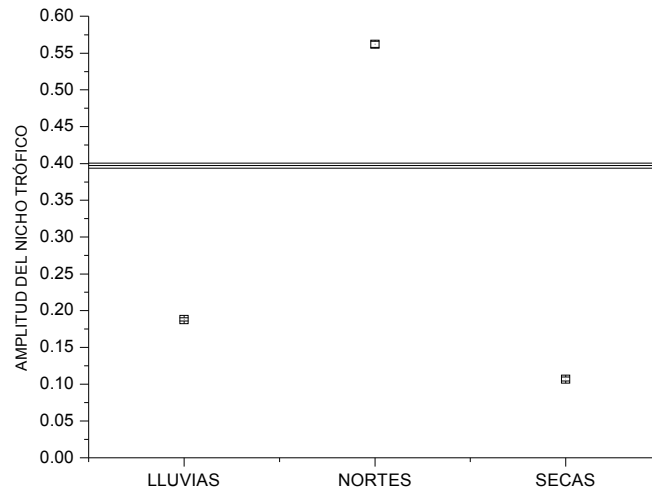
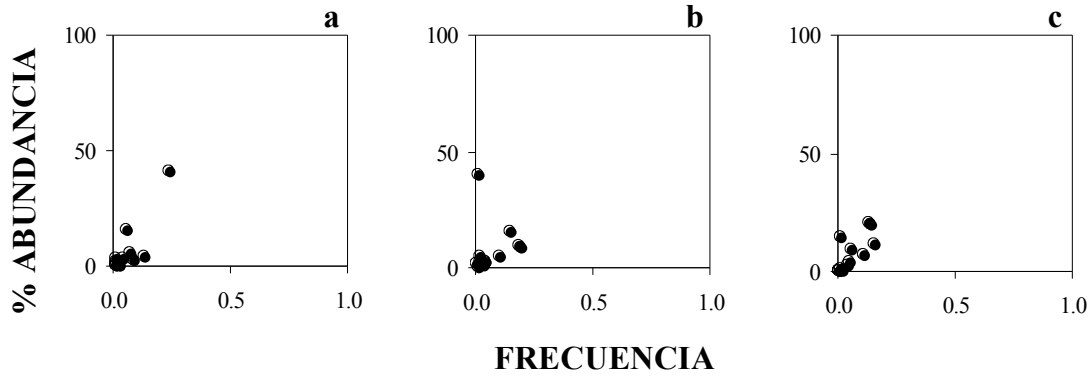


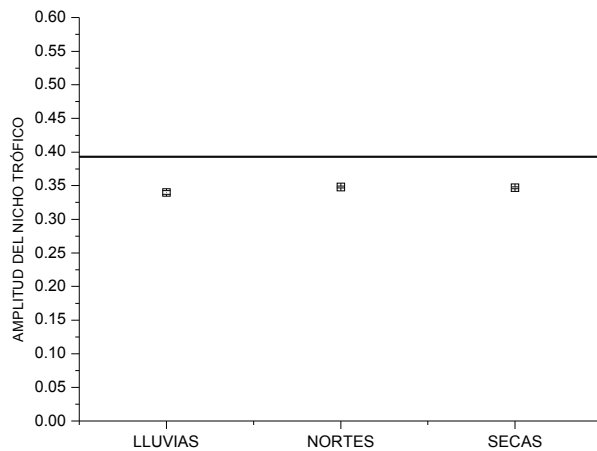
Figura 9B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Centropomus undecimalis* para las tres épocas climáticas. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

*Diapterus rhombeus* consumió 21 tipos de presas (Apéndice B). Esta especie consumió muchas presas que son poco frecuentes y poco abundantes, aunque existen otras que son dominantes (Figura 10A). En la época de lluvias las presas más importantes fueron los tanaidáceos, copépodos y clorofitas. En la época de nortes, fueron los crustáceos, clorofitas, copépodos y peneidos. Aunque estos últimos fueron poco frecuentes, constituyendo el 39% de la abundancia total de presas para esta especie. En la época de secas los componentes alimentarios más importantes fueron crustáceos, clorofitas, y tanaidáceos (Figura 10A). La contribución a la amplitud del nicho está determinada principalmente por diferencias entre fenotipos, es decir los individuos de diferente fenotipo consumieron componentes alimentarios específicos.

Figura 10A. Estrategia de alimentación de *Diapterus rhombeus* en la época de lluvias (a), nortes (b) y secas (c). La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3.



Los valores de amplitud del nicho trófico permanecieron muy uniformes durante las tres épocas, variando sólo de  $0.340 \pm 0.0027$  en lluvias a  $0.348 \pm 0.0015$  en secas (Figura 10B). Se observó traslape entre la época de nortes y secas indicando la ausencia de diferencias significativas entre estas dos épocas. Los valores de Ba en las tres épocas climáticas fueron diferentes y menores a la amplitud del nicho trófico de la población en su conjunto (Figura



10B).

Figura 10B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Diapterus rhombeus* para las tres épocas climáticas. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños



*Spherooides testudineus* consumió 45 tipos de presas (Apéndice B). Durante las épocas climáticas ésta especie mostró una combinación de estrategias, con grados variables de generalización y especialización hacia determinados tipos de presas (Figura 11A). En las épocas de lluvias y nortes las presas importantes en frecuencia y abundancia fueron braquiuros, poliquetos, bivalvos en especial *Brachidontes exustus*. En la época de secas fueron los bivalvos, particularmente *Polymesoda carolineana* y *Odostomia weberi*, y poliquetos, peces y braquiuros. Las presas con mejor representación en frecuencia y abundancia se encontraron presentes durante las tres épocas climáticas.

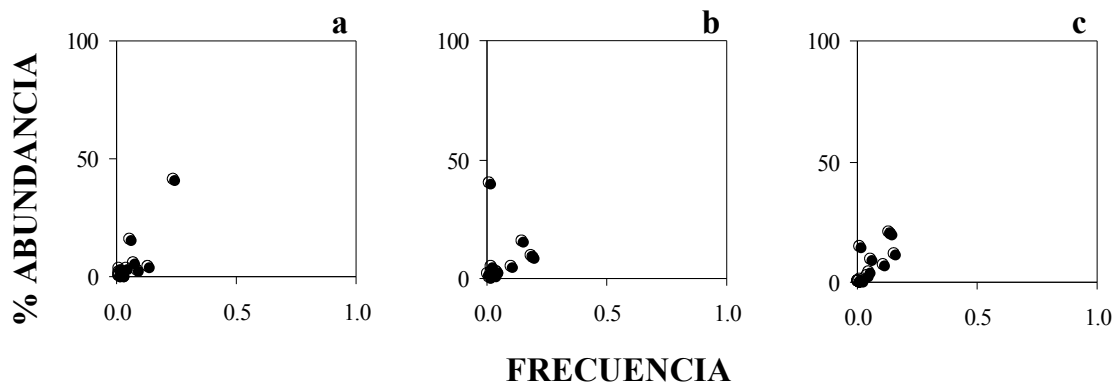


Figura 11A. Estrategia de alimentación de *Spherooides testudineus* en la época de lluvias (a), nortes (b) y secas (c). La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3.

La amplitud del nicho también varió ligeramente entre las épocas, con valores de  $0.177 \pm 0.0008$  en la época de nortes y  $0.215 \pm 0.0014$  en la época de secas. Los intervalos de confianza del índice de amplitud del nicho trófico de las época de lluvias y secas se traslapan, indicando la ausencia de diferencias significativas entre estas épocas. Sin embargo los valores Ba en cada una de las épocas climáticas fueron siempre diferentes al Ba para la población en su conjunto (Figura 11B).

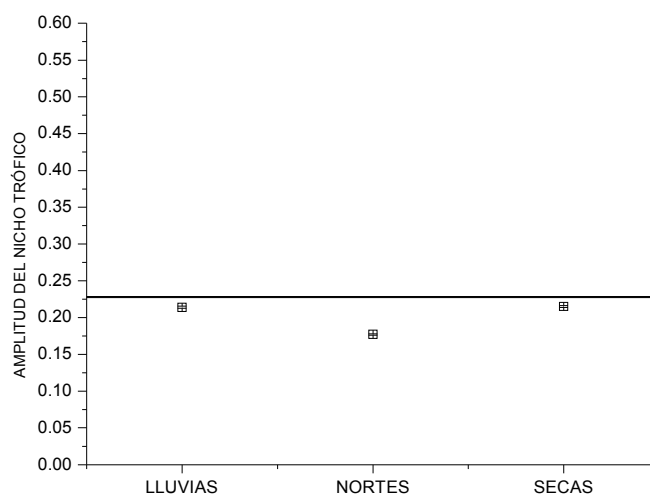


Figura 11B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Spherooides testudineus* para las tres épocas climáticas. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

Durante la época de lluvias, los componentes alimentarios más frecuentes y abundantes para las poblaciones de peces dominantes en la laguna Las Palmas fueron los braquiuros, tanaidáceos, peces y poliquetos. No existió similitud significativa en la alimentación entre especies en esta época (Tabla 4). El análisis cluster para la época de lluvias (Figura 12) agrupó a *C. melanopus* y *B. ronchus*, debido a la proporción en que fueron consumidos los peces y tanaidáceos. En una distancia mayor se unió a este grupo *D. rhombeus*, y más lejanamente aún se unió *S. testudineus*. Finalmente, con la mayor disimilitud, se unió *C. undecimalis*.

En la época de nortes las presas más frecuentes y abundantes fueron los, tanaidáceos, peces, y braquiuros. No existió similitud significativa en la alimentación entre las especies en esta época climática (Tabla 4). El análisis cluster formó dos grupos (Figura 12). El primer grupo formado por *B. ronchus* y *C. melanopus*, unidos por el consumo de tanaidáceos. Uniéndose a este grupo en una distancia mayor, estuvo *S. testudineus*. El segundo grupo se formó por *D. rhombeus* y *C. undecimalis*, debido al gran consumo de peneidos por ambas especies.

En la época de secas los componentes alimentarios más frecuentes fueron los braquiuros, peces, poliquetos, tanaidáceos y crustáceos. En esta época climática no hubo similitud significativa de la dieta entre especies (Tabla 4). El análisis cluster agrupó en primer lugar a *B. ronchus* y *S. testudineus*, debido a la alta proporción de braquiuros que ambas especies consumieron. Cercanamente se unió *D. rhombeus*, seguido de *C. melanopus*. Finalmente, *C. undecimalis* se unió con el valor de mayor disimilitud (Figura 12).

<b>LLUVIAS</b>		<i>C. melanopus</i>	<i>C. undecimalis</i>	<i>D. rhombeus</i>	<i>S. testudineus</i>
	<i>B. ronchus</i>	44.55	34.09	33.71	18.60
	<i>C. melanopus</i>		10.43	51.46	37.05
	<i>C. undecimalis</i>			0.00	0.00
	<i>D. rhombeus</i>				22.48
<b>NORTES</b>		<i>C. melanopus</i>	<i>C. undecimalis</i>	<i>D. rhombeus</i>	<i>S. testudineus</i>
	<i>B. ronchus</i>	52.85	39.84	36.97	35.37
	<i>C. melanopus</i>		16.23	44.20	28.83
	<i>C. undecimalis</i>			11.97	27.43
	<i>D. rhombeus</i>				21.74
<b>SECAS</b>		<i>C. melanopus</i>	<i>C. undecimalis</i>	<i>D. rhombeus</i>	<i>S. testudineus</i>
	<i>B. ronchus</i>	48.19	29.53	39.88	35.71
	<i>C. melanopus</i>		17.68	25.20	25.24
	<i>C. undecimalis</i>			25.20	12.79
	<i>D. rhombeus</i>				22.65

Tabla 4. Porcentaje de similitud de dieta entre especies por épocas climáticas. Notar que no hay valores que denoten similitud significativa > 60%.

**a**

**b**

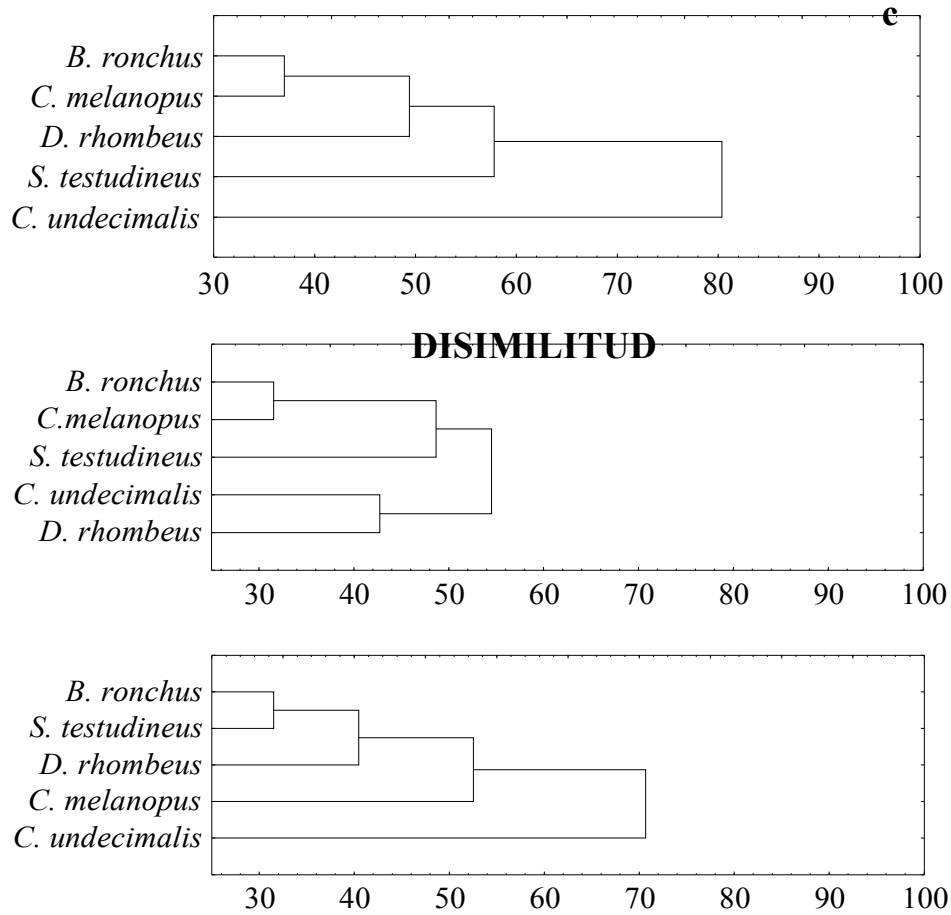


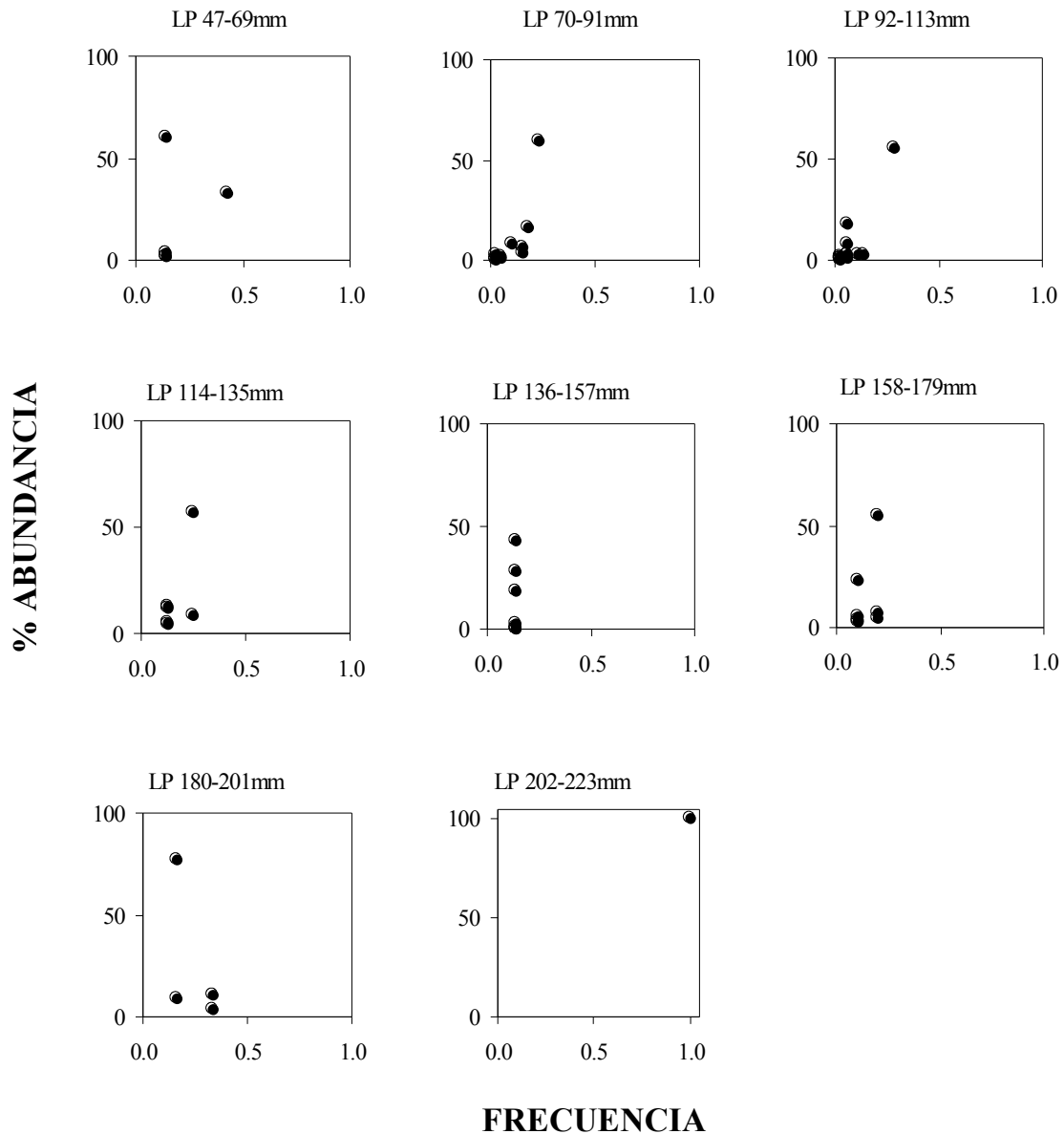
Figura 12. Dendrograma que agrupa a las especies por disimilitud (distancia euclidiana) por época climática, lluvias (a), nortes (b) y secas(c).

