



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**EFFECTOS DE LAS VARIABLES AMBIENTALES EN LA ICTIOFAUNA DE LA LAGUNA  
COSTERA LA CARBONERA, YUCATÁN**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**BIOL. ALEJANDRA GARNICA CABRERA**

**TUTOR:**

**DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA**

FACULTAD DE CIENCIAS; ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES-  
MÉRIDA

**COMITÉ TUTOR:**

**DRA. MARÍA EUGENIA VEGA CENDEJAS**

CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y ESTUDIOS AVANZADOS – MÉRIDA

**DR. DANIEL ARCEO CARRANZA**

FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI, SISAL

**DRA. CECILIA E. ENRIQUEZ ORTÍZ**

FACULTAD DE CIENCIAS; ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES-  
MÉRIDA

**DR. EDLIN GUERRA CASTRO**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES-MÉRIDA, UNAM

**Mérida, Yucatán, mayo 2021**



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.



**EFFECTOS DE LAS VARIABLES AMBIENTALES EN LA  
ICTIOFAUNA DE LA LAGUNA COSTERA LA CARBONERA,  
YUCATÁN**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**ALEJANDRA GARNICA CABRERA**

**TUTOR PRINCIPAL:**

**DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA**

FACULTAD DE CIENCIAS; ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES-  
MÉRIDA

**COMITÉ TUTOR:**

**DRA. MARÍA EUGENIA VEGA CENDEJAS**

CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y ESTUDIOS AVANZADOS – MÉRIDA

**DR. DANIEL ARCEO CARRANZA**

FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI, SISAL

**DRA. CECILIA E. ENRIQUEZ ORTÍZ**

FACULTAD DE CIENCIAS; ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES-  
MÉRIDA

**DR. EDLIN GUERRA CASTRO**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES-MÉRIDA, UNAM

**Mérida, Yucatán, mayo 2021**

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por la oportunidad de continuar con mi desarrollo académico.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios de Maestría.

Al financiamiento otorgado del proyecto PAPIIT-IN220318 para el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Gerardo Pérez Ponce de León por la beca otorgada que permitió la conclusión del presente trabajo.

A mi director de tesis el Dr. Xavier Chiappa Carrara que me permitió ser parte de su grupo de trabajo y que con paciencia me asesoró y apoyó desde el inicio de mi posgrado.

A los miembros de mi comité tutor y jurado Dra. María Eugenia Vega Cendejas, Dr. Daniel Arceo Carranza, Dra. Cecilia Elizabeth Enríquez Ortiz y al Dr. Edlin Guerra Castro por todas sus observaciones y consejos que contribuyeron a la realización de este trabajo.

A la M. en C. Maribel Badillo Alemán por el apoyo logístico de campo y su enseñanza sobre la biología reproductiva de los peces.

Al M. en C. Alfredo Gallardo Torres por su orientación y enseñanza sobre la identificación de los especímenes.

Al M. en C. Jesús Aragón por su apoyo en el procesamiento de los datos mareales.

Al M. en C. Jhonny Omar Valdez luit y al M. en C. Pedro Javier Robles Toral por su apoyo logístico en la recolecta de muestras biológicas.

Al M. en C. David Arturo Espinosa Mendoza por su apoyo en el procesamiento del material videográfico.

Al B. M. César Gabriel Salazar Solís por su apoyo en la colecta de las muestras, así como su procesamiento en el laboratorio.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Le extiendo un agradecimiento a mi madre Alejandra por su amor, apoyo y ejemplo.

A la nueva tía Marie, por su cariño y generosidad.

A mi familia, Sara, Irene, Sergio y Guille que me han motivado a seguir estudiando y me han otorgado risas durante los momentos de estrés.

A Soco que me abrió las puertas de su casa y a César que en este tiempo ha sido mi amigo, novio, consejero y confidente.

A Gaby, Pedro, Po, Eli, Lesli, Pili, Pablito, Yasmín, Chuy, por su apoyo moral, consejos y su amistad.

A Mari y Alfredo por brindarme su confianza, amistad y ese empujón para iniciar este proceso.

A Ulises y Casandra por las peculiares charlas y distracciones tan necesarias y divertidas durante aquellos procesos tan tediosos.

*Con una dedicatoria especial me despido de mi propia versión de Bilbo que vio el inicio más no el final de este capítulo de mi vida, pero que siempre la tendré en mi corazón. Prometo recordarte completa en todo tu gradiente, reconocer todos los factores que te modelaron, replicar tus virtudes, rechazar tus defectos y luchar contra los míos creando mi propia identidad.*

*Te quiero y muchas gracias por tu amor.*

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	2
<b>1. Introducción</b>	3
<b>2. Marco teórico</b>	4
<b>2. 1 Lagunas costeras</b>	4
<b>2.2 Dinámica de la ictiofauna en las lagunas costeras y su relación con las variables ambientales</b>	7
<b>3. Antecedentes</b>	9
<b>3. 1 Hidrodinámica de la laguna costera La Carbonera (LC)</b>	9
<b>3.2 Ictiofauna de la laguna costera La Carbonera, Yucatán</b>	11
<b>4. Justificación e importancia</b>	12
<b>5. Objetivos</b>	12
<b>5. 1. General</b>	12
<b>5. 2. Específicos</b>	12
<b>6. Materiales y Método</b>	13
<b>6. 1. Área de Estudio</b>	13
<b>6. 2. Diseño de Muestreo</b>	14
<b>6. 2. 1. Variables ambientales</b>	16
<b>6. 2. 2. Componente biótico</b>	16
<b>6. 3. Análisis de datos</b>	17
<b>6.3.1. Variables ambientales</b>	17
<b>6. 3. 2. Composición y estructura de la ictiofauna de la LC y su relación con las variables ambientales</b>	19
<b>7. Resultados</b>	21
<b>7.1. Variables ambientales</b>	21
<b>7. 2. Composición y estructura de la ictiofauna y su relación con las variables ambientales</b>	28
<b>8. Discusión</b>	36
<b>8. 1. Variables ambientales</b>	36
<b>8. 3. Ictiofauna y su relación con las variables ambientales</b>	37
<b>9. Conclusiones</b>	41
<b>10. Literatura citada</b>	43
<b>11. Anexos</b>	51

## ÍNDICE DE FIGURAS

**Figura 1.** Ubicación geográfica de LC. a) Zonificación y estaciones de muestreo establecidas por Jerónimo et al., 2012; b) Zonificación encontrada y estaciones de muestreo establecidas en el presente estudio. 10

**Figura 2.** Modificaciones cronológicas de la conexión con el mar de LC. a) 1986 antes del embate del huracán Gilberto; b) 1992, después del huracán Gilberto; c) 1993, formación de la barrera de arena; d) 2001, continuación de la formación de la barrera de arena; e) 2004, fragmentación de la barrera de arena producto del huracán Isidoro; f) 2017 regeneración del cordón arenoso; g) 2020, ruptura de la barrera de arena (a – f, tomadas de GoogleEarth; g, tomada de [www.vorosphoto.com](http://www.vorosphoto.com)). 14

**Figura 3.** Profundidad medida cada hora durante el ciclo diurno durante la primera campaña de la temporada lluvias. a) estación Boca; b) estación Ojo; ●=Momentos de la marea reales; ■= momentos de la marea según PREDMAR. 22

**Figura 4.** Valores de temperatura, salinidad y variación del nivel de la columna de agua de la temporada lluvias de las estaciones Ojo y Boca. Rojo=momentos de la marea predichos por PREDMAR 23

**Figura 5.** Valores de temperatura, salinidad y variación del nivel de la columna de agua de la temporada 24

**Figura 6.** Valores de temperatura, salinidad y variación del nivel de la columna de agua en la primera campaña de la temporada 26

**Figura 7.** Valores de temperatura, salinidad y variación del nivel de la columna de agua en la segunda campaña de la temporada 26

**Figura 8.** Plot de ordenación del PCA 27

**Figura 9.** Variación de la abundancia relativa (AR(%)) de las principales especies de peces en relación con la zonación espacial de la laguna La Carbonera. 32

**Figura 10.** Distinción taxonómica (análisis espacial). Gráfico Funnel (AvTD esperada: línea discontinua e intervalos de confianza al 95%: línea continua) del índice de distinción taxonómica promedio ( $\Delta_{33}$ )

**Figura 11.** Gráfica nMDS de los centroides de la matriz de distancias Bray-Curtis que incluye los datos de la zona I y zona III. a: Interacción entre las zonas y las temporadas climáticas y b: Interacción entre las zonas y los momentos de las mareas. 34

**Figura 12.** Gráfica nMDS de los centroides de la matriz de distancias Bray-Curtis que incluye los datos de la zona II. 35

## ÍNDICE DE TABLAS

**Tabla 1.** Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo y zona a la que pertenecen de acuerdo con15

**Tabla 2.** Diseño del PERMANOVA utilizado para calcular la significancia de la variación de los parámetros ambientales medidos y de la composición y estructura de la ictiofauna de la Laguna Carbonera (zona I y III). 18

**Tabla 3.** Diseño del PERMANOVA utilizado para calcular la significancia de la variación de la composición y estructura de la ictiofauna de la zona II. 20

**Tabla 4.** Lista taxonómica de peces presentes en Laguna Carbonera, su presencia por temporada climática (TC; L: lluvias, N: nortes y S: secas), su distribución espacial y categoría ecológica (CE; ME: marina eurihalina, MS: marina estenohalina, E: estuarina, D: dulceacuícola). 28

## RESUMEN

Las lagunas costeras son sistemas importantes para muchas especies de peces residentes y transitorias debido a que les proveen condiciones adecuadas para su alimentación, desarrollo (como sitios de crianza) y refugio. Las características de las lagunas costeras son diversas y las variables ambientales que las caracterizan presentan variaciones espaciales y temporales debidas a la marea, precipitación, evaporación y al ingreso de agua continental proveniente de manantiales o ríos. Si bien se ha documentado la existencia de variaciones temporales y espaciales en la estructura y composición de la ictiofauna que habita en ecosistemas costeros, como lagunas y estuarios, asociándose a la heterogeneidad ambiental de estos sistemas, son escasos los trabajos que exploran el efecto de la marea en las variables ambientales y su relación con la composición y estructura de la comunidad de peces. En este trabajo se analizó la relación que guarda la composición y estructura de la ictiofauna con la variación de algunos parámetros ambientales determinados por las mareas y la temporada climática en la laguna costera la Carbonera. Para esto se describieron tanto las variaciones hidrológicas como las variaciones de la composición y estructura de la ictiofauna en espacio y tiempo. Se realizaron campañas de muestreo bimensuales durante un año estableciendo zonas de muestreo según el gradiente estuarino. Se registraron *in situ* los parámetros hidrológicos y los peces fueron recolectados por medio de pesca de arrastre utilizando un chinchorro playero de 20 m de longitud, 1 m de caída y 1.5 cm de abertura de malla. En una de las zonas se utilizó la técnica de video subacuático. Los resultados indican que la distribución y abundancia de la ictiofauna de la Carbonera despliega patrones espaciales y temporales complejos. Los registros *in situ* indican que existe un desfase entre la progresión de la marea predicha y las observaciones realizadas. El efecto de la marea en las variables hidrológicas tiene un componente espacial y otro temporal que resulta cambios significativos. La distribución y abundancia de las 48 especies de peces registradas en la Carbonera a lo largo de este estudio despliegan patrones espaciales y temporales complejos. El carácter eurihalino de la ictiofauna sugiere que otros factores, como los hábitos

reproductivos, alimenticios y la necesidad de refugio de cada especie influyen en su distribución y abundancia local.

## **ABSTRACT**

Coastal lagoons are important systems for many resident and transient fish species because they provide suitable conditions for feeding, development (as breeding sites), and refuge. The characteristics of the coastal lagoons are diverse and the environmental variables that characterize them display spatial and temporal variations due to tides, precipitation, evaporation, and the input of continental water from springs or rivers. Although the existence of temporal and spatial variations in the structure and composition of the ichthyofauna that inhabit coastal ecosystems, such as lagoons and estuaries, has been documented associated with the environmental heterogeneity of these systems, there are few studies that explore the effect of tides in environmental variables and their relationship with the composition and structure of the fish community. In this work, the relationship between the composition and structure of the ichthyofauna with the variation of some of the environmental parameters determined by the tides and the climatic season in the coastal lagoon la Carbonera was analyzed. For this, both hydrological variations and variations in the composition and structure of the ichthyofauna in space and time were described. Bimonthly sampling campaigns were carried out for one year establishing sampling zones according to the estuarine gradient. The hydrological parameters were recorded *in situ* and the fish were collected by trawling using a beach seine with a length of 20 m, a drop of 1 m and a mesh opening of 1.5 cm. In one of the sampling sites, underwater video technique was used. Results indicate that the distribution and abundance of the ichthyofauna of la Carbonera displays complex spatial and temporal patterns. The *in situ* records indicate that there is a lag between the predicted tidal progression and the observations. The effect of the tide on hydrological variables has a spatial and a temporal component that results in significant changes. The distribution and abundance of the 48 species of fish recorded in la Carbonera throughout this study display complex spatial and temporal patterns. The euryhaline character of the ichthyofauna suggests that other factors,

such as reproductive and feeding habits and the need for shelter of each species influence their local distribution and abundance.