## 2.2 ALIMENTACIÓN EN EL DESARROLLO ONTOGÉNICO.

De manera general fueron más abundantes los ejemplares de tallas pequeñas que de grandes en todas las poblaciones de peces estudiadas. El número de ejemplares de las diferentes tallas y especies de peces colectados se muestra en el Apéndice A. Los componentes consumidos por las poblaciones de acuerdo a los diferentes estados de desarrollo ontogénico se presentan en Apéndice C.

De forma general, los individuos de *B. ronchus* todas las clases de talla presentaron una estrategia de alimentación generalista (Figura 13A). Los individuos de las tres tallas más pequeñas consumieron un gran número de presas con poca frecuencia y abundancia separándose del cúmulo de presas; los componentes alimentarios que se destacan por su abundancia: en los individuos de LP 47-69 mm fueron los tanaidáceos y materia orgánica; en los de LP 70-91 y 92-113 mm fueron los tanaidáceos. En los individuos de LP 114-135, 136-157 y 180.201 mm los braquiuros fueron las presas que por su relativamente mayor abundancia en el contenido estomacal se separaron del resto de presas consumidas. Por su parte, los individuos de LP 158-179 y 202-223 mm mostraron especialización en el consumo de peces, aunque es posible que este resultado sea producto del tamaño pequeño de la muestra (Apéndice A). Asimismo, se aprecia que la contribución a la amplitud nicho trófico en todas las tallas de esta especie está dada principalmente por las diferencias entre fenotipos, es decir, distintos individuos de una misma clase de talla consumen diferentes tipos de presas.

Figura 13A. Estrategia de alimentación de *Bairdiella ronchus* para cada estadio del desarrollo ontogénico. La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3.



Los valores del índice de la amplitud del nicho trófico fueron relativamente mas altos en las tallas más pequeñas, disminuyendo hacia las dos tallas mayores (LP 180-201 y 158-179 mm). Los Ba de todas las tallas fueron menores al valor de Ba para el conjunto de la población, con excepción del Ba de la talla LP 136-157 mm que fue mayor que dicho valor. Se observó solapamiento entre las tallas más pequeñas: LP 47-69 ( $0.389 \pm 0.003$ ), 70-91 ( $0.390 \pm 0.003$ ), 92-113 ( $0.392 \pm 0.003$ ) y 158-179 mm ( $0.387 \pm 0.0027$ ; Figura 16B). Los individuos de

la mayor talla (LP 202-223 mm) presentaron la mínima amplitud, por lo tanto una alta especialización en el consumo de peces. Los valores de Ba de todas las tallas fueron significativamente diferentes a la amplitud del nicho trófico de la población en su conjunto (Figura 13B).

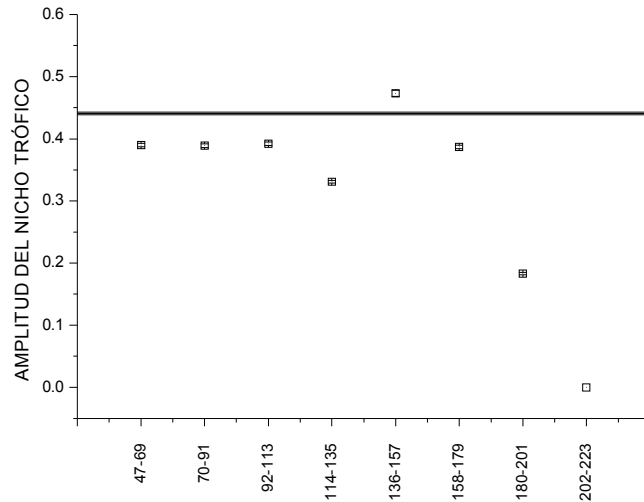


Figura 13B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Bairdiella ronchus* para los distintos estados del desarrollo ontogénico. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

Durante la época de lluvias coincidieron los individuos de las tallas LP 70-91, 136-157, 158-179, 180-201 y 202-223 mm (Apéndice A). De éstos la similitud de la dieta fue significativa entre las tallas LP 158-178 y 180-201 mm (Tabla 5). En la época de nortes se presentaron individuos de las tallas LP 47-69, 70-91, 92-113, 114-135 y 135-157 mm (Apéndice A), y se encontró similitud significativa únicamente entre las tallas LP 70-91 y 114-135 mm (Tabla 5). Durante la época de secas se capturaron ejemplares de las tallas LP 47-69, 70-91, 92-113, 114-135, 136-157, 158-179 y 180-201 mm (Apéndice A), encontrándose similitud significativa entre las tallas LP 70-91, 114-135, 158-179 y 180-201 mm (Tabla 5).

<b>B. ron chu s</b>	<b>LP mm</b>	70-91	92-113	114-135	136-157	158-179	180-201	202-223		
	47-69	47.62	48.57	39.29	14.29	50.79	42.86	14.29		
	70-91		50.77	<b>61.22</b>	36.26	54.70	42.31	0.00		
	92-113			39.29	40.00	45.40	25.71	11.43		
	114-135				39.29	<b>77.78</b>	<b>62.50</b>	0.00		
	136-157					39.68	28.57	14.29		
	158-179						<b>72.22</b>	22.22		
180-201							33.33			
<b>C. mel ano pus</b>	<b>LP mm</b>	52-69	70-87	88-105	106-123	124-141	142-159	160-177	178-195	196-213
	33-51	51.91	49.67	42.72	48.71	38.62	37.55	29.29	42.54	11.11
	52-69		<b>65.73</b>	<b>64.67</b>	<b>66.16</b>	49.96	55.44	46.16	51.47	12.50
	70-87			<b>70.46</b>	<b>74.61</b>	55.68	<b>66.48</b>	40.80	47.54	10.84
	88-105				<b>71.33</b>	<b>65.62</b>	<b>60.51</b>	45.77	53.32	13.22
	106-123					<b>75.84</b>	<b>68.65</b>	56.50	<b>61.89</b>	9.93
	124-141						<b>83.95</b>	<b>61.10</b>	<b>67.88</b>	13.11
	142-159							<b>71.13</b>	<b>65.01</b>	10.22
	160-177								58.18	18.18
178-195									25.71	
<b>C. und éci ma lis</b>	<b>LP mm</b>	120-158	159-197	198-236	237-275					
	80-119	42.42	49.09S	42.42						
	120-158		43.33	33.33	33.33					
	159-197			53.33	40.00					
	198-236				33.33					
<b>D. rho mb eus</b>	<b>LP mm</b>	34-42	43-51	52-60	61-69	70-78	79-87	88-96	97-105	
	25-33	47.67	32.79	31.55	22.73	10.00	0.00		0.00	
	34-42		<b>71.54</b>	<b>68.50</b>	<b>71.35</b>	53.72	12.79		9.30	
	43-51			<b>78.35</b>	<b>64.16</b>	<b>71.97</b>	30.33		17.21	
	52-60				<b>68.18</b>	<b>77.35</b>	14.71		27.94	
	61-69					<b>61.82</b>	31.82		13.64	
	70-78						30.00		20.00	
	79-87								33.33	
	88-96									
<b>S. test udi neu s</b>	<b>LP mm</b>	53-71	72-90	91-109	110-128	129-147	148-166			
	33-52	58.52	56.80	44.65	44.24	9.09	1.82			
	53-71		<b>67.28</b>	55.42	50.89	20.54	15.63			
	72-90			54.30	47.79	22.06	24.26			
	91-109				25.56	6.67	27.78			
	110-128					28.57	39.29			
129-147						39.29				

Tabla 5. Porcentaje de similitud de la dieta entre individuos de diferentes estados de desarrollo ontogénico que coincidieron al menos en alguna época climática. Las casillas vacías son grupos de tallas que no coincidieron en ninguna época climática. Números en negritas denotan similitud significativa (>60%).



Las tallas pequeñas e intermedias de *C. melanopus* en muestra gran diversidad de presas con poca frecuencia y abundancia. En los individuos de la talla más pequeña (LP 33-51 mm) la presa que se separa del cúmulo de presas fueron los crustáceos, mientras que en los de LP 52-69 mm fueron los tanaidáceos. Los individuos de LP 60-87 y 88-105 mm muestran la mayor diversidad de presas, y las presas que fueron dominantes no se separan demasiado del resto. En los individuos de LP 60-87 mm las presas dominantes fueron los ostrácodos, poliquetos y braquiuros, mientras que en los de LP 88-105 mm fueron los poliquetos, tanaidáceos, ostrácodos, crustáceos y el detrito. En los individuos de LP 106-123, 124-141, 142-159 y 160-177 mm las presas dominantes fueron los tanaidáceos, mismos que se separaron claramente del resto de presas. En los individuos de LP 178-195 mm la presa dominante fueron los huevos, mientras que en los de LP 196-213 mm fueron los peces (Figura 14A y Apéndice C). La contribución a la amplitud del nicho trófico de las distintas tallas de *C. melanopus* es una mezcla de estrategias, en donde algunos individuos consumen la gran mayoría de toda la gama del espectro trófico, y otros individuos consumen sólo determinados tipos de presas.

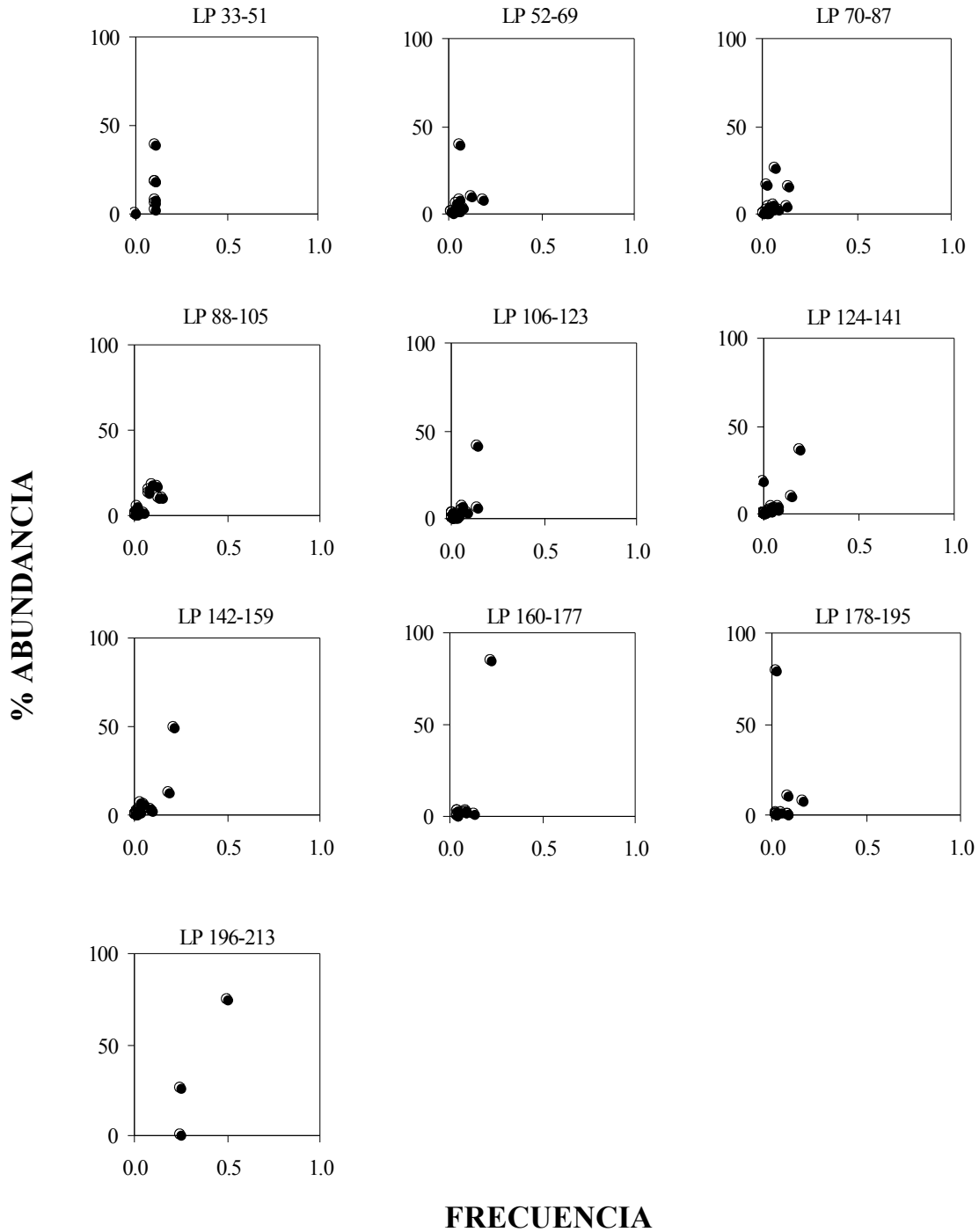


Figura 14A. Estrategia de alimentación de *Cathorops melanopus* para cada estadio del desarrollo ontogénico. La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles Figura 3.

La tendencia de la amplitud del nicho trófico es a mantenerse uniforme en tallas pequeñas e intermedias (Figura 14B). Sin embargo, a partir de la talla LP 124-141 mm el valor de Ba empieza a disminuir conforme la talla aumenta hasta alcanzar el valor mínimo ( $0.130 \pm$

0.0009) en los individuos mayores. El valor particularmente alto de Ba ( $0.318 \pm 0.0017$ ) que se observó para la talla LP 178-195 mm no sigue la tendencia de disminuir conforme la talla aumenta. Solo existió traslape en la amplitud del nicho trófico entre la talla LP 33-51 y 106-123 mm, y la talla LP 88-105 y la población en su conjunto.

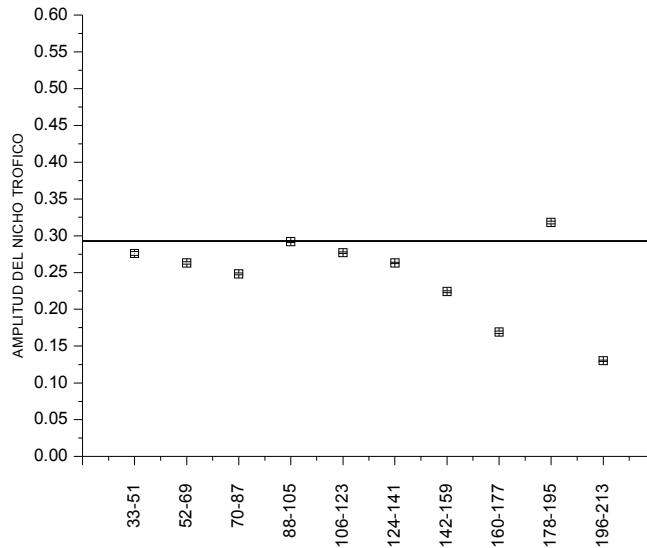


Figura 14B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Cathorops melanopus* para los distintos estados del desarrollo ontogénico. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

Durante la época de lluvias y secas se capturaron ejemplares de todas las clases de talla (Apéndice A), y se encontró similitud significativa entre las dietas correspondientes a los individuos de las tallas LP 52-69, 70-87, 88-105, 106-123, 124-141, 142-159, 160-177 y 178-195 mm. Durante la época de nortes se presentaron individuos de las tallas LP de 33-51, 52-69, 70-87, 88-105, 106-123, 124-141, 142-159 y 160-177 mm. y se encontró similitud significativa entre las tallas LP 52-69, 70-87, 88-105, 106-123, 124-141, 142-159 y 160-177 mm. De acuerdo con este índice, la talla más pequeña (LP 33-51 mm) y la mayor (196-213 mm) tuvieron una dieta diferente a las de los demás (Tabla 5); el porcentaje de similitud significativo entre clases de talla pequeñas e intermedias se debió al consumo de presas en común, específicamente de ostrácodos, poliquetos, oligoquetos, detrito y tanaidáceos; entre

clases de talla más grandes las presas en común son los tanaidáceos, crustáceos, detrito y huevos.

Los individuos *C. undecimalis* de la talla más pequeña (LP 80-119 mm) presentaron como presas dominantes a los peneidos y peces; en la talla LP 120-158 mm fueron los crustáceos y braquiuros; en la talla LP 159-197 mm fueron los Góbidos, quienes mostraron una mayor diversidad en el consumo de presas, pero sin llegar a tener más del 60% en abundancia. Los individuos de la talla LP 198-236 mm la presa dominante fueron los Engraúlidos, mientras que en los de la talla LP 237-275 mm fueron distintos tipos de peces. En estos últimos se notó una especialización hacia los Engraúlidos, con una abundancia de casi el 100% (Figura 15A y Apéndice C).