## 1. Introducción

Existen numerosas definiciones del término estuario pero, en general, todas ellas señalan que estos sitios tienen tres atributos: presencia de mareas, gradiente de salinidad y algún nivel de confinamiento (Tagliapietra *et al.*, 2009). Las lagunas costeras son ecosistemas en los que convergen masas de agua de diferentes características que provienen del mar, la precipitación pluvial, del aporte continental o que pueden formarse como producto de la evaporación que ocurre en la propia laguna y provocan variaciones en las condiciones hidrológicas en distintas escalas espaciales y temporales. Por ello, como es el caso de este estudio, pueden ser consideradas como estuarios. En varias partes del mundo, estos ecosistemas son sitios apropiados para que un gran número de especies tanto de invertebrados como de vertebrados habiten durante una etapa o en todo su ciclo de vida. Debido a que suelen ser sitios someros, la luz solar penetra buena parte de la columna de agua, incrementando así la posibilidad de que el fitobentos contribuya a la producción biológica (Takarina & Suprianta, 2017). Esto permite que las especies que completan sus ciclos de vida en sistemas lagunares - estuarinos (especies residentes) y otras que solo pasan una parte de sus vidas en estos ecosistemas (especies transitorias) se beneficien de una alta productividad primaria y de la compleja estructura del hábitat. Es decir, la importancia de las lagunas costeras radica en que proveen hábitat, alimento, sitios de crianza y refugio a muchas especies de peces, incluyendo especies de importancia comercial (Miranda *et al.*, 2005).

Los peces son uno de los principales componentes bióticos de las lagunas costeras y se ubican en varios niveles de la cadena trófica. Participan en la transformación del potencial energético del detritus, en el flujo de energía dentro de las lagunas y en el almacenamiento e intercambio con ecosistemas vecinos al utilizar las lagunas como sitio de desove, crianza e incluso de refugio (Yáñez-Arancibia, 1978). Se han encontrado similitudes en el tipo de especies presentes en

distintos humedales costeros bordeados de manglar en regiones del Pacífico y del Atlántico tropical (Castellanos-Galindo & Krumme, 2015) y se ha observado que las especies dominantes pertenecen a familias como Tetraodontidae y Ariidae. El uso que hacen del hábitat diversos componentes de la ictiofauna tiene una relación con la dinámica espacial de las masas de agua. Pero dicha relación, patrones, mecanismos y consecuencias de los movimientos que utilizan los peces para ello siguen siendo un motivo de investigación (Allen *et al.*, 2017).

En esa dinámica hidrológica, la salinidad es una variable importante que determina la distribución de los ensamblajes de peces en las lagunas costeras tropicales (Sosa-López & Mouillot., 2007) puesto que estos organismos deben hacer frente al estrés osmótico producido por las variaciones en la salinidad. Debido a los grandes intervalos de tolerancia a la salinidad que tienen muchas especies residentes de los estuarios, se clasifican como eurihalinas.

Se ha documentado que distintas especies hacen uso de los hábitats disponibles en función de los ciclos mareales. Los resultados de Castellanos-Galindo & Krumme (2015) enfatizan el papel de la dinámica mareal y la manera en la que influye en la estructura de los ensambles de peces en zonas caracterizadas por amplitudes de marea grandes. Estos autores sugieren que considerar la historia biogeográfica regional y la configuración del paisaje marino local podría ayudar a explicar las diferencias en la estructura del ensamblaje de peces en ecosistemas de manglar en todas las regiones y sugieren la existencia de una señal filogenética en el uso de nichos temporales.

En este proyecto se estudiaron los cambios temporales y espaciales en la composición y estructura del ensamblaje íctico de la laguna costera la Carbonera (LC) así como la variación en las variables ambientales de manera espacial y temporal determinado por las temporadas climáticas y por el régimen de las mareas.

## **2. Marco teórico**

### **2. 1 Lagunas costeras**

Las lagunas costeras son depresiones del litoral por debajo del nivel promedio más alto del nivel medio del mar, presentan al menos una conexión permanente o efímera con el mar, que suele encontrarse protegida de este por algún tipo de

barrera (Lankford 1976). De acuerdo con Kjerfve (1994) son ecosistemas en su mayoría someros y pueden ser clasificados de acuerdo con el número y la permanencia de sus conexiones con el mar como: a) lagunas con múltiples conexiones con el océano que suelen ser interrupciones permanentes en la barrera de protección que permiten la influencia directa del océano sobre la laguna; b) lagunas restringidas que presentan más de un canal de conexión permanente con el océano y c) lagunas obstruidas que tienen una conexión o canal con el océano adyacente que puede cerrarse por medio de la deriva litoral ya que suelen encontrarse en zonas de energía de marea media-alta y de baja amplitud mareal. Estas lagunas pueden presentar condiciones hiperhalinas.

La conexión permanente o efímera con el mar permite el ingreso de agua de características marinas a las lagunas costeras, ocurriendo una o dos veces al día según la marea (Rozas, 1995). La marea es el ascenso y descenso periódico de una masa de agua producto de la interacción gravitacional entre el Sol, la Luna y la Tierra (Hicks, 1999). Según su periodicidad en un lapso de 24 horas, la marea diurna involucra un nivel de agua máximo (pleamar) y uno mínimo (bajamar), la marea semidiurna se constituye por dos pleamares y dos bajamares de la misma altura y de distinta altura en las mareas mixtas. Quincenalmente la marea puede aumentar o disminuir en amplitud, siendo: mareas de sicigia, lapsos de amplitudes mayores que ocurren durante días de Luna Llena y Luna Nueva; y mareas de cuadratura, lapsos de amplitudes menores que ocurren en días de Luna en Cuarto Creciente y en Cuarto Menguante (Farreras, 2006).

El viento también causa variación en el nivel del agua y su circulación, según su dirección puede impulsar la masa de agua oceánica dentro de la laguna elevando el nivel de agua o disminuirlo empujando el agua de la laguna hacia el mar adyacente. El efecto del viento sobre la hidrodinámica de los cuerpos de agua costeros puede ocurrir en distintas escalas temporales, periodos cortos (diurnos) al cambiar la dirección y velocidad del viento y largos cuando ocurren fuertes vientos sostenidos asociados a tormentas tropicales y nortes. Estos últimos suelen tener mayor efecto que las mareas en las lagunas costeras en zonas tropicales

micromareales (variación del nivel de agua  $<1$  m) (Rozas, 1995) como es el caso de la LC.

Si bien las lagunas costeras presentan descargas de agua dulce provenientes de uno o más ríos, además de la adición de agua dulce producto de la precipitación (Brown *et al.*, 1999), la naturaleza cárstica y altamente permeable del subsuelo de la península de Yucatán impide la presencia de ríos. Así, el aporte de agua continental a estos ecosistemas en la costa de Yucatán se realiza por medio de descargas de agua subterránea (Herrera-Silveira, 1994).