La contribución a la amplitud del nicho trófico en las tallas LP 80-119, 120-158 y 237-275 mm es el resultado de una mezcla de estrategias, con algunos individuos consumiendo a la gran mayoría de componentes alimentarios y otros consumiendo solo algunos de estos. En los individuos de las tallas LP 159-197 y 198-236 mm, la contribución a la amplitud del nicho está principalmente determinada por la variabilidad dentro fenotipos, es decir todos los fenotipos consumen la mayoría de componentes alimentarios del espectro trófico total (Figura 15A).

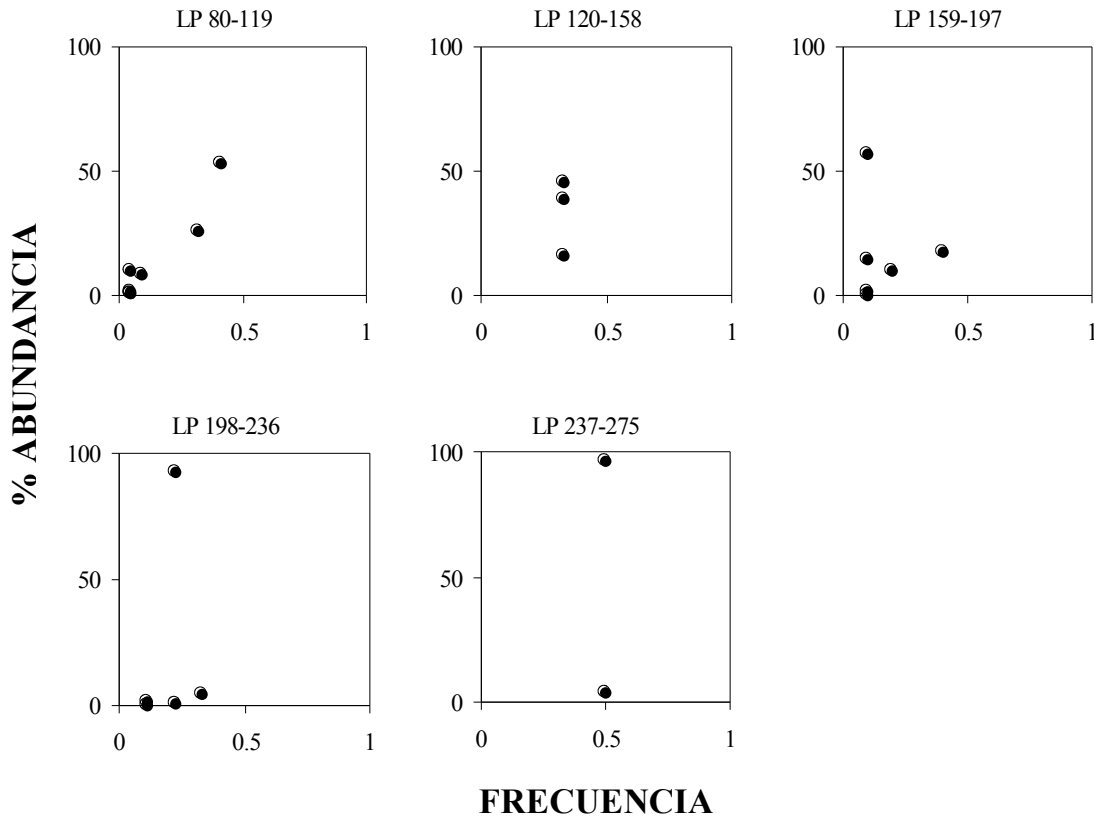
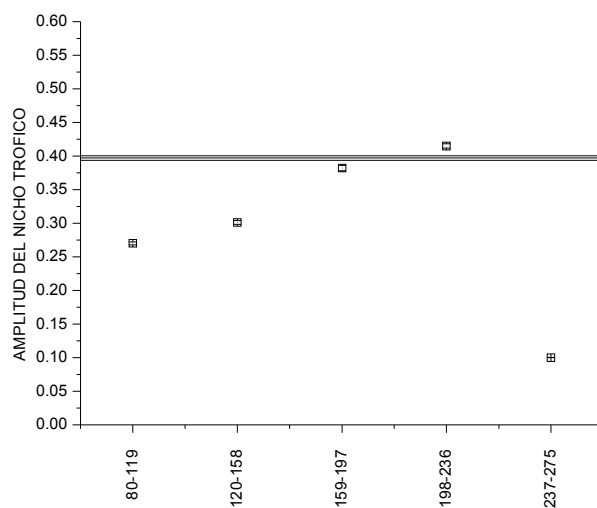


Figura 15A. Estrategia de alimentación de *Centropomus undecimalis* para cada estadio del desarrollo ontogénico. La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3.

El índice de amplitud del nicho trófico aumentó conforme *C. undecimalis* aumentó de talla (Figura 14B). Sin embargo, el valor de Ba para la mayor talla no siguió esta tendencia, posiblemente debido a que dicho valor está representado únicamente por un ejemplar de esta especie (Apéndice A). Mientras que los Ba de las tres tallas más pequeñas cayeron por debajo del valor de Ba para toda la población, el Ba de los peces LP 198-236 mm cayó por arriba de dicho valor. Se observó una clara separación entre los intervalos de confianza de todas las tallas entre sí, y con respecto al valor de Ba de la población en su conjunto (Figura 15B).

Figura 15B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Centropomus undecimalis* para los distintos estados del desarrollo ontogénico. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

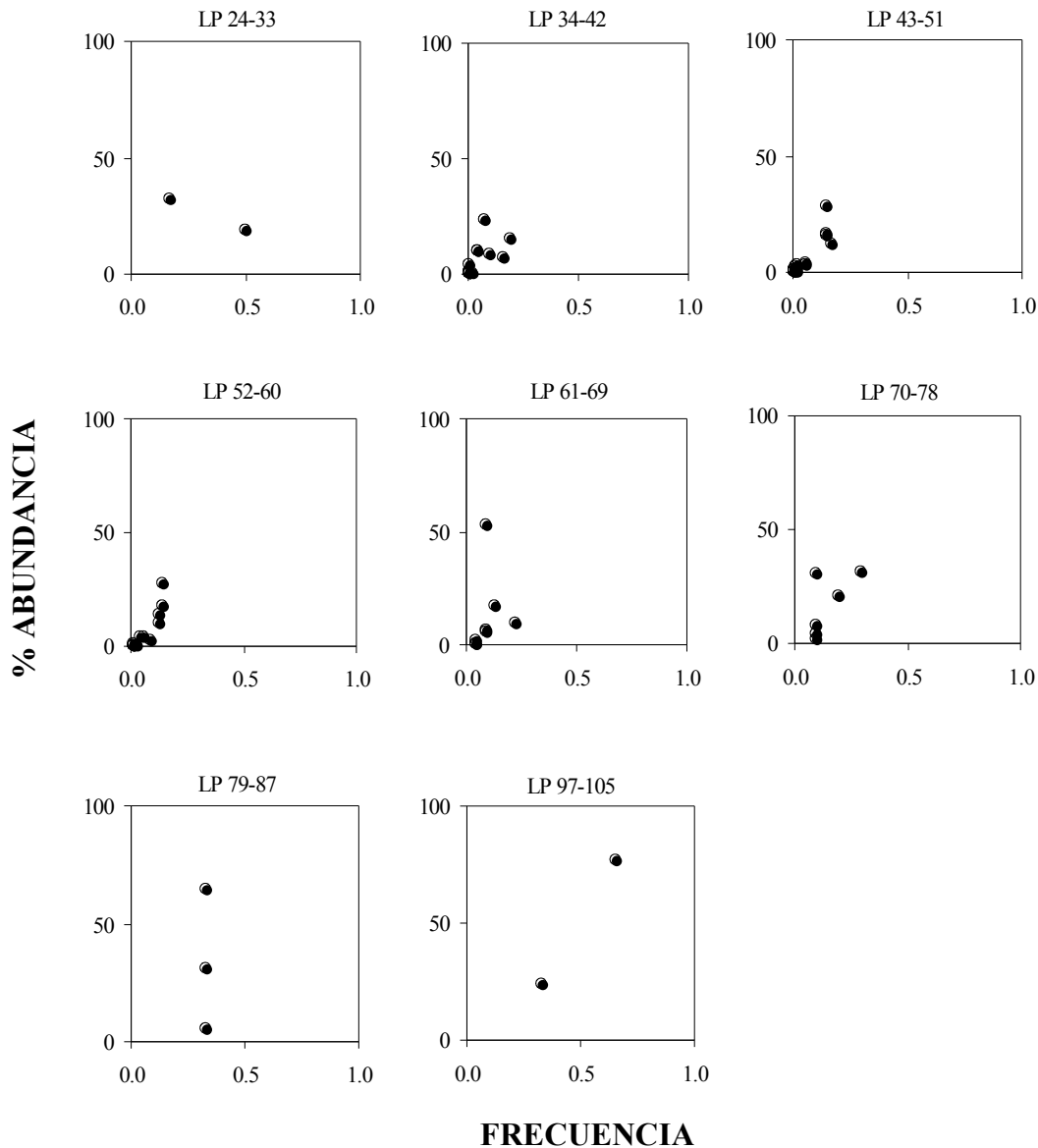


En la época de lluvias están presentes ejemplares de casi todas las tallas excepto de la talla más pequeña (LP 80-119 mm). En la época de nortes y secas también están presentes individuos de casi todas las tallas excepto de la talla más grande (LP 237-275 mm). A pesar de esta coincidencia temporal no hubo similitud significativa entre las dietas de *C. undecimalis* de distinta clase de talla (Tabla 5).

Los diagramas de Amundsen *et al.* (1996) para las distintas tallas de *D. rhombeus* (Figura 16A) mostró que en las tallas LP 34-78 mm hubo una mayor diversidad en el consumo de presas. Las clorofitas, copépodos, crustáceos y poliquetos que son dominantes no sobrepasaron el 55% en abundancia y el 40% de frecuencia (Apéndice C). En los individuos de la talla más pequeña (LP 24-33 mm) y en las dos mayores (LP 79-87 y 97-105 mm) se aprecian presas que son muy abundantes y frecuentes, denotando especialización hacia el consumo de isópodos y copépodos en la talla pequeña, y hacia tanaidáceos y peneidos en las tallas más grandes (Figura 16A).

La composición a la amplitud del nicho trófico está determinada por la mezcla de estrategias entre y dentro fenotipos. Para el primer caso cada fenotipo consumió componentes alimentarios específicos, mientras que para el segundo caso los distintos fenotipos

consumieron la mayoría de los componentes alimentarios que conforman el espectro trófico



total (Figura 16A).

Figura 16A. Estrategia de alimentación de *Diapterus rhombeus* para cada estadio del desarrollo ontogénico. La abundancia es el porcentaje de peso de cada componente alimentario. Para más detalles ver Figura 3.

Los valores de amplitud del nicho trófico en esta especie mostraron un patrón en el que las tallas más pequeñas y mayores tuvieron los Ba mas bajos, mientras que las tallas intermedias tuvieron los Ba mas altos (Figura 16B). Sin embargo esto pudo haber sido influenciado por el número ejemplares de dichas muestras (Apéndice A). Los Ba de todas las tallas estuvieron por

debajo del valor de Ba para la población en su conjunto, excepto los Ba de las tallas LP 43-51 mm y 52-60 mm. No se observó traslape entre clases de tallas, ni con respecto a la amplitud del nicho trófico de la población en su conjunto (Figura 16B).

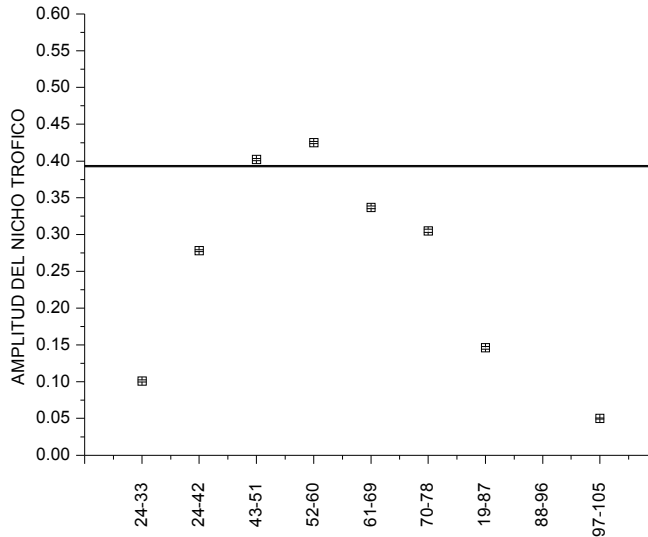


Figura 16B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Diapterus rhombeus* para los distintos estados del desarrollo ontogénico. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

En la época de lluvias se capturaron ejemplares de todas las tallas, pero se encontró similitud de la dieta significativa entre los individuos de las tallas LP 34-42, 43-51, 52-60, 61-69 y 70-78 mm. En la época de nortes se presentaron individuos con LP de 24-33, 34-42, 43-51, 52-60, 70-78 y 79-87 mm, pero sólo se encontró una similitud significativa en las dietas de los individuos de LP 34-42, 43-51, 52-60 y 70-78 mm. En la época de secas hubo representación de ejemplares de todas las tallas a excepción de las dos tallas más grandes (79-87 y 97-105 mm de LP). Se encontró similitud significativa entre los individuos de las tallas LP 34-42, 43-51, 52-60, 61-69 y 70-78 mm. La similitud significativa en la dieta entre algunas clases de talla pequeñas e intermedias (Tabla 5), fue resultado de la coincidencia en el consumo de componentes alimentarios como copépodos, clorofitas, crustáceos y tanaidáceos.

Ejemplares de clases de talla pequeña fueron más abundantes y las tallas grandes tuvieron poca representación en todas las épocas climáticas (Apéndice A). Se encontró similitud significativa entre los individuos de las tallas LP 34-42, 43-51, 52-60, 61-69 y 70-78 mm. La





Todos los Ba estuvieron por debajo del valor de Ba para el conjunto de la población, excepto el correspondiente a la talla LP 91-109 mm ( $0.239 \pm 0.0014$ ), que estuvo por arriba de dicho valor. No se observó traslape en la amplitud del nicho trófico entre tallas, ni con respecto al Ba de la población en su conjunto (Figura 17B). Cabe mencionar que se revisaron solo 15 ejemplares de las tres tallas mayores, lo que pudo haber influido en estos resultados.

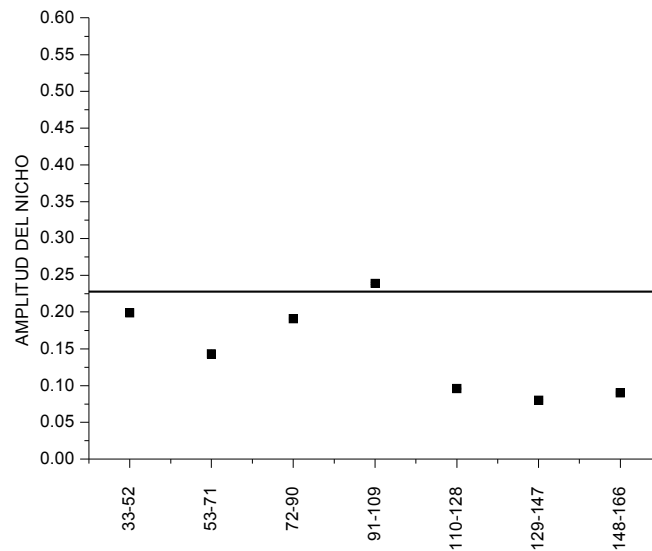


Figura 17B. Índice normalizado de la amplitud del nicho trófico de Levins (Ba) de *Sphoeroides testudineus* para los distintos estados del desarrollo ontogénico. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza ( $\alpha = 0.05$ ). Notar que los intervalos de confianza son muy pequeños.

En la época de nortes se encontraron individuos de todas las tallas reportadas en éste trabajo; en la época de lluvias hubo representación de ejemplares de tallas de LP 33-52, 53-71, 72-90, 91-109 y 148- 166 mm; en la época de secas de tallas de LP 33-52, 52-71, 72-90, 91-109, 110-128 y 129-147 mm (Apéndice A). Aunque los braquiuros, bivalvos y poliquetos son recurrentemente consumidos por todos los individuos de esta especie, no se encontró similitud significativa entre muchas clases de tallas (Tabla 5). Sólo se presentó similitud significativa en la dieta entre los individuos de las tallas LP 53-71 y 72-90 mm (presentes en todas las épocas).

### 2.3 ALIMENTACIÓN DE LAS POBLACIONES EN SU CONJUNTO.

La alimentación de la comunidad de peces dominantes en la laguna Las Palmas consistió en 68 tipos de presas (Apéndice B y C), distinguiéndose trece que son abundantes y frecuentes en la alimentación de las cinco especies incluidas en este trabajo. La estrategia alimentaria de *B. ronchus*, *C. melanopus*, *D. rhombeus* y *S. testudineus* es fundamentalmente generalista, donde dichas especies consumieron muchos componentes alimentarios con poca frecuencia y abundancia, aunque existe la presencia de componentes alimentarios dominantes. Por otra parte, *C. undecimalis* es especialista en el consumo de peces y crustáceos, particularmente de Engraúlidos y peneidos.