En las lagunas costeras que reciben importantes afluentes de agua continental permanente o intermitentemente (como sucede al suroeste de la LC) ocurren eventos de dilución de agua marina semejantes a los estuarios que, por definición, son cuerpos de agua costeros conectados libremente al mar y en donde ocurre dilución de agua marina generada por descargas de agua continental (Pritchard, 1967). De forma inversa, cuando se detiene la descarga de agua continental y ocurre un exceso de evaporación en el lado interno de la laguna (como sucede al sureste de la LC), se pueden desarrollar condiciones hipersalinas y gradientes típicos de estuarios inversos cuya salinidad y densidad aumenta hacia tierra dentro. La descarga de agua subterránea y la evaporación generan una configuración particular de las características termohalinas, que permiten reconocer tres zonas: 1) zona de agua dulce, 2) zona de agua marina y 3) zona de agua hipersalina (Reyes *et al.* 2020) que pueden generar importantes gradientes de densidad que afectan la circulación del agua.

En resumen, los principales forzamientos a la hidrodinámica de las lagunas costeras son las mareas, los aportes continentales, la precipitación, la irradiación solar, el régimen del viento (Reyes-Mendoza *et al.*, 2020) y, en ocasiones particulares, los gradientes de densidad.

## 2.2 Dinámica de la ictiofauna en las lagunas costeras y su relación con las variables ambientales

Las variaciones temporales y espaciales en la estructura y composición de la comunidad de peces en ambientes estuarinos han sido documentadas anteriormente y relacionadas con factores del ambiente físico como la salinidad (Peralta-Meixueiro & Vega-Cendejas, 2011; Aguirre-León *et al.*, 2014; Díaz-Ruiz *et al.*, 2018), temperatura (Castro-Aguirre, 1982), tipo de sustrato y disponibilidad de materia orgánica (González-Sansón *et al.*, 2016), así como la historia de vida de las especies que habitan dichos ecosistemas (Selleslagh & Amara, 2008).

Es importante señalar que los gradientes de salinidad que presentan las lagunas costeras son únicos y tienen valores mínimos y máximos diferentes. Por ello, la ictiofauna responde de manera diferente al aumento o disminución de esta variable. Por ejemplo, Peralta-Meixueiro & Vega-Cendejas (2011) encontraron que, en la laguna costera de Ría Lagartos, la salinidad es el principal factor ambiental que regula la abundancia y distribución del ensamblaje de peces. La laguna presenta un gradiente salino con condiciones marinas en la zona de conexión con el mar y valores mayores de 100 en la “cabeza” de la laguna. Por ello, la riqueza de especies disminuye espacialmente con el aumento de los valores de salinidad, pero la densidad presenta un comportamiento inverso. En contraste, Aguirre-León *et al.* (2014) y Díaz-Ruiz *et al.* (2018) observaron mayor riqueza y diversidad en la zona de mayor salinidad (condiciones marinas) que en la zona de menor salinidad (condiciones dulceacuícolas) determinando que la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto son los factores que determinan en mayor medida la composición y distribución de las especies en la laguna La Mancha, mientras que la salinidad, transparencia y temperatura son importantes en el sistema lagunar Chica-Grande. Así mismo Castro-Aguirre (1982) observó que, en las lagunas Oriental y Occidental del estado de Oaxaca, la abundancia de ciertas poblaciones de peces (*Lile stolifera*, *Poecilia butleri*, *Poeciliopsis fasciata*, *Melaniris guatemalensis* y *Diapterus peruvianus*) aumenta conforme se incrementan los valores de salinidad tanto espacial como temporalmente. Incluso encontró especies comúnmente consideradas como dulceacuícolas, tal como *P. fasciata*, viviendo en salinidades de

2.5 a 55.4. Para *M. guatemalensis* la temperatura igualmente fue un parámetro importante dado que las mayores abundancias se encontraron en correspondencia con valores de salinidad y temperatura elevados, excepto en una ocasión cuando, al disminuir la temperatura, disminuyó el número de individuos a pesar de que la salinidad tuviera valores elevados. Es importante observar que los valores mínimos y máximos del gradiente de salinidad de las lagunas mencionadas difieren, siendo el gradiente de las lagunas Oriental y Occidental de aproximadamente 2.0 a 60.0 0 de salinidad, mientras que en la laguna de Ría Lagartos el gradiente varía de aproximadamente 35 a valores mayores de 100.

En el trabajo de González-Sansón *et al.* (2016) se muestra que otros factores, además de la salinidad, determinan las variaciones temporales de la composición de la ictiofauna de la laguna costera Barra de Navidad, en el estado de Jalisco. Especialmente en Barra de Navidad la salinidad no exhibió cambios notables, pero sí lo hacen el tipo de sedimentos y el contenido de materia orgánica. Por ello, se relaciona a la ictiofauna con el tipo de alimento que consumen las especies dominantes, que son peces que incluyen en su dieta invertebrados bénticos o peces pequeños, los cuales se alimentan a su vez de invertebrados pequeños. Así, dichos autores, señalan que existe una relación entre el tamaño de las partículas del sedimento, su contenido de materia orgánica y la abundancia del bentos con la presencia de algunas especies de peces.

También Salleslagh & Amara (2008) indican que no solo los factores físicos determinan la variación de la composición íctica de los estuarios. Dado que estos son sitios de crianza, alimentación y refugio de muchas especies de peces, las historias de vida influyen en su presencia en el estuario. En ese estudio, encontraron que la dominancia de los diferentes tipos de gremios ecológicos varía temporalmente; las especies residentes estuarinas fueron dominantes en los meses de noviembre-mayo, las especies marinas juveniles migrantes durante verano y las especies marinas visitantes ocasionales durante invierno. Lo anterior, aunado a que de las veintiocho especies capturadas, únicamente tres especies fueron residentes

estuarinas. Dichos resultados resaltan la importancia de estos ecosistemas para especies transitorias.

### **3. Antecedentes**

#### **3. 1 Hidrodinámica de la laguna costera La Carbonera (LC)**

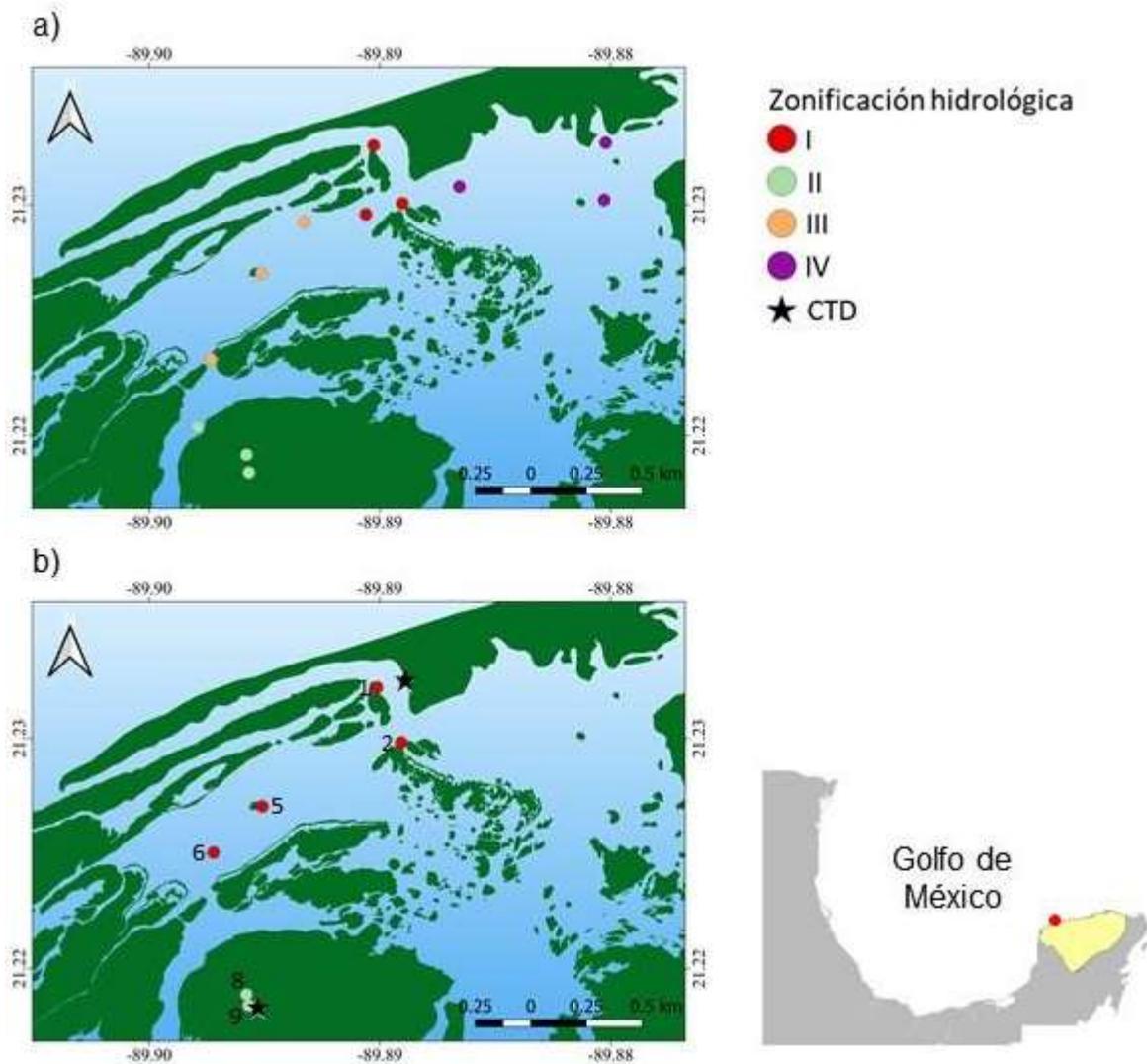
La laguna costera LC presenta actualmente una conexión permanente con el océano adyacente y afloramientos de agua subterránea por lo que, en este sistema, convergen aguas provenientes del Golfo de México y aguas continentales (Jerónimo *et al.*, 2012) y las variables fisicoquímicas se encuentran influenciadas por ambos tipos de agua. Con base en ello, Jerónimo *et al.* (2012) y Marin-Coria (2016) realizaron una zonificación de la laguna considerando la distribución espacial de la temperatura y salinidad, obteniendo cuatro zonas (Figura 1a):

- I. Zona de salinidad marina, ubicada en la zona de conexión con el golfo de México (zona de la boca). Es una zona dominada por los aportes oceánicos, con valores de salinidad entre 30 y 38, mismos que se presentan también en la Zona III.
- II. Zona dominada por los aportes de aguas subterráneas que se encuentra rodeando el petén (Jerónimo *et al.*, 2012), ubicada al suroeste de la laguna (Marin-Coria, 2016). Presenta los valores mínimos promedio de salinidad y temperatura ( $\sim 27$  °C).
- III. Zona de mezcla estuarina, con valores máximos de temperatura (29°-31° C) (Jerónimo *et al.* 2012) y con salinidades desde 5 hasta 35 (Marin-Coria, 2016).
- IV. Zona de salinidad y temperatura extremas, ubicada al noreste y al sureste de la laguna (Marin-Coria 2016). Marin-Coria (2016) registró un rango de valores de salinidad superior al registrado por Jerónimo *et al.* (2012) reportando de 35 a 100.

Adicionalmente a lo anterior, Marin-Coria (2016) detectó intrusión salina en el afloramiento de agua subterránea (“ojo de agua”) y determinó que existen variaciones temporales de los valores de salinidad de las zonas I, III y IV como producto del flujo y reflujos de la marea y las temporadas climáticas.

La variación temporal de la temperatura de las zonas I y IV ocurre simultáneamente. En contraste, en la zona II el origen predominante del agua de este sitio es subterráneo y se encuentra cubierta por el dosel de la vegetación por lo que hay un escaso intercambio de calor con la atmósfera (Marin-Coria, 2016).

Los principales forzantes que influyen en la hidrodinámica de la laguna de la LC son la marea y la descarga de agua subterránea seguidos por los vientos del norte que generan corrientes de mayor magnitud que las brisas marinas en el interior de la laguna (Marin-Coria, 2016).



**Figura 1.** Ubicación geográfica de la Carbonera (LC) **a)** Zonificación y estaciones de muestreo establecidas por Jerónimo *et al.* (2012); **b)** Zonificación encontrada y estaciones de muestreo establecidas en el presente estudio.

### 3.2 Ictiofauna de la laguna costera La Carbonera, Yucatán

En la LC se han realizado múltiples estudios ícticos que han abordado diversos temas que van de la caracterización morfométrica (Gutiérrez-Oliva, 2012; Bonilla *et al.*, 2014a), biología reproductiva (Tseek-Tuz, 2013; Hernández-Canseco, 2012), ecología trófica (Palacios-Sánchez & Vega-Cendejas, 2010), parasitismo (Bonilla *et al.*, 2014b), análisis de crecimiento y mortalidad natural en *L. rhomboides* (Bonilla *et al.*, 2011), *S. testudineus* (Bonilla *et al.*, 2012b) y dos especies de gérridos (Bonilla *et al.*, 2013b).

Una de las caracterizaciones ícticas de LC fue realizada por Gallardo *et al.* (2012) revelando que el sistema alberga a 60 especies distribuidas en 45 géneros, 32 familias y 12 órdenes, predominando las especies estuarinas y raras (una sola aparición). Asimismo, encontraron que las especies más abundantes fueron *Floridichthys polyommus* (27%), *Eucinostomus argenteus* (13.7%), *E. gula* (12.8), *Mugil trichodon* (11.3%) y *Cyprinodon artifrons* (4.8%) que en conjunto representan el 69.6% de la abundancia relativa.