Los resultados indican que la trama trófica de la comunidad de peces en la laguna Las Palmas tiene como base al detrito, que es consumido por los organismos del bentos (epibentos y meiobentos), quienes a su vez, constituyen el recurso alimentario de *D. rhombeus*, *B. ronchus*, *C. melanopus* y *S. testudineus*. Por otra parte, el productor primario, fitoplancton es la base de la trama trófica para *C. undecimalis*, puesto que en todos los análisis cluster es la especie con alimentación más disímil a las otras especies incluidas en este trabajo.

El esquema de la estructura trófica y de las relaciones de alimentación entre los peces dominantes que se presentan en la laguna Las Palmas (Figura 18) muestra que los crustáceos son los más consumido por todas las especies. Sin embargo, en cada especie de peces aparecen otros componentes alimentarios que contribuyen de manera considerable a su dieta, provocando diferencias entre éstas. En el caso de *C. undecimalis*, las presas importantes son los peces y los peneidos. *Bairdiella ronchus*, por su parte, es la especie que más depende del recurso crustáceos, en especial de tanaidáceos y braquiuros, aunque consume además algunos peces. Por ello, se puede considerar a *B. ronchus* como un consumidor secundario con la flexibilidad para consumir presas asociadas tanto al fondo como a la columna de agua. *Cathorops melanopus* consume muchos componentes alimentarios, sin embargo los componentes alimentarios más importantes son los tanaidáceos, oligoquetos, poliquetos y peces, constituyéndose como un consumidor secundario en estrecha asociación con el fondo de

la laguna. *Diapterus rhombeus* participa en el consumo de crustáceos, en especial de copépodos, ostrácodos y tanaidáceos. Sin embargo, las clorofitas son un componente alimentario de gran importancia, lo que lo hace un consumidor que incluye materia vegetal en su dieta. Finalmente *S. testudineus*, aunque generalista, consume predominantemente a los bivalvos, que son escasamente consumidos por las otras especies. Incluye en su alimentación también a poliquetos y braquiuros, lo que la coloca como un consumidor secundario con fuerte asociación al fondo.

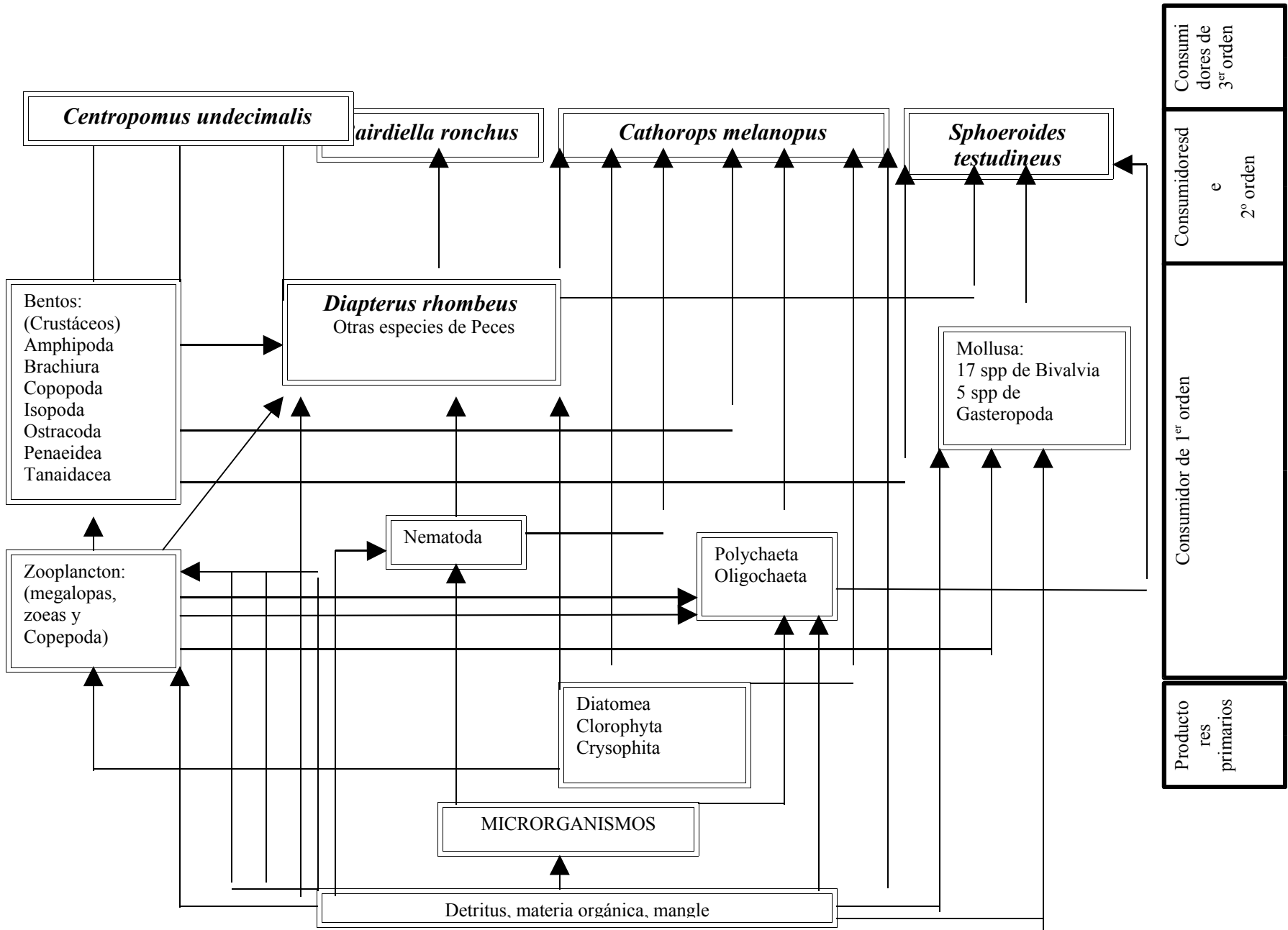




Figura 18. Esquema de la red trófica de las poblaciones de peces dominantes en Las Palmas: *Bairdiella ronchus*, *Cathorops melanopus*, *Diapterus rhombeus*, *Sphoeroides testudineus*, y del depredador tope *Centropomus undecimalis* en la laguna Las Palmas.

Una característica de las lagunas costeras es presentar fluctuaciones en sus factores fisicoquímicos, en especial la salinidad, temperatura y turbidez. En la laguna de Las Palmas éstos factores muestran diferencias significativas entre épocas climáticas (Mascaró, 2000), permitiendo agrupar el ciclo anual en tres épocas (Lara *et al.*, 1981; Yáñez, 1981; Chavance *et al.*, 1984; Yáñez *et al.*, 1985; Aguirre y Díaz, 2000). Durante la época de lluvias y nortes la salinidad y temperatura disminuyen, y el aporte de nutrientes y sedimentos es mayor debido a la descarga fluvial (Mascaró, 2000; Castillo, 2003). Al ser una laguna relativamente pequeña y somera, los sedimentos y la materia orgánica acumulada pueden ser constantemente resuspendidos por acción del viento y el flujo constante de corrientes internas, incrementándose así la turbidez. Durante la época de nortes se observan los valores más altos en la concentración de nutrientes, clorofilas totales y en algunos grupos del zooplancton (Mascaró, 2000). Por el contrario, en la época de secas los factores ambientales cambian completamente como repuesta a la disminución de la masa de agua dulce de origen fluvial y pluvial, así como a la disminución de las corrientes de viento. En esta época aumenta la salinidad, temperatura y claridad del agua, pero los nutrientes y clorofilas disminuyen a las concentraciones mas bajas observadas en el año (Mascaró, 2000).

La distribución y abundancia de las poblaciones de peces en las lagunas costeras están directamente relacionadas con las fluctuaciones estacionales de los factores abióticos del sistema. Se ha señalado a la salinidad como un factor particularmente importante (De Sylva, 1985), ya que determina la abundancia y distribución de las diferentes tallas de peces a través de los límites de tolerancia de éstas al gradiente de salinidad que se establece. Así tenemos que en Las Palmas, *Bairdiella ronchus* es más abundante en la época de secas y menos abundante en la de nortes, mientras que *Cathorops melanopus*, *Centropomus undecimalis* y *Sphoeroides testudineus* son mas abundantes en nortes y menos abundantes en secas. *Diapterus rhombeus* es abundante en la época de lluvias y menos abundante en nortes.

Las diferencias estacionales en abundancia encontradas en este trabajo en general coinciden con las reportadas para otras lagunas costeras tropicales y subtropicales (Lara *et al.*, 1981; Mallard *et al.*, 1982; Yáñez *et al.*, 1985; Díaz y Soto, 1988). Sin embargo, hubo casos particulares en los que no se corroboraron los reportes previos. Tal es el caso de *D. rhombeus* cuya abundancia máxima ha sido reportada para la época de secas en Laguna de Términos (Ayala *et al.*, 2001). La falta de coincidencia puede deberse a diferencias locales de microhábitat, ya que las llanuras de vegetación sumergida de Laguna de Términos conforman un microhábitat muy diferente al encontrado en Las Palmas.

Las fluctuaciones ambientales son fundamentales para determinar los cambios en las redes tróficas de un sistema a lo largo del año. Estos cambios se traducen en diferencias alimentarias de las especies de una época a otra las épocas climáticas, y han sido reportados para varios sistemas lagunares y para varias especies de peces (Lara *et al.*, 1981; Chavance *et al.*, 1984; Caso *et al.*, 1986; Díaz y Soto, 1988; Chávez, y Hamman, 1989; Vega, 1990; Blay, 1995; Cruz, 1998).

Los mecanismos a través de los cuales las fluctuaciones ambientales modifican la dieta de las poblaciones de peces pueden dividirse en aquellos que determinan la abundancia relativa de las distintas tallas de peces a través de la tolerancia a gradientes de múltiples factores que delimitan su hábitat; y los que determinan la distribución y abundancia de las poblaciones de presas que constituyen su alimento. Ambos producen un efecto directo en la alimentación de las diferentes tallas y especies de peces presentes en cada época, que a su vez se manifiesta en las variaciones en las estrategias alimentarias y la amplitud del nicho trófico de cada grupo de individuos a lo largo del año.

El factor de condición por época climática de manera general fue mayor en la época de nortes que en el resto del año (Figura 5). La laguna Las Palmas es muy productiva en la época de nortes (Mascaró, 2000), lo que ayuda a explicar el incremento en la proporción entre el peso y la talla en los organismos durante esta época. Por otra parte, los valores de factor de condición mas bajos para algunas de las especies (*C. undecimalis*, *D. rhombeus* y *S. testudineus*) fueron



observados en la época de secas, posiblemente como resultado de las fluctuaciones en temperatura, salinidad y turbidez que pueden ejercer presión en el estado general de las poblaciones (Wootton, 1990; Alcaraz, en prensa).

De los 919 ejemplares revisados en el presente trabajo, el 882 (87.22%) fueron juveniles (Apéndice A). Sólo en el caso de *B. ronchus*, *C. melanopus* y *S. testudineus* se encontraron individuos con algún grado de madurez gonádica. Por ello, debe considerarse a Las Palmas como un área de crianza y alimentación, y consecuentemente, los resultados sobre el factor de condición no se pueden interpretar en términos del estado reproductivo de las poblaciones. La ausencia de adultos maduros sexualmente en Las Palmas seguramente explica las diferencias en el factor de condición y coeficientes de alometría encontradas al comparar los resultados del presente trabajo con lo reportado previamente (Apéndice D).

Las lagunas costeras han sido señaladas importantes sistemas transformadoras y exportadoras de energía hacia aguas adyacentes (Manickchand *et al*, 1998; Aguirre y Díaz; 2000; Vega y Arreguin, 2001; Zetina *et al*, 2003). De acuerdo con la clasificación de redes tróficas neotónicas (De Sylva en Knox, 2001), el flujo de energía de la trama trófica de la comunidad de peces en la laguna Las Palmas parte de dos componentes alimentarios (Figura 18): el primero del fitoplancton y de éste a niveles tróficos superiores; y el segundo del detrito a microorganismos y niveles de consumidores secundarios. Este tipo de tramas se puede observar en varias lagunas costeras, en las que ambas tramas tróficas llegan hasta los depredadores tope, representados por especies de las familias Sciaenidae, Lutjanidae, Carangidae y Centropomidae (Zetina *et al.*, 2003). En algunos casos, estos peces son habitantes permanentes de las lagunas costeras, y otras veces lo son sólo en alguno de sus estadios de su ciclo de vida. Tanto en el caso de otras lagunas costeras como en Las Palmas, ambas tramas tróficas son simultaneas y están íntimamente interconectadas entre sí, permitiendo el equilibrio del sistema.

En la trama trófica de la que forman parte *B. ronchus*, *C. melanopus*, *D. rhombeus* y *S. testudineus* se basan en el detrito, que junto con los sedimentos y materia orgánica pueden

tener origen alóctono y autóctono. De origen alóctono son los restos vegetales, animales y fitoplancton dulceacuícola, materia orgánica de deslaves y de origen terrígeno, mientras que de origen autógeno están el plancton, bacterias, microalgas bénticas, hojarasca de mangle, macroalgas, microfauna, meiofauna, macrofauna y heces (Jardel *et al.*, 1987; Knox, 2000). El detrito recién asentado es rápidamente consumido por la infauna y epifauna. Sin embargo, el detrito más viejo no siempre puede ser consumido debido a que muchos detritívoros no poseen enzimas que puedan hidrolizar los carbohidratos que en él se encuentran, y sólo estará disponible cuando sea convertido en biomasa microbiana (Kristensen, 1988). La materia y energía contenida en el bentos será consumida por el siguiente nivel trófico, compuesto por consumidores primarios y secundarios, entre los cuales se encuentran los peces lagunares. Estos eventualmente, podrán ser consumidos por los consumidores de tercer orden.

Por otra parte, la presencia de *C. undecimalis* está más relacionada con el ciclo del fitoplancton. Este ciclo se une a la trama trófica basada en el detrito a través de dos vías (Keenleyside, 1979). Una vía se inicia con un florecimiento de plancton, el cual puede ser consumido por zooplancton y peces zooplanctófagos. El zooplancton es consumido por invertebrados nectónicos y bentónicos, y éstos a su vez, por consumidores de primer y segundo orden, y finalmente por consumidores de tercer orden dentro de la laguna o en aguas oceánicas. Otra vía es cuando el fitoplancton se sedimenta, ya sea directamente o a través de las heces de los herbívoros, descomponiéndose principalmente por la interfase sedimento-agua. En este caso, los nutrientes son reciclados en la zona eufótica a través de la mezcla turbulenta del agua (Knox, 2000). La posición trófica de cada una de las especies estudiadas puede inferirse a través del análisis de sus estrategias alimentarias y de la forma como éstas cambian a lo largo del tiempo.

Los resultados del presente trabajo indican que *B. ronchus* es una especie demersal, y los componentes alimentarios que consume indican que puede presentar movimientos hacia distintas porciones de la columna de agua en donde es capaz de consumir algunas de sus presas. A pesar de que no se tienen antecedentes sobre la alimentación de *B. ronchus*, se cuenta con información de una especie simpátrica, *B. chysoura* (Chavance *et al.*, 1984), que al

igual que *B. ronchus*, es un depredador generalista, que se alimenta principalmente de tanaidáceos, engraúlidos, peneidos, poliquetos, carideos, larvas de invertebrados y huevos.

Los resultados mostraron que la contribución a la amplitud del nicho trófico de *B. ronchus* tiende a ser entre fenotipos, indicando que de la gran variedad de presas encontradas en sus estómagos, cada individuo consume solo algunas de ellas. La variabilidad atribuida a las diferencias entre fenotipos está dada por diferencias alimentarias de acuerdo a la talla (Figura 13A). Si bien hay presas que están presentes en todas las tallas, existen otras que muestran clara dominancia en cada grupo de talla, distinguiéndose un cambio en la alimentación y la amplitud del nicho trófico conforme estos peces aumentan de talla (Figura 13B). Los individuos más pequeños consumen principalmente taxa de la infauna y epifauna; los individuos de tallas intermedias consumen presas de la epifauna e incluyen algunos peces; y en los individuos de las tallas mayores aumenta la importancia de los peces. Este patrón es común en otras especies de peces, en el que en tallas mayores aumenta la especificidad en el consumo de peces mientras que disminuye el consumo de crustáceos del bentos (Vega, 1990).

La amplitud del nicho trófico de *B. ronchus* varió considerablemente dependiendo de las épocas del año (Figura 7B), siendo mas alto el valor de Ba en la época de nortes que en la de lluvias y secas. Podría suponerse que esto es debido al número de ejemplares revisados en cada época (Tabla 1), sin embargo, en la época de secas se revisó un número grande de ejemplares y la amplitud del nicho trófico fue menor al de nortes. Durante la época de nortes la laguna de Las Palmas presenta la mayor abundancia y diversidad de epifauna e infauna (Castillo, 2003), lo que tiene como consecuencia un incremento en el consumo de una gran variedad de componentes alimentarios en proporciones relativamente similares. Dado que el número de ejemplares de *B. ronchus* revisados durante las lluvias no fue muy diferente al de los nortes, las diferencias en los valores de Ba entre estas épocas seguramente están relacionadas no sólo con la presencia de ciertos componentes alimentarios sino que reflejan las proporciones en que éstos son consumidos. En la época de lluvias al aumentar la turbidez se ve disminuido el consumo de presas de la columna de agua y la alimentación se restringe a presas asociadas al fondo. Estos resultados subrayan la importancia del índice normalizado de Levins en términos

del valor que este da tanto a la diversidad de componentes alimentarios como a la proporcionalidad en que éstos son consumidos.