La influencia de las variables ambientales en la dinámica espacial y temporal de las especies con los mayores valores de importancia (de acuerdo con el índice de valor de importancia, IVI) que se encuentran presentes durante todo el año en la LC, fue abordada por Bonilla-Gómez y Chiappa-Carrara (2012). Encontraron que existen diferencias significativas a lo largo del año (en las épocas secas, lluvias y nortes) en las variables ambientales. De acuerdo con sus resultados, la salinidad y la profundidad son las principales variables que explican la variación en la abundancia y distribución espacial de los peces. En la temporada climática seca predominó la influencia de la profundidad, en la temporada climática de lluvias la salinidad, y el oxígeno disuelto en la estación climática nortes. Sin embargo, no exploraron el posible efecto de la marea sobre las variables ambientales lo cual podría repercutir en la estructura y composición de la ictiofauna de la laguna en una escala temporal más corta.

#### **4. Justificación e importancia**

Comprender cómo influyen las condiciones ambientales en la composición de las especies de peces que habitan en sistemas lagunares tropicales con gradientes salinos marcados, puede proporcionar información esencial sobre la biología y ecología desde varios puntos de vista, incluyendo el fisiológico hasta el trófico. Asimismo, conocer los patrones de distribución de dichas especies es imprescindible para determinar acciones efectivas para la conservación de las lagunas costeras de la costa norte de Yucatán frente a las condiciones que imponen los cambios en el clima. México enfrenta escenarios especialmente vulnerables ya que más de la mitad del territorio se ubica en la zona intertropical (al sur del trópico de Cáncer) en la que se prevé una mayor acidificación de agua, la alteración de la producción y el flujo de nutrientes como resultado del incremento de las concentraciones de dióxido de carbono y de la temperatura asociados al cambio climático, mismos que inducirán variaciones en la salinidad de estos someros sistemas costeros (Yáñez-Arancibia & Day, 2010). En este contexto, se podrán definir espacios de atención prioritaria para la conservación de aquellas especies con mayor riesgo de afectación

#### **5. Objetivos**

##### **5. 1. General**

Analizar la relación que guarda la composición y estructura del conjunto de peces con la variación de las variables ambientales determinadas por las mareas y la temporada climática de la laguna costera La Carbonera, Yucatán.

##### **5. 2. Específicos**

Describir la variación de las variables ambientales espacial y temporalmente.

Describir espacial y temporalmente, la composición y la estructura de la ictiofauna que habita en la Carbonera.

Relacionar la composición y la estructura de la ictiofauna con la variación de las variables ambientales en espacio y tiempo.

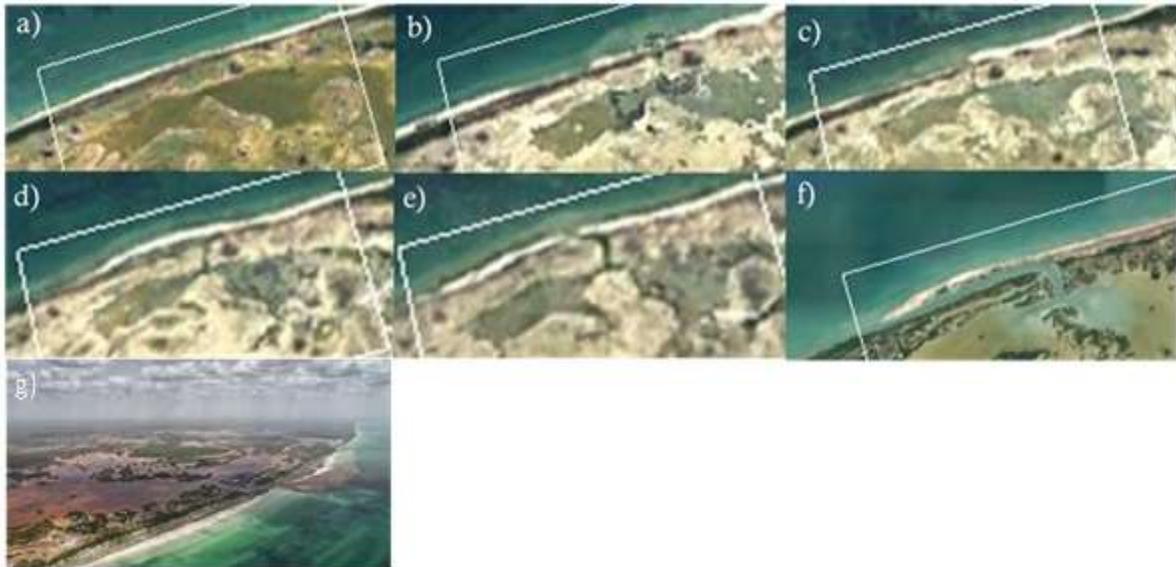
## 6. Materiales y Método

### 6. 1. Área de Estudio

La laguna costera LC se ubica en el noroeste de la costa de la península de Yucatán a 21 km del puerto de altura de Progreso, Yucatán (21°13'41.80"-21°14'4.79" N, 89°53'21.66" -89°54'0.45" W). Esta laguna se sitúa sobre una plataforma cárstica y es parte del litoral marino biogénico acumulativo (Batllori-Sampedro *et al.*, 2006). El clima predominante en la zona es cálido-seco del subtipo BSo(h')w(i')gw" (Orellana *et al.*, 2010), con un régimen climático de tres temporadas climáticas diferenciadas por los valores acumulados de precipitación: 1) secas, que ocurre los meses de marzo a mayo (0-50 mm), 2) lluvias, que abarca los meses de junio a octubre (500 mm) y 3) nortes, de noviembre a febrero caracterizado por la presencia de fuertes vientos acompañados por lluvias de corta duración (Herrera-Silveira, 1994).

Es un cuerpo de agua de poca profundidad que alcanza valores alrededor de 30 cm en promedio (Jerónimo *et al.*, 2012). Tiene unos 4 km de longitud y 3.5 km de ancho y la conexión con el mar que presenta LC ha sufrido modificaciones a causa de la acción de huracanes (Figura 1A). Originalmente se encontraba aislada del mar por una isla de barrera, pero en 1988 el embate del huracán Gilberto la fragmentó creando una conexión estrecha (Zuñiga & Palacio, 2005) formando así una laguna costera de extensión paralela al mar entre una barra arenosa y la duna costera. Posteriormente, en septiembre de 2002 dicha conexión cambió de forma por el impacto del huracán Isidoro, desapareciendo el cordón arenoso que la formaba, quedando la LC en contacto directo con el golfo de México (Palacios-Sánchez & Vega-Cendejas, 2010). No obstante, en los años siguientes el cordón arenoso se ha ido restableciendo y ha sido posible observar la colonización de elementos vegetales tanto de duna costera como de manglar (Carmona *et al.*, 2013). Cabe señalar que el impacto de varias tormentas tropicales que pasaron por la región en el 2020 ha cambiado de nuevo la fisionomía de la boca de conexión para restituirla a la forma que tenía en el 2002 (Figura 1B).

La vegetación de tipo manglar bordea toda la laguna y de igual manera forma un petén con un afloramiento de agua subterránea (Guadarrama *et al.*, 2018).