A lo largo del presente trabajo, *C. melanopus* fue identificada como la especie más abundante en la laguna Las Palmas (Apéndice A). Los resultados indican que es una especie adaptada a vivir en el fondo en donde encuentra su alimento. Se caracteriza por ser generalista, basada en que muchos de los componentes alimentarios son presas raras, mientras que las que son dominantes dependen directamente de su abundancia temporal en el sedimento. El resultado de esta estrategia es que las variaciones estacionales en la alimentación de *C. melanopus* vayan cercanamente acompañadas de las variaciones en la abundancia de las presas más importantes. La presa más importante en su alimentación fueron los tanaidáceos, quienes a su vez constituyen un componente dominante en la alimentación de *B. ronchus* y *D. rhombeus*. La importancia alimentaria de este grupo de presas puede ser explicada en términos de su gran abundancia en áreas donde existe muy poca vegetación sumergida (Raz y Corona, 2003), y sugiere que los bagres los consumen como parte de una estrategia oportunista de aprovechamiento de los recursos disponibles. Evidencia de esto es la falta de concordancia entre los resultados del presente trabajo y los reportes previos sobre la especie en otras localidades (Lara *et al.*, 1981; Vega, 1990). Por ejemplo, Vega *et al.* (1994) reporta que las poblaciones de *C. melanopus* en Yucatán no incluyen tanaidáceos en su dieta, seguramente porque éstos no abundan en los hábitats más calcáreos de las lagunas costeras de la Península.

Por otra parte, es posible que esta falta de concordancia se deba a que los autores anteriores emplearon el índice de importancia relativa. Este índice constituye una estandarización de los métodos de frecuencia, abundancia y numérico, por lo que grupos como los copépodos y restos vegetales, con alto valor numérico, modifican la percepción de los componentes considerados dominantes (Cortés, 1997).

Los resultados sugieren que las variaciones en el índice Ba de *C. melanopus* a lo largo del año también son reflejo de las fluctuaciones en la abundancia relativa de las presas que forman su espectro trófico (Figura 8B). Durante las lluvias, los poliquetos constituyeron un componente

alimentario importante en la dieta de *C. melanopus*, seguidos de los tanaidáceos, braquiuros, peces y detrito. En esta época se alcanzó la máxima amplitud del nicho trófico debido al aumento en la diversidad de presas disponibles. Estos resultados se explican debido a que durante las lluvias aumenta el aporte fluvial de sedimentos y nutrientes, así como disminución de salinidad y temperatura, lo que favorece la abundancia relativa de las poblaciones de poliquetos (Hernández y Solís, 1995).

Durante la época de nortes, la amplitud del nicho trófico de *C. melanopus* fue la mínima (Figura 8B). A pesar de que se mantuvo el número de componentes alimentarios en la dieta (Figura 6), la proporción en que fueron consumidos presentó una fuerte dominancia de tanaidáceos, oligoquetos y crustáceos. Se ha señalado que durante los nortes las condiciones en Laguna de Términos favorecen a las poblaciones de crustáceos (Hernández y Solís, 1995), y que el aporte de sedimentos de grano fino como el limo, son benéficos para las poblaciones de oligoquetos en lagunas tropicales (Nadaro y Olafsson, 1999).

Durante la época de secas, los resultados indican la presencia de huevos de peces como un componente alimentario dominante en la dieta de *C. melanopus*. Sin embargo, éstos aparecen únicamente en ejemplares de tallas maduras sexualmente, lo que podría indicar una ingestión accidental como resultado del estrés durante su captura. Autores previos han señalado que esta especie presenta una conducta de protección de las crías en la que el macho conserva en la boca los huevos una vez que éstos han sido fertilizados (Pattillo *et al.*, 1997).

La contribución a la amplitud del nicho trófico no presentó un patrón de variación estacional claro (Figura 8A). A lo largo de todo el año *C. melanopus* presentó una mezcla de estrategias en donde algunos fenotipos consumen una amplia gama de presas de forma similar, mientras que otros consumen determinados componentes alimentarios diferencialmente. Estas diferencias entre fenotipos, sin embargo, no se debieron a diferencias de alimentación entre individuos de tallas distintas, como lo demuestra la poca variación en el índice Ba a lo largo de las tallas pequeñas e intermedias de esta especie (Figuras 14A y 14B).

A pesar de la relativa constancia en amplitud del nicho en las tallas pequeñas e intermedias (Figura 14B), si se encontraron algunas diferencias en la alimentación de *C. melanopus* en las tallas mayores (Figura 14A). Estas diferencias concuerdan en lo general con lo reportado anteriormente. Vega (1990) encontró que *C. melanopus* < 140 mm de longitud en Yucatán, se alimenta de anfipodos, tanaidáceos y poliquetos; en ejemplares de 141-260 mm la dieta alcanza la máxima diversidad, y en ejemplares mayores a 260 mm la amplitud del nicho trófico es estrecha, consumiendo restos vegetales, poliquetos y peces. En Laguna de Términos Lara *et al.* (1981) reportan como presas dominantes en los juveniles a la materia vegetal, copépodos y nemátodos; y para ejemplares adultos tanaidáceos, larvas de insectos, restos de crustáceos y vegetales.

Los cambios en la alimentación de las especies de acuerdo al incremento en talla han sido reportados en múltiples trabajos (Lara *et al.*, 1981; Vega, 1990; Vega *et al.*, 1994; Labropoulou y Markakis, 1998; Aguirre y Diaz, 2000; Cruz, 2000; Knox, 2000). Estos cambios ontogénicos en la dieta frecuentemente están relacionados con diferencias en el hábitat (Hespenheide, 1975; Karpouz y Stergiou, 2003) y con cambios en la estructura y tamaño de la boca, presencia y grado de desarrollo de dientes y estructuras sensoriales (Gill y Hart, 1994; Cruz *et al.*, 2000; Wooton, 1990). Es importante considerar las características morfológicas del depredador usadas en la captura de las presas en cada etapa de su desarrollo ontogénico (Wooton, 1990; Luczkovich *et al.*, 1995). Karpouz y Stergiou (2003) afirman que también es importante considerar los requerimientos nutricionales en las diferentes etapas del desarrollo ontogénico, así como el valor nutricional de las presas. Estos autores señalan que presas con alto valor energético son consumidas en las primeras etapas del desarrollo ontogénico.

Ya que especies como *C. melanopus* consumen a las presas de acuerdo a la disponibilidad espacial o temporal, algunas de las diferencias en el desarrollo ontogénico observadas en el presente trabajo se deben a la capacidad de alimentarse de diferentes presas que cambia con el tamaño del pez, particularmente con el tamaño de su boca. Los individuos pequeños están restringidos a consumir presas pequeñas y en consecuencia incluyen una mayor variedad de

éstas en la dieta; los individuos mayores son capaces de consumir algunas presas de mayor tamaño o movilidad, y por lo tanto pueden especializarse más. La amplitud del nicho trófico de *C. melanopus* cambió poco entre las tallas pequeñas e intermedias, pero disminuyó hacia las tallas mayores (Figura 14B), confirmando una relativa especialización de estos últimos. Asimismo, se presentó alto traslape trófico entre tallas de *C. melanopus* que se encontraban presentes en una misma época de año (Tabla 5), lo que indica que individuos de diferentes tallas coexisten mediante una distribución de recursos, que en el caso de Las Palmas son abundantes. Lo anterior está de acuerdo con lo que Macpherson (1981) y Barry (1996) establecen en el sentido que especies generalistas y oportunistas tróficos que dependen de la abundancia de las presas pueden explotar diferentes recursos alimentarios y competir en ambientes ecológicamente marginales

El depredador tope en la laguna Las Palmas, *Centropomus undecimalis*, mostró una alimentación más especializada en el consumo de peces (de las familias Engraulidae, Gobiidae y Gerreidae) y camarones peneidos. A pesar de que no se encontró información de su alimentación en vida silvestre en las poblaciones de México, en Itamaraca, Brasil, Vasconcelos y Braga (1980), indican que *C. undecimalis* se alimenta de crustáceos (Palemonidae, Penaeidae, Alphaeidae, isópodos y copépodos), peces (Poecilidae, Engraulidae, Eleotridae y Gobiidae), insectos, poliquetos, holotúridos y bivalvos, mientras que las poblaciones de Florida consumen peces, camarones, aunque también materia vegetal e insectos (Pattillo *et al.*, 1997).

La composición de la dieta de *C. undecimalis* en Las Palmas y en otras lagunas tropicales (Pattillo *et al.*, 1997) indican que es un depredador visual, capaz de desplazarse desde la columna de agua hasta el fondo. En otros sistemas lagunares del Pacífico y Golfo de México, se han señalado que especies de la familia Centropomidae son depredadores tope, constituyendo un eslabón importante en la trama trófica dentro de éstos sistemas (Díaz y Soto, 1988; Zetina *et al.*, 2003). Son especies muy importantes en la transferencia de energía fuera del sistema, debido a que se alimentan en la laguna y emigran después a áreas adyacentes (Manickchand, 1998). La presencia de especies de esta familia en otras lagunas costeras nos

confirma que son habitantes comunes en las lagunas costeras, y que tienen un importante papel en la determinación de la estructura trófica de estos sistemas.

Las variaciones en la amplitud del nicho trófico y número de componentes alimentarios de *C. undecimalis* a lo largo del año fueron similares a aquellas presentadas por *B. ronchus* (Figuras 7B). En la época de nortes alcanza la mayor amplitud (Figura 9B), probablemente como resultado de la inclusión de juveniles de peneidos, muy abundantes en ésta época (Castillo, 2003). En la época de secas la amplitud del nicho trófico fue la menor, ya que consumieron tres componentes, de los cuales los crustáceos y peces tienen más del 99% de la abundancia. La dominancia de peces y camarones peneidos en la alimentación de especies del género *Centropomus* en sistemas lagunares del Pacífico y Golfo mexicano, así como en Brasil y Cuba, son fundamentales para determinar que *C. undecimalis* es más especializada en la captura y consumo de éstos grupos, estando presentes como presas dominantes en todas las épocas climáticas y representando hasta el 99% en frecuencia y abundancia en el contenido estomacal, (Vasconcelos y Braga, 1980; Díaz y Soto, 1988, Guevara *et al.*, 1994).

La tendencia de la amplitud del nicho en *C. undecimalis* es a incrementarse conforme la talla aumenta, consumiendo diversas especies de peces de las familias Gerreidae, Gobiidae y Engraulidae, así como camarones peneidos en los diferentes estados de su desarrollo ontogénico. La dominancia de estos componentes alimentarios se ha reportado para poblaciones de robalos en lagunas costeras del Pacífico mexicano (Díaz y Soto, 1988) y en Cuba (Guevara *et al.*, 1994). A pesar de que en su desarrollo ontogénico las presas dominantes fueron las mismas, la similitud entre dietas no fue significativa, debido a las proporciones en que fueron consumidos dichos componentes alimentarios así como por la incorporación en su dieta de otros tipos de presas. Estos resultados constituyen una evidencia de la repartición de recursos entre *C. undecimalis* de distinta talla.

La contribución a la amplitud del nicho trófico en esta especie fue una mezcla de estrategias, debida probablemente a las diferentes clases de talla de los ejemplares que se revisaron en cada época. Algunos fenotipos consumieron la mayoría de los componentes alimentarios que



conforman el espectro trófico total y otros incluyeron solo algunos de ellos. Esta mezcla de estrategias puede ser el reflejo de las diferencias en la contribución a la amplitud del nicho encontrada entre individuos de talla distinta (Figura 15A).

*Diapterus rhombeus* es una especie generalista (Macpherson, 1981), clasificada como una especie abundante y permanente de los sistemas fluvio-lagunares de la Laguna de Términos (Yáñez *et al.*, 1985). Una especie de la misma familia, *Eugerres plumieri*, en Pom-Atasta, Campeche (Aguirre y Díaz, 2000), está señalada como un consumidor de primer orden, con once tipos de presas consumidos, siendo las dominantes los anfípodos, tanaidáceos, nematodos, foraminíferos, ostrácodos, y copépodos. Mientras que González y Rodríguez (1982) señalan que *D. rhombeus* en Tunas de Zaza, Cuba, consume principalmente *Thalasia spp.*, poliquetos, bivalvos, copépodos y ostrácodos, Chávez (1989) señala que *Diapterus peruvianus* en la laguna de Coyutlán, Colima solo consumió ocho componentes alimentarios, siendo los más importantes el detrito, copépodos, ostrácodos y foraminíferos. González y Rodríguez (1983) señalan que la protactibiliidad bucal es característica de esta familia que hace que la boca tenga una posición inferior cuando se alimenta, y que esto está fuertemente relacionado con los hábitos alimentarios de la especie. En este trabajo el espectro trófico fue más amplio con 21 componentes alimentarios (Figura 6). Es posible que las condiciones ambientales de la laguna de Las Palmas son más favorables para la presencia de un número mayor de presas diferentes, ampliando la disponibilidad de distintos grupos taxonómicos.

Aguirre y Díaz (2000) indican que *E. plumieri*, especie de la misma familia a la que pertenece *D. rhombeus*, no cambia su alimentación a lo largo del año. En el presente trabajo la amplitud del nicho trófico para *D. rhombeus* fue similar durante las distintas épocas climáticas (Figura 10B). Sin embargo, la frecuencia y abundancia de los componentes alimentarios dominantes variaron a lo largo del año. En la época de lluvias, se presentó dominancia de tanaidáceos, mientras que en los nortes los peneidos por un lado, y los copépodos y clorofitas, por el otro, se separaron de los demás componentes por diferencias en su abundancia y frecuencia en la dieta (Figura 10A). La importancia de los peneidos durante la época de nortes seguramente se debe a su gran abundancia en Las Palmas durante esta época, lo cual confirma el carácter

oportunista en la estrategia alimentaria de esta especie. Sin embargo, las clorofitas y copépodos son un componente alimentario importante; en especial los copépodos son menos abundantes en esta época (Gallardo, 2000), por lo que puede decirse que *D. rhombeus* mostró alguna selectividad, quizás porque estos componentes le confieren un beneficio nutricional no sustituible, o bien, la relación costo-beneficio al consumir estas presas es mayor (Hespenheide, 1975). En la época de secas, por su parte, se presentaron varios componentes alimentarios con frecuencia y abundancia más uniformes, sin que hubiera alguna particularmente dominante (Figura 10A). En esta época las clorofitas fueron los componentes alimentarios más importantes, debido tal vez a las condiciones de claridad del agua favoreció su abundancia y, en consecuencia, su disponibilidad.

Aunque la composición del espectro alimentario de *D. rhombeus* varió a lo largo del año, la contribución a la amplitud del nicho trófico a lo largo de las tres épocas climáticas fue de forma constante entre fenotipos (Figura 10A). Estos resultados indican que la variabilidad que presenta el espectro trófico de la especie está dada principalmente por las diferencias de alimentación entre individuos, y que estas en parte reflejan las variaciones en la disponibilidad de los recursos alimentarios.

Los componentes de la dieta variaron conforme *D. rhombeus* aumentó de talla. En los ejemplares pequeños se encontraron como presas dominantes a los copépodos, isópodos y ostrácodos, para los de tallas intermedias a las clorofitas, crustáceos, ostrácodos, poliquetos y tanaidáceos, mientras que en las tallas más grandes a los crustáceos, tanaidáceos y peneidos. Es posible que estas diferencias estén relacionadas con el valor nutritivo que les confiere cada tipo de presa a los individuos conforme estos crecen y cambian sus requerimientos nutricionales (Hespenheide, 1975; Karpuzi y Stergiou, 2003).

Los cambios en la amplitud del nicho trófico acompañan claramente a las diferencias ontogénicas de la dieta encontradas, ya que en tallas pequeñas y grandes se observa la menor amplitud, mientras que en las intermedias, la amplitud del nicho trófico es máxima. Este comportamiento similar al de otras especies relacionadas (Vega, 1990), y se explica en

términos de la presencia de traslape trófico entre las tallas intermedias de *D. rhombeus*, ya que en estas tallas los peces consumen un mayor número de componentes en proporciones similares. En el caso de los peces carnívoros bentónicos se reduce la competencia intraespecífica a través del uso diferencial de los recursos por parte de los individuos de distintas tallas (Platell y Potter, 2001). Por lo anterior, y considerando la abundancia de recursos en Las Palmas, se puede decir que existe una repartición de recursos tróficos dentro de esta especie.

Los resultados del presente trabajo señalan que *S. testudineus* es una especie generalista, de segundo orden, que consumió el mayor número de componentes alimentarios (Figura 6). Los braquiuros, bivalvos (*Brachidontes exustus*, *Odontomia weberi* y *Polymesoda carolineana*), y poliquetos fueron las presas que resultaron dominantes, lo que coincide con lo reportado por otros autores (Target, 1979; Vasconcelos y Sylva, 1998). Ralston y Wainwright (1997) indican que para *Sphoeroides nephelus* consume preferentemente cangrejos, ofiuroideos, arena, peces, gasterópodos, camarones y briozoarios, determinando que es generalista. Por su parte Mallard (1982) en la Laguna de Términos indica que es un consumidor de segundo orden que se alimenta de bivalvos, gasterópodos, crustáceos, huevos, tanaidáceos y restos vegetales.

Tanto los valores de amplitud del nicho (Figura 10B) como las presas caracterizadas como dominantes se mantuvieron constantes durante las tres épocas climáticas. Sólo durante la época de lluvias, las presas dominantes: bivalvos, braquiuros y poliquetos se separaron de la mayoría de los otros componentes alimentarios, representando el 45% de la abundancia y el 25% de frecuencia. Estos resultados son similares a los reportados por Mallard (1982), sin embargo, este autor indica que en la época de secas y lluvias la materia orgánica y los huevos de invertebrados son componentes alimentarios dominantes. Así mismo, señala que la materia orgánica encontrada en los estómagos puede ser producto de la digestión de otros grupos tróficos, o por ingestión directa del medio. En este trabajo, la materia orgánica no sobrepasó del 7% en frecuencia y del 8% en abundancia. La falta de concordancia con los resultados del presente trabajo posiblemente se deba al uso del método de análisis, y a la determinación de grupos tróficos que posiblemente estuvieron muy fraccionados y que fueron determinados

como materia orgánica. Por otra parte los moluscos en la Laguna de Términos tienen diversidad alta, con abundancia de ciertas especies de acuerdo a los diferentes hábitats que ofrece el sistema en su conjunto (García, 1981). Sin embargo, Castillo (2003) no encontró gran abundancia de bivalvos en los muestreos de la infauna que realizó durante un año en Las Palmas. La preponderancia de bivalvos como componente dietético en *S. testudineus* hace suponer que si bien esta especie generalista, muestra una cierta selectividad en el consumo de presas, específicamente de bivalvos, los que aún no siendo muy abundantes en el sistema, tienen una importancia relevante en su dieta.

La contribución a la amplitud del nicho trófico en las diferentes épocas climáticas, fue una mezcla de estrategias, con algunos casos en donde determinados fenotipos consumieron la mayoría del espectro trófico y otros fenotipos solo consumieron algunos tipos de presas.

En el presente trabajo se encontraron ciertos componentes alimentarios importantes en cada etapa del desarrollo ontogénico de *S. testudineus*, aunque algunas de las presas dominantes fueron similares en las diferentes tallas. A pesar de ello, prácticamente no hubo similitud significativa (Tabla 5), indicando que la dieta cambia conforme aumentan de talla los individuos. Esta poca variación ya ha sido reportada para *S. testudineus* en la zona (Yáñez *et al.*, 1985), y junto con la poca variación en la amplitud del nicho trófico a lo largo de las distintas etapas del desarrollo ontogénico, indica que conforme crecen estos peces incluyen distintos grupos de presas específicas.

*Sphoeroides testudineus* es la única especie de Tetraodontidos en Las Palmas. Esta familia presenta estructuras bucales apropiadas para el consumo de partes duras (Ralston y Wainwright, 1997), tales como las conchas de los moluscos. La presencia de dichas estructuras es una ventaja adaptativa que permite que *S. testudineus* explotar los moluscos con eficacia, disminuyendo tanto la competencia inter- como intraespecífica. Como ya se mencionó, en la laguna de Las Palmas, los moluscos no son muy abundantes, sin embargo es una presa dominante en las épocas climáticas, así como en los diferentes estados del desarrollo ontogénico; por lo que puede inferirse que su aunque es generalista, la adaptación de estructura

bucal idónea para el consumo de partes duras, induce a cierta especialización al consumo de moluscos, que no son abundantes en la laguna, y aparecen en la dieta de ésta especie como una presa dominante y fundamental en su alimentación.

Varios autores (Macpherson, 1981; Siena, 1986, 1990; Barry, 1996; Knox, 2000) señalan que los peces tropicales son generalistas y oportunistas tróficos en virtud del de la gran diversidad de hábitos alimentarios que presentan durante su ontogenia. Sin embargo, en los ejemplares adultos existe una tendencia hacia la especialización, presentando incluso alguna selectividad en el consumo de ciertas presas cuando éstas no son tan abundantes (Vega, 1990). Esto se puede observar en el caso de Las Palmas considerando no tanto a los ejemplares adultos, como a los individuos de mayor tamaño de especies como *C. melanopus* y *B. ronchus*.

La variación en las estrategias alimentarias conforme los peces aumentan de tamaño tiene como consecuencia una repartición de los recursos disponibles, que disminuye la competencia intra-específica (Caso, 1986; Wootton, 1990; Samano *et al.*, 1998). Las poblaciones de peces estudiadas en Las Palmas presentan dicha repartición, misma que puede ser explicada en términos del despliegue de comportamientos complejos y de adaptaciones morfológicas que son el resultado de la historia evolutiva de las especies a lo largo de su filogenia (Labropoulou y Markakis, 1998). Esta expresión de diversidad trófica permite, en última instancia, la coexistencia de varias especies, no sólo de peces, en el sistema de Las Palmas.

Los mecanismos que permiten la repartición de recursos son variados, estando entre ellos la explotación de recursos en situaciones o tiempos distintos (Vega *et al.*, 1994), la presencia de estructuras bucales especializadas (González y Rodríguez, 1983; Karpouz y Stergiou, 2003), o la inclusión de componentes alimentarios que generan diferencias en la alimentación entre dos o más grupos de individuos. Estos mecanismos se verificaron a lo largo de éste trabajo, en donde la estrategia alimentaria en general, y en particular, la contribución a la amplitud del nicho trófico, varía dependiendo, principalmente de la etapa del desarrollo ontogénico de cada especie. Así, tenemos el caso de *B. ronchus*, en el que la contribución a la amplitud es entre fenotipos, donde ejemplares pertenecientes a cada clase de talla consumen solo algunos de los

componentes alimentarios del total de todo el espectro trófico de la especie. El caso opuesto, el de una contribución dentro de fenotipos, se observa en *S. testudineus* y *C. undecimalis* en tallas intermedias, donde todos los individuos consumen con poca abundancia pero con alta frecuencia a la mayoría de todos los componentes del espectro trófico de la especie. El caso intermedio, con una mezcla de ambas estrategias se hizo evidente en *C. melanopus*, *D. rhombeus* y *C. undecimalis* en las tallas más pequeñas.

A excepción de *C. undecimalis*, las especies de peces estudiadas en este trabajo son fundamentalmente depredadores oportunistas, generalistas, que en algún momento se alimentan de organismos asociados al fondo, y que dependen del detrito como fuente energética para subsistir. Presas como los tanaidáceos, peces, anélidos, braquiuros y crustáceos fueron componentes dietéticos comunes a todas ellas. Asimismo, los resultados indican que todas ellas son abundantes en Las Palmas en alguna época del año. Considerando lo anterior, se podría sugerir la existencia de competencia inter-específica por los recursos alimentarios. Sin embargo, cada especie mostró un patrón diferente en su alimentación al incluir componentes alimentarios diversos, indicando que estas poblaciones evitan la similitud alimentaria y presentan una repartición de recursos que permite su convivencia en abundancias relativamente altas. Evidencia de esto es la ausencia de valores significativos en el índice de similitud de la dieta entre especies en cada época climática (Tabla 4).

Por otra parte, la similitud de la dieta no siempre significa competencia y puede ser resultado de alta productibilidad del sistema (Vega, 1990). La abundancia de las presas es uno de los factores determinante en la similitud de la dieta, ya que si el recurso es lo suficientemente abundante, distintos grupos de individuos pueden basar su dieta en el consumo de dicho recurso. Un trabajo previo en la laguna de Las Palmas señala que la abundancia de la materia orgánica, zooplancton y otros grupos de invertebrados varía durante el año, con periodos de gran abundancia durante los nortes (Gallardo *et al.*, 2000). Por ello, se puede considerar que la utilización de un recurso por varias de las especies estudiadas se debe a la alta productividad, y que la ausencia de similitud significativa de la dieta entre éstas se debe a que cada especie consume componentes alimentarios que difieren en diversidad y proporción. Se llega a esta

conclusión puesto que los recursos que son consumidos recurrentemente, son presas dominantes en la alimentación de algunas de las especies depredadoras más abundantes y dominantes en la laguna Las Palmas. Situaciones similares a ésta han sido observadas en otras comunidades de peces demersales, en las que se ha considerado a la repartición de recursos como un mecanismo para reducir la competencia (Knox, 2000). Los recursos son parcialmente repartidos a través de cambios o ajustes del comportamiento durante la alimentación (por ejemplo, el método o zona de alimentación) (MacArthur y Pianka, 1966; MacArthur y Willson, 1967); o bien, a través de la utilización de una gran variedad de taxa por parte de las especies carnívoras bentónicas de diferentes tallas (Platell y Potter, 2001). Esto señala a la alta productividad de la laguna Las Palmas como la condición que permite recursos alimentarios en suficiencia, y por tanto, la coexistencia de las distintas poblaciones de peces que se encuentran ahí.

Por otra parte, estos resultados resaltan que el análisis de la similitud en la alimentación sirve para comparar el uso de recursos alimentarios entre especies que coexisten, y que tal medición puede servir para definir patrones de distribución de los componentes de la comunidad (Fansworth y Ellison, 1966, en Cruz, 2000). Sin embargo, se debe tener cuidado al concluir inequívocamente que índices altos de similitud de la dieta reflejan competencia por recursos tróficos.

El agrupamiento en dendrogramas mostró de forma particular cuales fueron las especies que compartieron recursos en en cada época climática (Figura 12). Estos dendrogramas indicaron que las proporciones en que son consumidas los distintos componentes alimentarios fue diferente para cada especie en cada época climática. En la época de lluvias y secas el patrón de agrupamiento fue similar, aunque en lluvias *B. ronchus* estuvo más cercano a *C. melanopus*, mientras que en secas lo estuvo de *S. testudineus*. Esto se debe a que en lluvias compartió con *C. melabopus* el consumo de tanaidáceos, mientras que en secas compartió con *S. tesudineus* el consumo de braquiuros. En ambas épocas a este grupo se unió *D. rhombeus* a una distancia similar (Figura 12), y también en ambas dicho grupo estuvo relativamente separado de *C. undecimalis*. Estos resultados reflejan que el robalo mantiene una posición trófica diferente

dento del sistema, que seguramente está asociada a su carácter de depredador tope, cuya alimentación depende del plancton además del detrito para subsistir.

El dendrograma de la época de nortes mostró una mayor diferencia con las demás (Figura 12). Los agrupamientos se unieron mas cercanamente para formar dos grupos diferentes: uno formado por *B. ronchus*, *C. melanopus* y *S. testudineus*, y el otro por *D. rhombeus* y *C. undecimalis*. Esto puede deberse a que durante la época de nortes la descarga de detrito y la remoción de sedimentos, aunado a la abundancia de juveniles de camarones peneidos haya hecho con que *C. undecimalis* consumiera componentes alimentarios asociados al fondo, disminuyendo la representación de aquellos que capturaba en la columna de agua. Este cambio en la alimentación seguramente tuvo como consecuencia mayor similitud en su alimentación con respecto a las especies que forman parte de la trama trófica basada en el detrito.

Especies de las familias Ariidae, Centropomidae, Gerreidae, Sciaenidae y Tetraodontidae, son habitantes abundantes, frecuentes y dominantes, no solo en la Laguna de Términos y sistemas fluvio-lagunares asociados, sino también de otros sistemas lagunares tropicales (González y Rodríguez, 1983; Días y Soto, 1988; Vega, 1994; Rueda y Difeo, 2003). En la mayoría de éstos los bosques de mangle juegan un importante papel en el flujo y transferencia de energía hacia el interior del sistema, ya que las tramas tróficas descansan sobre la producción primaria, fitoplancton, detritus y las comunidades microbianas asociadas (Vega, 1990; Barry, 1996; Knox, 2000; De Sylva, 1975). Se ha reportado que un 64% del flujo de materia y energía aportado a través del mangle es utilizado y transferido a los peces juveniles a través los microcrustáceos (Vega, 2001). En los sistemas lagunares como Las Palmas, la red trófica está estrechamente interconectada y con alto flujo de energía a través del bentos (Yáñez, 1985) hacia la comunidad de peces. Dado que algunas especies de peces se alimentan en la laguna y migran después a áreas adyacentes, se resalta su papel preponderante en la transferencia de energía fuera del sistema (Manickchand, 1998; Vega, 2001). De esta manera, un equilibrio dinámico en el flujo de materia y energía entre los sistemas estuarinos tropicales y las zonas litorales adyacentes se torna indispensable para sostener la pesquería de varias especies de importancia económica.



Hespenheide (1975) propone que existen tres factores relacionados con el nicho trófico que permiten el equilibrio en una comunidad: a) el rango de recursos utilizados para cada especie (amplitud del nicho), b) una similitud alimentaria tolerable en el uso de dos o más recursos (límite de similaridad) y c) el rango total de recursos disponibles para la comunidad (diversidad y productividad del sistema). En este trabajo las especies de peces de la laguna de Las Palmas utilizan rango de recursos diferentes para cada especie. Asimismo, no presentan una similitud alimentaria significativa, indicando repartición de recursos. Y, finalmente, el rango de recursos es amplio debido a la alta productividad del sistema. Considerando lo anterior, se puede decir que desde el punto de vista trofodinámico, el sistema de la laguna de Las Palmas se encuentra en equilibrio.

## CONCLUSIONES

- Dados los intervalos de tallas encontradas para cada una de las especies en la laguna de Las Palmas, se puede decir que dicha laguna constituye un área de crianza, alimentación y protección para algunas especies (*Bairdiella ronchus* y *Centropomus undecimalis*), en tanto que algunas son habitantes permanentes de las mismas (*Cathorops melanopus*, *Diapterus rhombeus* y *Sphoeroides testudineus*).
- El factor de condición varió dependiendo de las épocas climáticas, siendo estas diferencias significativas en algunos casos. De manera general fue mayor en la época de nortes y menor en la de secas.
- Las presas más frecuentes y abundantes en la alimentación de las especies estudiadas fueron tanaidáceos, peces, braquiuros, crustáceos, ostrácodos, peneidos, bivalvos, copépodos, clorofitas y oligoquetos, existiendo otros componentes alimentarios que fueron específicos para cada especie.
- El flujo de energía en la trama trófica de la comunidad de peces en Las Palmas se basa en dos componentes: 1) la trama trófica de la que forman parte *B. ronchus*, *C. melanopus*, *D. rhombeus* y *S. testudineus* se basa en el detrito, sedimentos y biomasa microbiana; 2) la trama trófica donde la presencia de *C. undecimalis* es importante se basa en el ciclo del fitoplancton. Ambas tramas tróficas están interconectadas a través del bentos, que funge como un eslabón de enlace entre fitoplancton y detrito hacia niveles tróficos mayores.
- En la época de lluvias y secas el agrupamiento de las especies en dendrogramas mantuvo a *C. undecimalis* relativamente separado de las demás, reflejando que el robalo tiene una posición trófica asociada a su carácter de depredador tope. Durante la época de nortes el dendrograma formó un grupo con *B. ronchus*, *C. melanopus* y *S.*

*testudineus*, y otro con *D. rhombeus* y *C. undecimalis*. Esto se puede explicar en términos de cambios en la alimentación de *C. undecimalis* asociados al aumento en la productividad de la laguna, que tuvieron como consecuencia mayor similitud en su alimentación con respecto a las especies que forman parte de la trama trófica basada en el detrito.

- *Bairdiella ronchus*, *C. melanopus*, *D. rhombeus* y *S. testudineus* son especies generalistas, que incluyen en su alimentación una gran diversidad de presas, muchas de las cuales son poco frecuentes y/o abundantes. Todas estas especies son fundamentalmente depredadores oportunistas, generalistas, cuyas estrategias alimentarias varían estacionalmente dependiendo de la abundancia de sus presas. Cada especie mostró un patrón diferente en su alimentación al incluir componentes alimentarios diversos, indicando que estas poblaciones evitan la similitud alimentaria y presentan una repartición de recursos que permite su convivencia en abundancias relativamente altas.
- El robalo, *C. undecimalis*, mostró una alimentación poco diversa y relativamente más especializada en el consumo de peces (de las familias Engraulidae, Gobiidae y Gerreidae) y camarones peneidos, que lo mantiene en una posición trófica diferente dentro del sistema. Dicha posición seguramente está asociada a su carácter de depredador tope, cuya alimentación depende de la trama trófica basada en el zooplancton además de la del detrito para subsistir.
- El análisis de la amplitud del nicho trófico en las diferentes épocas climáticas mostró valores que oscilaron entre 0.552 a 0.107 (*C. undecimalis* en la época de nortes y secas, respectivamente), resaltando el carácter generalista de la alimentación de las especies estudiadas. En general, se presentaron diferencias en los valores de Ba a lo largo del año. A pesar de éstas diferencias, la contribución a la amplitud del nicho fue similar de una época climática a otra, siendo principalmente entre fenotipos (*B. ronchus* y *D.*

*rhombeus*), o bien el resultado de una mezcla de estrategias (*C. undecimalis*, *S. testudineus* y *C. melanopus*).