**Figura 2.** Modificaciones cronológicas de la conexión con el mar de LC. a) 1986 antes del embate del huracán Gilberto; b) 1992, después del huracán Gilberto; c) 1993, formación de la barrera de arena; d) 2001, continuación de la formación de la barrera de arena; e) 2004, fragmentación de la barrera de arena producto del huracán Isidoro; f) 2017 regeneración del cordón arenoso; g) 2020, ruptura de la barrera de arena (a – f, tomadas de GoogleEarth; g, tomada de [www.vorosphoto.com](http://www.vorosphoto.com)).

Debido a la conexión con el mar que presenta la LC y de acuerdo con la región en la que se encuentra presenta régimen mareal mixto predominantemente diurno con una amplitud de 0.1 m durante mareas de cuadratura y 0.8 m durante marea de sicigia (Medina-Gómez *et al.*, 2014).

## 6. 2. Diseño de Muestreo

El presente estudio exhibe dos enfoques, el espacial y el temporal. Para el análisis espacial se establecieron dos estaciones de muestreo en las siguientes zonas determinadas por Jerónimo *et al.*, (2012) y Marin-Coria (2016): “zona I”, con alta influencia mareal con salinidad marina; “zona II”, dominada por la descarga de agua subterránea y “zona III” o de mezcla estuarina (Figura 1).

**Tabla 1.** Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo y zona a la que pertenecen de acuerdo con Jerónimo *et al.* (2012) y Marin-Coria (2016).

Estación	Latitud N	Longitud O	Zona
“Boca”	21°13'56.60"	89°53'20.11"	I
“Ojo”	21°13'8.26"	89°53'45.10"	II
1	21°13'56"	89°53'24.5"	I
2	21°13'47.4"	89°53'20.6"	I
5	21°13'37.3"	89°53'42.5"	III
6	21°13'30.4"	89°53'50"	III
8	21°13'7.60"	89°53'45.30"	II
9	21°13'6.29"	89°53'44.43"	II

El análisis temporal abarca dos escalas. La primera está determinada por el componente diurno de la marea. Para determinar el efecto de la marea sobre las variables ambientales y la dinámica del ensamblaje íctico se realizaron muestreos en cuatro momentos de la marea (pleamar, bajamar y dos momentos intermedios, correspondiendo a la vaciante y a la creciente). Las predicciones de la marea fueron obtenidas con el programa de generación de predicción Mar V1.0 del CICESE para Puerto Progreso, Yucatán, dado que es la localidad más cercana a LC. Sin embargo, para conocer el momento exacto de la marea en que se realizaron dichos muestreos se establecieron dos estaciones adicionales localizadas en la boca de la laguna y en el afloramiento de agua subterránea que se denominaron “Boca” y “Ojo”, respectivamente (Tabla 1).

La segunda escala del análisis temporal es la estacional, determinada por las estaciones climáticas predominantes de la zona que afectan directamente al menos a dos de las variables que resultan importantes en el presente estudio: la salinidad y la temperatura. Para analizar la escala estacional se realizaron dos campañas por cada estación climática (seis campañas en total) durante los años 2018 y 2019, en cada campaña se ejecutó el mismo procedimiento. Las campañas correspondientes a la temporada climática de *lluvias* se realizaron en los meses de septiembre y noviembre del 2018, mientras que las campañas correspondientes a *nortes* se

realizaron en el mes de febrero del 2019. Dada la complejidad logística que representa la organización del trabajo de campo en esta temporada, las dos campañas se realizaron de manera consecutiva del 17 al 19 de febrero cubriendo dos ciclos mareales. Las dos campañas correspondientes a la temporada secas se realizaron los meses de abril y junio durante el año 2019.

### **6. 2. 1. Variables ambientales**

Durante los muestreos se registraron en cada estación (excepto en las estaciones Boca y Ojo) las variables ambientales salinidad, temperatura (°C), pH, oxígeno disuelto (mg/l y porcentaje de saturación), concentración de sólidos totales (TDS.), conductividad y potencial óxido-reducción (ORP), usando un analizador multiparamétrico Yellow Springs Instrument (YSI), modelo 556 MS. La profundidad (cm) se midió por medio de una sondaleza de PVC graduada.

Las estaciones Boca y Ojo fueron establecidas para conocer el momento de la marea en el cual se realizaron los muestreos. En la primera campaña se registró el valor de la profundidad cada hora con una sondaleza de 3 m de longitud, fabricada con PVC y graduada. En las siguientes campañas para medir la variación del nivel del agua se colocaron CTD Diver Schlumberger modelo D1273 (CTD) en las mismas estaciones (Boca y Ojo) y un barómetro Van Essen (MiniDiver) en la estación Boca para registrar la presión ejercida por la atmósfera. Los parámetros registrados con los CTDs fueron presión absoluta (ejercida por la atmósfera y la columna de agua), temperatura y conductividad cada 10 minutos.

### **6. 2. 2. Componente biótico**

El material biológico se obtuvo por medio de pesca de arrastre en estaciones de muestreo pertenecientes a las zonas I y III (PERMISO DE PESCA no. PPF/DGOPA A-001/20 no. folio 001/20) y en la zona II se utilizó la técnica de video subacuático. El arte de pesca consistió en una red de arrastre tipo “chinchorro” de 20 m de largo, 1 m de caída y 1.5 cm de apertura de malla. Los organismos capturados fueron sacrificados por medio de hipotermia inducida, etiquetados con la información pertinente (fecha, identificación de la estación, momento de la marea y número de

arrastre dado que en cada momento de muestreo se realizó una repetición) y conservados en formaldehído al 10%. Posteriormente fueron trasladados al Laboratorio de Biología de la Conservación de la UNAM en el Parque Científico Tecnológico de Yucatán en donde fueron cuantificados y clasificados taxonómicamente a nivel de especie utilizando catálogos (Gallardo-Torres *et al.*, 2014) y claves de identificación especializadas (McEachran & Fechhelm, 1998; Castro Aguirre *et al.*, 1999; Espinosa & Shmitter-Soto, 1999; Carpenter, 2002 y Miller *et al.*, 2005). Posteriormente y siguiendo a Fricke *et al.* (2019) se verificó la nomenclatura actual de cada una de las especies presentes y se les clasificó según las categorías ecológicas: marino estenohalino, marino eurihalino, estuarino residente y dulceacuícola de acuerdo con Castro-Aguirre *et al.* (1999); Robertson & Van Tassell (2019).

En la zona II y debido a las condiciones morfológicas del litoral en el que se encuentra el manantial por el que aflora el agua subterránea, se optó por utilizar la técnica de video subacuático sin cebar modificada de Espinosa (2019). En las estaciones 8 y 9 (Tabla 1) se colocaron dos videocámaras marca GoPro modelo Hero 4 Black Edition HD, montadas en una base construida mediante un tubo PVC de 50 mm de diámetro y 2 m de largo. Para los muestreos nocturnos se utilizaron luces led sumergibles de la marca Knog Qudos de 400 lúmenes. La duración de cada video fue de una hora en un formato progresivo de 1080 x 1080 a 30 fotogramas por segundo. Las filmaciones se realizaron en los momentos de la marea anteriormente mencionados.