- El análisis de las variaciones en la alimentación a lo largo de la escala ontogénica mostró que en general los peces estudiados modifican su estrategia alimentaria conforme aumentan de talla. En el caso de *B. ronchus*, *C. melanopus*, *S. testudineus* y *C. undecimalis* la alimentación se volvió relativamente más especializada en las tallas grandes, en donde algunas presas fueron consumidas en mayor proporción que otras. En el caso de *D. rhombeus*, tallas pequeñas y grandes medianas presentaron una alimentación relativamente más especializada, en tanto que las tallas intermedias consumieron todos los componentes en proporciones más similares.
- El análisis de la contribución a la amplitud del nicho trófico de acuerdo al desarrollo ontogénico mostró que la contribución es principalmente entre fenotipos, es decir que está dada por la aportación de diferentes tipos de componentes alimentarios que los peces consumen de acuerdo a su clase de talla.
- No existió similitud significativa entre clases de talla de *C. undecimalis* que coincidieron en el tiempo. Se encontró poca similitud entre algunas tallas de *B. ronchus* y *S. testudineus*, y mayor similitud entre las tallas intermedias de *C. melanopus* y *D. rhombeus* que coincidieron en cada época climática. A pesar de encontrarse este traslape dietético, se puede concluir que la alta productividad de Las Palmas permite el traslape dietético, que aunado a los cambios en la alimentación conforme los peces crecen, proscriben la competencia intra-específica.
- La trama trófica de la comunidad de peces en la laguna Las Palmas está interconectada. Existe una repartición de recursos que aunada a la alta productividad del sistema ayuda a mantener el sistema en equilibrio y permitiendo que en él coexistan toda la comunidad de especies que en ella se alimentan, protegen y pasan una parte o toda su vida en ella.

## APÉNDICES

Apéndice A. Ejemplares revisados en las épocas climáticas y en los estadios del desarrollo ontogénico; tallas maduras sexualmente ■.

ESPECIE	LP mm	LLUVIAS	NORTES	SECAS	n
<i>Bairdiella ronchus</i>	47-69	0	4	2	6
	70-91	1	3	24	28
	92-113	0	4	12	16
	114-135	0	2	6	8
	136-157	2	2	3	7
	158-179 ■	6	0	4	10
	180-201 ■	3	0	1	4
	202-223 ■	1	0	0	1
	<b>n</b>	<b>13</b>	<b>15</b>	<b>52</b>	<b>80</b>
<i>Cathorops ps melanopus</i>	33-51	4	2	1	7
	52-69	1	20	9	30
	70-87	9	12	21	42
	88-105	15	30	41	86
	106-123	20	35	31	86
	124-141	27	34	37	98
	142-159	17	22	16	55
	160-177 ■	4	4	4	12
	178-195 ■	8	0	11	19
	196-213 ■	1	0	2	3
<b>n</b>	<b>106</b>	<b>159</b>	<b>173</b>	<b>438</b>	
<i>Centropomus undecimalis</i>	80-119	0	11	7	18
	120-158	1	1	1	3
	159-197	2	4	1	7
	198-236	3	2	1	6
	237-275	1	0	0	1
	<b>n</b>	<b>7</b>	<b>18</b>	<b>10</b>	<b>35</b>

ESPECIE	LP mm	LLUVIAS	NORTES	SECAS	n
---------	-------	---------	--------	-------	---

<i>Diapterus rhombeus</i>	24-33	1	2	1	4
	34-42	4	17	24	45
	43-51	17	38	28	83
	52-60	15	4	25	44

COMPONENTE ALIMENTARIO	TALLA 1	TALLA 2	TALLA 3	TALLA 4	TALLA 5	TALLA 6	TALLA 7	TALLA 8	TALLA 9	TALLA 10
CHLOROPHYTA	Cm	Dr	Cm,Dr	Dr	Cm,Dr	Dr				
CHRYSOPHYTA				Cm						
DIATOMEA	Cm,Dr,St	Dr	Dr							
RES. VEGETAL		Cm		Cm	Cm		Cm	Cm	Cm	
MANGLE		Br	Br,St	Br,Cm,Cu,St	Br,Cm,St	Cm	Cm	Cm		
PORIFERA	St						Cm		Cm	
CNIDARIA						Cm				
NEMATODA		Cm,Dr	Dr	Cm,Dr,St	Cm	Cm	Cm			
OLIGOCHAETA	Br,Cm,Dr,St	Cm,Dr	Cm,Dr	Cm,St	Cm	Cm	Cm		Cm	
POLYCHAETA	St	Br,Cm,Dr,St	Cm,Dr,St	Cm,Dr,St	Cm,Dr	Cm,Dr	Cm	Cm		
GASTEROPODA	St		St		Dr	Cm				
<i>Tegula fasciata</i>	St									
<i>Littoridina sphinctostoma</i>	St		St							
<i>Littorina</i>			Cm							
<i>Batillaria minima</i>			St							
<i>Odostomia weberi</i>										
<i>Acteon punctostriatus</i>			St							
<i>Nuculana acuta</i>				St						
BIVALVIA	St	Cm,St	Br,Cm,Dr,St	Cm,St	Cm,Dr,St	Cm	Cm			
<i>Arca imbricata</i>			St	St						
<i>Sphoeroides testudineus</i>	61-69		5	0	5	10				
	70-78		1	1	5	7				
	79-87		1	1	0	2				
	88-96		0	0	0	0				
	97-105		2	0	0	2				
	<b>n</b>		<b>46</b>	<b>63</b>	<b>88</b>	<b>197</b>				
	33-52		14	11	11	36				
	53-71		3	9	4	16				
	72-90		19	33	11	63				
	91-109		10	18	10	38				
	110-128		0	5	3	8				
	129-147 ■		0	3	2	5				
	148-166 ■		1	1	0	2				
	<b>n</b>		<b>47</b>	<b>80</b>	<b>42</b>	<b>168</b>				
	<b>TOTAL</b>		<b>219</b>	<b>335</b>	<b>365</b>	<b>919</b>				

Apéndice B. Componentes alimentarios consumidos por las especies durante las épocas climáticas, Br., *Bairdiella ronchus*; Cm, *Cathorops melanopus*; Cu, *Centropomus undecimalis*; Dr, *Diapterus rhombeus*; St, *Spherooides testudineus*.

COMPONENTE ALIMENTARIO	LLUVIAS	NORTES	SECAS
CHLOROPHYTA	Dr	Cm,Dr	Dr
CHRYSOPHYTA		Cm	Cm
DIATOMEA	Dr	Cm	Dr
RES VEGETALES	Cm	Cm	Cm
MANGLE	Cm,St	Br,Cm,Cu,St	Br,Cm,St
PORIFERA	Cm,St	Cm	Cm
CNIDARIA	Cm		
NEMATODA	Cm,Dr	Cm	Cm,Dr
OLIGOCHAETA	Cm	Br,Cm,Dr,St	Cm,Dr,St
POLYCHAETA	Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr,St
GASTEROPODA	Cm,St	St	Dr
<i>Tegula fasciata</i>	St		
<i>Littorina</i>	Cm		
<i>Littoridina sphinctostoma</i>	St		
<i>Batillaria minima</i>	St		
<i>Odostomia weberi</i>	St	St	St
<i>Acteon punctostriatus</i>	St		
<i>Nuculana acuta</i>		St	
BIVALVIA	Cm,Dr,St	Cm,St	Br,Cm,Dr,St

<i>Arca imbricata</i>	St		St
<i>Anadara floridana</i>	St		
<i>Glycymeris pectinata</i>			St
<i>Brachidontes exustus</i>	St	St	St
<i>Ischadium recurvus</i>			St
<i>Lioberus castaneus</i>		St	
<i>Mulinia lateralis</i>		St	
<i>Anomia simplex</i>	St		

<b>COMPONENTE ALIMENTARIO</b>	<b>LLUVIAS</b>	<b>NORTES</b>	<b>SECAS</b>
<i>Polymesoda carolineana</i>	St	St	St
<i>Mytilopsis leucophaeata</i>		Cm,St	
<i>Dinocardium robustum</i>		St	
<i>Rangia cuneata</i>		St	
<i>Macoma constricta</i>		St	St
<i>Macoma mitchelli</i>	St	St	
<i>Tagelus divisus</i>		St	
<i>Martesia striata</i>		St	
CEPHALOPODA	Cm		St
CRUSTACEA	Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Cu,Dr,St
CIRRIPIEDIA	Cm,St		St
COPEPODA	Cm,Dr	Cm,Dr,St	Cm,Dr
OSTRACODA	Cm,Dr	Cm,Dr	Cm,Dr
STOMATOPODA			Br
MYSIDACEA		Cu	Br
CUMACEA	Dr	Cm,Cu	Cm
TANAIDACEA	Br,Cm,Dr	Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr,St
ISOPODA	St	Cm,Dr,St	Br
AMPHIPODA	Cm,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr
EUPHAUSIACEA		Br,Cm	Cm
ANOMURA			Br
BRACHIURA	Br,Cm,Dr	Br,Cm,Cu,Dr,St	Br,Cm,Dr,St
PENAEIDEA	Br,Cm,Cu	Cm,Cu,Dr,St	Cm,St
L. DE CRUSTACEO	Dr		
ZOEA	Cm		Dr
MEGALOPA	Cm,St	Br,Cm,St	St
INSECTA	Cm,Dr	Cm	
CHILONOMIDAE			St
HOLOTHUROIDEA		St	
ASTEROIDEA			Cm
SIPUNCULIDA	Cm		Cm
<b>COMPONENTE ALIMENTARIO</b>	<b>LLUVIAS</b>	<b>NORTES</b>	<b>SECAS</b>
ASCIDIACEA	Cm	Cm,Dr,St	Cm,Dr



GERREIDAE	Cu		
GOBIIDAE		Cu	
ENGRAULIDAE	Cm,Dr	Br,Cu	Br
PEZ NO DETERMINADO	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Cu,St	Br,Cm,Cu,St
MAT. ORG. NO DET.	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Cu,Dr,St	Br,Cm,Cu,Dr,St
DETRITO	Cm	Cm	Cm
HUEVOS	Cm	Cm	Br,Cm,Dr
SPP NO DETERMINADA		St	

Apéndice C. Componentes alimentarios consumidos por las especies durante su desarrollo ontogénico; Br, *Bairdiella ronchus*; Cm, *Cathorops melanopus*; Cu, *Centropomus undecimalis*; Dr, *Diapterus rhombeus*; St, *Sphoeroides testudineus*. La talla es la longitud patrón en mm de cada especie, para más detalles sobre los intervalos de clase de talla ver apéndice A.

COMPONENTE ALIMENTARIO	TALLA 1	TALLA 2	TALLA 3	TALLA 4	TALLA 5	TALLA 6	TALLA 7	TALLA 8	TALLA 9	TALLA 10
<i>Anadara floridana</i>			St							
<i>Glycymeris pectinata</i>				Sr						
<i>Brachidontes exustus</i>			St	St			St			
<i>Ischadium recurvum</i>				St						
<i>Lioberus castaneus</i>				St						
<i>Mulinia lateralis</i>				St						
<i>Anomia simplex</i>			St							
<i>Polymesoda carolineana</i>	St	St	St	St	St					
<i>Mytilopsis leucophaeata</i>			St							
<i>Dinocardium robustum</i>							St			
<i>Rangia cuneata</i>		St	St		St					
<i>Macoma constricta</i>	St	St				St				
<i>Macoma mitchelli</i>			St	St		St				
<i>Tagelus divisus</i>			St							
<i>Martesia striata</i>				St						
CEPHALOPODA				St	Cm					
CRUSTACEA	Br,Cm,Cu,Dr,St	Br,Cm,Cu,Dr,St	Br,Cm,Cu,Dr,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cu	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr		Cm	Cm
CIRRIPIEDIA	St		St		Cm					
COPEPODA	Cm,Dr,St	Cm,Dr	Cm,Dr	Cm,Dr,St	Cm,Dr	Cm,Dr				
OSTRACODA	St	Cm,Dr	Cm,Dr	Cm,Dr,St	Cm,Dr	Cm	Dr	Cm		
STOMATOPODA		Br			Br					
MYSIDACEA	Cu		Br	Cu						

CUMACEA		Cm	Cm,Cu	Dr		Cm				
TANAIDACEA	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr	Br,Cm,Dr	Br,Cm,Dr	Br,Cm,Dr	Cm,Dr	Cm	
<b>COMPONENTE ALIMENTARIO</b>	<b>TALLA 1</b>	<b>TALLA 2</b>	<b>TALLA 3</b>	<b>TALLA 4</b>	<b>TALLA 5</b>	<b>TALLA 6</b>	<b>TALLA 7</b>	<b>TALLA 8</b>	<b>TALLA 9</b>	<b>TALLA 10</b>
ISOPODA	Dr,St	Dr	Br, Dr, St	Cm,Dr,St						
AMPHIPODA	St	Br,Cm,Dr	Br,Cm,Dr	Cm	Br,Cm	Cm	Cm	Cm		
EUPHAUSIACEA		Br				Cm				
ANOMURA			Br							
BRACHIURA	Cu,St	Br,Cu,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Cu,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,St	Cm	Cm	Cm
PENAEIDEA	Cu	St	Br,Dr,St	Br,St	Br,Cu	Br,Cm	Dr		Cm	
L. DE CRUSTACEO			Dr							
ZOEA		Dr		Cm						
MEGALOPA	St		St	St	Br			Cm		
INSECTA							Cm			
CHILONOMIDAE				St						
HOLOTHUROIDEA			St							
ASTEROIDEA						Cm				
SIPUNCULIDA						Cm				
ASCIDIACEA		Dr	Cm,St	Dr	Cm					
GERREIDAE				Cu						
GOBIIDAE	Cu,St		Cu							
ENGRAULIDAE	Br,Cu		Br,Cu	Br,Cm,Dr,St		Br,Cm,Dr,St				
PEZ NO DETERMINADO	Br,Cu		Br,Cm,Cu,St	Cm,Cu	Br,Cm,Cu,St	Br,Cm	CBr,Cm	Br,Cm	Cm	Cm
MAT. ORG. NO DET.	Br,Cm,Cu,Dr,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr,St	Br,Cm,Dr,St	Cm,Dr	Br,Cm,Dr	Br,Cm	Cm	Cm	
DETRITO		Cm	Cm	Cm	Cm	Cm	Cm			
HUEVOS		Br,Cm,Dr	Br			Cm			Cm	
SPP NO DETERMINADA			St	St						

Apéndice D. Referencias de otros trabajos sobre las especies incluidas en éste trabajo y sobre especies simpátricas.

ESPECIE	REFERENCIA	ÁREA DE ESTUDIO	TALLA MÁXIMA LT mm	TALLA DE PRIMERA MADUREZ LT mm	ÉPOCA DE REPRODUCCIÓN	COEFICIENTE DE ALOMETRÍA	FACTOR DE CONDICIÓN
<i>B. ronchus</i>	Chao, 1978, en <a href="http://www.fishbase.org">www.fishbase.org</a>		350	♂ 154 ♀ 158	Todo el año		
<i>B. chrysoura</i>	Chavance, 1984	Laguna de Términos		100	Febrero-julio y noviembre Nunca en agosto y octubre	2.977	
<i>C. melanopus</i>	Lara <i>et al.</i> , 1981	Laguna de Términos y sistemas asociados		160		3.030	
<i>C. undeimialis</i>	Lieske y Myers, 1994 en <a href="http://www.fishbase.org">www.fishbase.org</a>		1400	♂ 360 ♀ 440			
<i>D. rhombeus</i>	Randall y Vergara, 1978 en <a href="http://www.fishbase.org">www.fishbase.org</a> Ayala <i>et al.</i> , 2001.	Laguna de Términos	400	♂ 115 ♀ 125	Agosto-enero  Mayo-septiembre	3.115	
<i>E. plumieri</i>	Aguirre y Diaz, 2000.	Laguna de Términos				3.17	0.99
<i>S. testudineus</i>	Clare, 1994 en <a href="http://www.fichbase.org">www.fichbase.org</a> Mallard <i>et al.</i> , 1982.	Laguna de Términos	388	130  125y 135	Junio-septiembre  Todo el año	2.830 2.970	



## LITERATURA CITADA

- Aguirre L, A. y S. R. Díaz; 2000. Population structure, gonadal maturity and feeding habits of *Eugerres plumieri* (Gerreidae) in the Pom-Atasta fluvial-deltaic system, Mexico. *Ciencias Marinas* 26(2): 253-273.
- Allaby, M., 1998. Dictionary of ecology. Oxford University Press, England, 434 p.
- Alcaraz, Z. G., Stress:a view through the energy budget balance. *Trend in comparative biochemical and physiology*, en prensa.
- Amundsen, P. A., H. M. Gabler y F. J. Staldivik, 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach content data-modification of the Costello (1990) method. *Journal of fish Biology* 48:606-614.
- Ardizzon G. L., S. Cataudella y R. Rossi, 1988. Management of lagoon coastal fisheries and aquaculture Italia, FAO fisheries technical report, 294p.
- Arias D. A. y A. K. M. Bashirullah, 1984. Biological studies of *Cathorops spixii* (Ariidae) of the Cariaco Gulf. *Boletín del Instituto Oceanológico de Venezuela* 23(1/2):195-200.
- Ayala P. L. A., M. B. A. Gómez y J. R. Ramos, 2001. Distribución, abundancia y parámetros poblacionales de la mojarra *Diapterus rhombeus* (Pises:Gerreidae) en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Revista de Biología tropical* 49(2):635-642.
- Baker, C. D., D. Martin y E. Schmitz, 1971. Separation of taxonomically identifiable organism and detritus take from shad foregut content using density-gradient centrifugation. *Trans. American Fish. Society*. 100(1):138-139.
- Barnes, R. D., 1977. Zoología de los Invertebrados. Interamericana, México, 826p.
- Barry, P., M. M. Myoklavich, G. M. Caillet, D. A. Ambrose y B. S. Antrim, 1996. Trophic ecology of the dominant fishes in Elkhorn Slough, California. *Estuaries* 19(1):115-138.
- Blay. J. Jr., 1995. Food and feeding habits of four species of juvenile mullet (Mugilidae) in a tidal lagoon in Ghana. *Journal of Fish Biology* 46(1):134-141.
- Bowen, S. H., 1993. Detritivory neotropical fish communities. *Environmental Biology of Fishes*. 9(2):137-144.
- Caragitson, E. y C. Papaconstinao, 1993. Feeding habits of piper (*Trigla lyra*) in the saronicos Gulf (Greece). *Journal Appl. Ichthyology*. 10(2-3):104-113.

- Caso C., M; Yáñez A. A; Lara D. A.L.; 1986. Biology, ecology and population dynamics of *Cichlassoma urophthalmus* in *Thalassia testudinum* and *Rhizophora mangle* habitats at Terminos Lagoon, southern Gulf of Mexico. *Biotica* 11(2):79-111.
- Castillo L. A. M., 2003. Ecología trófica de la comunidad de macrocrustáceos bentónicos de la laguna de Las Palmas, Campeche. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Chao, 1978. Species identification sheets for fisheries purposes, west Atlantic (Fishing area 31) Vol 2. FAO, Roma, 523p.
- Chavance, P. H. Flores, A. A. Yáñez, L. F. Amezcua, 1984. Ecology, biology and population dynamics of *Bairdiella chysoura* from Terminos Lagoon, southern Gulf Mexico (Pisces:Sciaenidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 11(1):123-162.
- Chávez, C.J. C. y M. G. Hamman, 1989. Diet of the mojarras, *Gerres cinereus* y *Diapterus peruvianus* (Pisces:Gerreidae) in Cuyutlan Lagoon, Colima, México, during summer. *Ciencias Marinas* 15(3):71-80.
- Clare. E., 1994. Ecología de los peces marinos de Cuba. Instituto de oceanología, Academia de Ciencias de Cuba y Centro de investigaciones de Quintana Roo. 150p
- Contreras F., 1985. Las lagunas costeras Mexicanas, Los municipios de Campeche, Centro de codesarrollo y Secretaria de Gobernación. 64p.
- Costello, M. J., 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical análisis, *Journal of fish biology*, 36:261-263.
- Cortés, E., 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on anaysis of stomach contents: application to elasmobranc fishes. *Canadian Journal Fishery Aquatic Sciences* 54:726-738.
- Costa, M. J., 1998. Feeding ecology of the fishes from the Tagus Estuary. *Cybiuim. Paris* 12 (4) : 301-320.
- Cruz, E. V.H., 1998. Análisis trófico de la ictiofauna de la Laguna de San Ignacio, B.C.S., Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional, 128p.
- Cruz, E. V. H. L. A. C. Abitia, D. L. Campos y M. F. Galván., 2000. Trophic interrelations of the three most fish especies from laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. *Bulletin of Marine Sciences* 66(2):361-373.
- David, L. T. y B. Kjerfve, 1998. Tides and currents in a two-inlet coastal lagoon: Laguna de Términos, México. *Continental Shelf Research* 18(10): 1057-1079.
- Day J. W. y A. A. Yáñez, 1985. Coastal lagoons and estuaries as an environmental for nekton,

(Yáñez Ed.), pp 17-34, UNAM.

-De Sylva, P.D.,1985. Nectonic food webs in estuaries *in* Yáñez A. A. Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons towards an ecosystem integration, (Yáñez ed),pp 233-246, UNAM.

-Díaz, G. G. y L. A. Soto, 1988. Hábitos alimenticios de peces demersales del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México, Anales del instituto de Ciencias del mar y Limnología, UNAM 15(1):97-124.

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

-Efron, B. y R. Tibshirami, 1991. Statistical analysis in computer age. Science 253:390–395.

-Gallardo, P.P., Castillo, A., Pérez, Y.Z. and Mascaró M. Composition and abundance of the zooplankton community of a tropical lagoon: Preliminary results. The Crustacean Society 2000 Summer Meeting, Puerto Vallarta, México, 26-29 July, 2000

-García C. A., 1981. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). Anales del Instituto de ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Publicación Especial 5:1-182.

-Garcia, E., 1978. Apuntes de climatología : Según el programa vigente en las carreras de biólogos de la Facultad de Ciencias, UNAM y de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN, 153p.

-Gibson, R.N. y I. A. Ezzi, 1987. Feeding relationships of a demersal fish assemblage on the west coast of Scotland. Journal of Fish Biology 31, 55–69.

-Gill, A. B. y P. J. B. Hart, 1994. Feeding behaviour and prey choice of the threespine stickleback: the interacting effect of prey size on stomach fullness, Animal Behaviour, 47:921-232.

-González, S. G. y L V. Rodríguez, 1983. Alimentación natural de *Eugerres brasiliensis* (Cuvier) y *Gerres cinereus* (Walbaum) (Pises: Gerreidae) en las lagunas de Tunas de Zaza, Cuba. Revista de Investigaciones Marinas IV(1):91-134.

-Guevara, E., M. A. Bosch, M. R. Suárez y R. R. Labra, 1994. Natural feeding habits of three species of snook fishes (Pisces: Centropomidae) in Laguna Guanaroca, Cienfuegos. Revista de investigaciones marinas 15(2): 119-123.

-Gill, A. B. y D. J. B. Hart, 1994- Feeding behaviour and prey choice of the threespine stickleback: the interacting effect of prey size, fish size and stomach fullness. Animal behaviour, 47:921-932.



- Gutierrez, E. M., C. V. M. Malpica y R. J. Martínez, 1982. Geomorfología y sedimentos recientes del sistema lagunar Pom-Atasta, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México 9(1):89-100.
- Hamilton, L.C.,1991. Bootstrap programming. *Stata Technical Bulletin* 4:18– 27.
- Hernández, A. P. y V. W. Solís, 1995. Algunas comunidades macrobénticas asociadas al mangle (*Rhizophora mangle*) en la laguna de Términos, Golfo de México. *Revista de Biología Tropical* 43(1-3):117-129.
- Hespenheide, H.A., 1975. Prey characteristics and predator niche width. In *Ecology and Evolution of Communities* (Cody, M.L. & Diamond, J.M., eds.), pp. 158–180. Harvard University Press.
- Hurlbert, S. H., 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59, 67–77.
- Hurlbert, S. H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological monographs* 54(2):187-211.
- Hurlbert, S. H. y M. D. White, 1993. Experiments with freshwater invertebrates zooplanktivores: Quality of statistical analyses. *Proceedings of zooplankton ecology symposium*, Lawrence University, Appleton, Wisconsin, pp. 128-153.
- Hurst, T. P. y D. O. Conover, 2001. Activity related constraints on overwintering young-of the year striped bass (*Macrone saxatilis*). *Canadian Journal of Zoology* 79(1):129-136.
- Jardel, E., A., L. A. Saldaña y G. M. T. Barreiro, 1987. Contribution to the ecological knowledge of the mangrove forests of the Laguna de Terminos, Campeche, Mexico. *Ciencias Marinas* 13(3):1-22.
- Karpouz, V. S. y K. I. Stergiou, 2003. The relationship between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *Journal of Fish Biology* 162:1353-1365.
- Keenleyside, M. H. A., 1979. *Diversity and adaptation in fish behaviour*. Alemania, 209p.
- Knox, G. A., 2000. *The ecology of seashores, USA*, 557p.
- Krebs, J. C., 1999. *Ecological Methodology*. Ed. Benjam Cummings, Canadá, 620p.
- Kristensen, E., 1988. Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments: microbial activities and fluxes, in nitrogen cycles in coastal marine environments, Blackburn, T. H., Sorenson, J., Eds., John Wiley and Sons, U. K., 275p.

- Labropoulou, M. y A. Eleftheriou, 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology* 50, 324–340.
- Lammers, W. T., 1962. Density-gradient separation of plankton and clay from river water. *Limnology and oceanography* 7(2):224-229.
- Lammers, W. T., 1963. Density-gradient separation of organic and inorganic particles by centrifugation. *Science* 139(3561):1298-1299.
- Lankford, R. R., 1977. Coastal lagoons of Mexico their origin and classification. *Estuaries Proceeding* 2:182-215.
- Lara, D. A., A. A. Yáñez y L. F. Amezcua, 1981. Biology and ecology of sea catfish *Arius melanopus* in Terminos Lagoon, Southern Gulf of México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 8(1):267-304.
- Levins, R., 1968. *Evolution in Changing Environments: some Theoretical Explorations*. Princeton University Press.
- Lieske y Myers, 1994. *Coral reef fishes Indo Pacific and Caribbean including the Red sea*. USA, 400p.
- Lincoln R., G. Boxshall y P. Clark., 1998. *A dictionary of ecology, evolution and systematics*, Cambridge University Press, USA 361p.
- Llanso, R. J., S. S. Bell y F. F. Vose, 1998. Food habits of red drum and spotted seatrout in a restored mangrove impoundment. *Estuaries* 21(2):294-306.
- Lombardi, C. M. y S. H. Hurlbert, 1996. Sunfish cognition and pseudoreplication, *Animal behaviour* 52(2):419-422.
- Luczkovich, J. S. F. Norton y R. G. Gilmore, 1995. The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboids* and *Centropomus undecimalis*. *Environmental Biology of Fish* 44(1-3):79-95.
- MacArthur, R. H. y E. R. Pianka, 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100:603-609.
- MacArthur, R. H. y E. O. Willson, 1967. *The Theory of island Biogeography*. Princeton – university Press, Princeton.
- Macpherson, E., 1981. Resource partition in a Mediterranean demersal fish community. *Marine Ecology Progress Series* 4:186-193.
- Mallard, C. L., A. A. Yáñez y L. F. Amezcua, 1982. *Taxonomía, biología y ecología de los*

Tetraodontidos de la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces:Tetraodontidae). Anales del Instituto de Ciencias del mar y Limnología, UNAM 9(1):161-212.

-Manickchand, H. S., S. F. Arreguin, D. A. Lara y L. A. Soto, 1998. Energy flow and network analysis of Términos Lagoon, SW Gulf of Mexico. Journal of fish Biology 53 (suplement A): 179-197.

-Mascaró M. M., 2000. Base para el manejo integral de los subsistemas lagunares de la península de Atasta, Campeche Laguna "Las palmas". Reporte técnico Fideicomiso para estudios y proyectos del área natural protegida de la laguna de Términos. Secretaría de ecología del gobierno del estado de Campeche. 57p.

-McLaughlin, P. A., 1980. Comparative morphology of recent Crustacea. W. H. Freeman and Company, U.S.A., 177p

-Mueller, L.D. y L. Altenberg, 1985. Statistical inference on measures of niche overlap. Ecology 66: 1204–1210.

-Mümtaz T. E. y T. Jorgensen, 1999. An evaluation of the precision of diet description. Marine Ecology Progress Series 182:243-252.

-Nadaro, S. G. M. y E. Olafsson, 1999. Soft-bottom fauna with emphasis on nematode assemblage structure in a tropical intertidal lagoon in Zanzibar, eastern Africa: spatio-temporal variability, Hydrobiologia, 405: 133-148.

-Pattillo, M. E., T. E. Czapla, D. M. Nelson y M. E. Monaco, 1997. Distribution and abundance of fishes and invertebrates in Gulf México estuaries Vol II: species life history summaries, NOAA, USA, 377p.

-Pérez V. P. A., 2000. Variación de la abundancia de peces dominantes del sistema fluvio-lagunar Pom-Atasta, Campeche, México; relaciones entre parámetros físicos y biológicos en escalas nictimerales. Tesis maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, 68p.

-Platell, M. E. y I. C. Potter, 2001. Partitioning of food resources amongst 18 abundant benthic carnivorous fish species in marine waters on the lower west coast of Australia. Journal of experimental Marine Biology and Ecology 261:31-54.

-Ralston, K. R. y P. C. Wainwright, 1997. Functional consequences of trophic specialization in pufferfishes. Functional Ecology 11:43-53.

-Randall y Vergara, 1978. Species identification sheets for fisheries purposes, west Atlantic (Fishing area 31) Vol 4. FAO, Roma, 485p.

-Raymundo H. A. R., E. H. Pérez, M. M. Mascaró y C. X. Chiappa (en prensa). Feeding habits of the dwarf weakfish *Cynoscion nannus* of the coasts of Jalisco and Colima, México, Fisheries Bulletin (en prensa).

- Raz, G. A. y A. Corona, 2003. Seagrass biomass and faunal abundance in Laguna de Alvarado, México. *Gulf of México Science* 21(1):118-119.
- Ricker, W. E., 1981. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations, *Bulletin of the fisheries research board of Canadian*. *Bulletin* 191:1-382.
- Riley, J., 1998. Statistical aspects of aquaculture research: pond variability and pseudoreplication. *Aquaculture research* 29(4):281-288.
- Rueda, M. y O. Difeo, 2003. Spatial structure of fish assemblages in a tropical estuarine lagoon: combining multivariate and geostatistical techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 296:93-112.
- Salas D. L. D. A. y G. A. Monreal, 1989. Un modelo de mareas para la laguna de Términos. *Boletín de la Unión geofísica mexicana* 9(4):127-139.
- Samano, Z. J. C., C. M. E. Vega y D. S. M. Hernández, 1998. Alimentary ecology and trophic interaction of juveniles “Pargo mulato” (*L. griseus* Lineaus, 1758) and “Rubia” (*L. synagris* (Lineaus, 1758) from the noroccidental coast of the Yucatan Peninsula, México. *Proceeding Gulf and Caribbean of Fishery Institute* 50:804-826.
- Sheaves, M. y B. Molony, 2000. Short-circuit in the mangrove food Cain. *Marine Ecology Progress Series* 199:97-109.
- Sokal, R. y F. J. Rohlf, 1981. *Biometry*. Freeman, USA, 259p.
- Targett, T. E., 1979. A contribution to the biology of the puffers *S. testudineus* y *S. spengleri* from Biscayne Bay Florida. *Fishery bulletin* 77(1):292-265.
- VanderKooy, K. E., 2000. Patterns of diet overlap between population of non-indigenous and native fishes in shallow ponds. *Journal of Fish Biology* 61(5): 1182-1197.
- Vargas, M. I., A. A. Yáñez y L. F. Amezcua, 1981. Ecology and structure of fish communities *Rhizophora mangle* and *Thalassia testudinum* areas in Carmen Island, Terminos Lagoon, Southern Gulof Mexico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 8(1):241-266.
- Vasconcelos F. A. L., E. M, Braga, 1980. Hábitos alimentares dos peixes centropomideos cultivados en viveiros da regio de Itamaraca Percambuco. *Revista Nordestina de Biologia* 3 (especial):111-122.
- Vasconcelos F. A, L. y Syilva, 1998. Feeding behaviour of *Sphoeroides testudineus* (Linnaeus, 1758)(Teleostei:Tetradontidae), at the canal of Santa Cruz, Itamaraca, Pernambuco. *Trab. Oceanogr. Univ. Fed. Percambuco* 26(1):145-157.

- Vega, C. M. E., 1990. Interacción trófica entre los bagres *Arius melanopus* (Agassiz, 1829) y *Arius felis* (Linnaeus, 1766) en las costas de Celestun, Yucatán, México. Anales del Instituto de Ciencias del mar y Limnología, UNAM 17(2):271-285.
- Vega, C. M. E.; Castillo, V; Hernández De S., M; 1993. Diet of mojarra, *Eucinostomus argenteus*, in relation to the abundance of its prey. Journal of Fish Biology 45(Suppl. A).
- Vega, C. M. E., M. Hernández y S. F. Arreguin, 1994. Trophic interrelations in a beach Seine fishery from the northwestern coast of the Yucatán peninsula, Mexico. Journal of fish Biology, 44:647-659.
- Vega, C. M. E. y S. F. Arreguin, 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. Ecological Modelling 137(2-3):119-133.
- Whitfield, A. K., 1997. Fish conservation in South African estuaries. Aquature, Conservation Marine and Freshwater Ecosystems. 7(1):1-11.
- Wilbert, P., 1993. Pseudoreplication in hermit crab shell selection experiments: Does it occur?. Bulletin of Marine Science 52(2):838-841.
- Wootton, R. J., 1990. Ecology of Teleost Fishes, Chapman and Hall, USA, 202p.
- www.fishbase.org 2004.
- Yáñez, A. A. y R. S. Nugent, 1977. The ecological role of fishes in estuaries and coastal lagoon. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 4(1):107-114.
- Yáñez, A. A., 1981. Ecological studies in Puerto Real inlet, Laguna de Términos, Mexico: Discussion on the trophic structure of fishes communities on *Thalassia testudinum*. UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci.33.
- Yáñez, A. A., 1982. Ichthyo-ecological survey of Champoton River estuary, Campeche México, summer 1979. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 9(1):395-398.
- Yáñez A. A., 1985. Ed. Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration. 654p.
- Yáñez, A. A., L. d. Lara, A. L. Aguirre, S. R. Díaz, F. L. Amezcua, D. H. Flores y P. Chavance, 1985. Ecología de poblaciones de peces dominantes en estuarios tropicales: factores ambientales que regulan las estrategias biológicas y la producción, in Yáñez A. A. (Ed.) Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration, Cap 15: 311-365.
- Yáñez, A. A., D. A. L. Domínguez y J. W. Day, 1993. Interactions between mangrove and

seagrass habitats mediated by estuarine nekton assemblages; Coupling of primary and secondary production. *Hydrobiologia* 264(1): 1-12.

-Zar, J. H., 1984. *Biostatistical analysis*, USA, 718p.

-Zetina, R. M., S. F. Arreguin y E. A. Chávez, 2003. Trophic structure and flows energy in the Huizache-Caimanero Lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 57:803-825.