## **6. 3. Análisis de datos**

### **6.3.1. Variables ambientales**

Los datos registrados con los CTD Divers (presión absoluta, conductividad y temperatura) fueron procesados y graficados mediante el software MATLAB 2018. Los datos correspondientes a la conductividad fueron transformados a salinidad por medio de la ecuación termodinámica del agua de mar (TEOS-10). Para conocer el momento de la marea en el cual se realizó cada muestreo, se graficó la variación del nivel del agua en función del tiempo. Para ello, a los datos de presión

(previamente depurados para eliminar datos erróneos) de cada CTD se les sustrajo la presión atmosférica (obtenida por medio del barómetro instalado en la estación “Boca”). La presión resultante es la presión ejercida únicamente por el nivel del agua sobre el sensor. Posteriormente fue convertida a profundidad y expresada en metros (m) restando a cada dato el valor promedio de la serie de tiempo para así obtener las anomalías del nivel alrededor de cero usando una frecuencia de cada 10 min tanto para los sitios de la “Boca” como del “Ojo”.

Las variables ambientales correspondientes a las estaciones de muestreo biológico fueron analizadas usando el software PRIMER 7 (Clarke & Gorley, 2015). Para realizar la descripción ambiental se utilizaron los registros de las variables fisicoquímicas medidos en cada estación en cada período de muestreo. Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) omitiendo las variables redundantes por medio de la rutina DRAFTMAN PLOT que calcula la correlación lineal y grafica la colinealidad entre cada par de variables (Clarke *et al.*, 2014). Por lo anterior únicamente se incluyeron las variables de salinidad, temperatura, concentración de oxígeno disuelto (ml/l), pH, ORP y profundidad cuyos valores fueron transformados a una escala común por medio de una normalización (sustracción del promedio y división por la desviación estándar) para generar el PCA. Posteriormente, se calculó la significancia de la variación de los parámetros ambientales por medio del análisis de varianza por permutaciones (PERMANOVA add on) para el cual se utilizó un diseño mixto de 5 factores (Tabla 2) y la matriz de distancias euclidianas anteriormente calculada.

**Tabla 2.** Diseño del PERMANOVA utilizado para calcular la significancia de la variación de los parámetros ambientales medidos y de la composición y estructura de la ictiofauna de la Laguna Carbonera (zona I y III).

Factor	Anidado en	Fijo/Aleatorio	Niveles
Temporada		Fijo	3
Campaña de muestreo	Temporada	Aleatorio	6
Zona		Fijo	2

Estación	Zona	Aleatorio	4
Marea		Fijo	4

### 6. 3. 2. Composición y estructura de la ictiofauna de la LC y su relación con las variables ambientales

La composición de especies se obtuvo por medio de la identificación taxonómica a nivel de especie de los organismos capturados utilizando las claves de identificación taxonómica anteriormente mencionadas; el conteo de los individuos pertenecientes a cada especie encontrada en cada momento de muestreo permitió estimar la abundancia relativa numérica (AR%). La abundancia relativa se estimó agrupando los valores de abundancia en relación con los factores espacial y temporal (zona y temporada climática).

Los análisis siguientes se realizaron con el software PRIMER 7 (Clarke & Gorley, 2015). La descripción de la estructura taxonómica de la ictiofauna se realizó por medio del índice de distinción taxonómica promedio (AvTD,  $\Delta^+$ ) debido a que el esfuerzo de muestreo no tiene efectos en las estimaciones dado que el índice se calcula a partir de una matriz de presencia-ausencia. La distancia taxonómica promedio entre cada par de especies escogidas al azar se describe por medio de un árbol de clasificación Linneana como medida de su relación filogenética (Clarke & Warwick, 1998, Warwick & Clarke, 1998). También se calculó la varianza de las distancias taxonómicas entre cada par de especies (VarTD,  $\lambda^+$ ) sobre su valor medio (AvTD) que refleja la amplitud de la variación de AvTD (Clarke & Warwick, 1998, Warwick & Clarke, 1998).

Adicionalmente se construyó un gráfico tipo embudo (o *funnel*, en inglés) en el que se proyectó la AvTD promedio calculada para un rango de subconjuntos de especies ( $n=2,4,6,8\dots$ ) y los límites inferior y superior a partir de los intervalos de probabilidad al 95%. Dichos valores se obtuvieron a partir de 999 sublistas de distinto tamaño (número de especies) extraídas al azar de la matriz de agregación. Posteriormente se incorporaron los valores de AvTD de cada muestra considerando que, si los valores caen fuera del área del 95% de confianza de los valores

construidos de AvTD, se obtienen desviaciones significativas de la AvTD calculada (Clarke *et al.*, 2014) lo que permite mostrar cambios en la composición del inventario taxonómico.

Para calcular el valor de Delta<sup>+</sup> ( $\Delta^+$ ) de cada muestra y elaborar el gráfico *funnel* se utilizó la rutina Taxdtest del software PRIMER 7 (Clarke & Gorley, 2015) usando una matriz de agregación de especies, elaborada de la lista total de especies capturadas en el presente trabajo. Se utilizó la clasificación taxonómica de Nelson (2016) para colocar cada especie en su categoría taxonómica correspondiente: especie, género, familia, orden, superorden, subdivisión y división). Debido a que no se presentó diversificación en los niveles taxonómicos superiores a división (a cada nivel taxonómico se le dio el mismo peso=1) y la matriz de abundancia que fue transformada a presencia/ausencia de manera automática por la rutina utilizada.

La significancia de la variación espacial y temporal de la estructura de la ictiofauna de LC fue estimada por medio del análisis PERMANOVA add on del software PRIMER 7 (Clarke & Gorley, 2015). Para ello, se agruparon y analizaron las zonas I y III separadamente de la zona II debido al resultado del análisis de distinción taxonómica anterior. En ambos casos, los valores de abundancia fueron transformados a su raíz cuarta para disminuir el efecto de las especies más abundantes. A continuación, a partir de cada matriz transformada se calcularon matrices triangulares de distancias de Bray-Curtis añadiendo una variable ficticia de valor 1 a todas las muestras para eliminar los valores 0 de las matrices de distancias resultantes. Sobre dichas matrices de distancia Bray-Curtis se ejecutó la rutina PERMANOVA (Anderson, 2017) en el software PRIMER 7 (Clarke & Gorley, 2015). En el PERMANOVA ejecutado para la zona I y III (PERMANOVA 1) se utilizó el mismo diseño mixto compuesto de 5 factores que se utilizó para medir la significancia de la variación ambiental (Tabla 2). En cambio, en el PERMANOVA correspondiente a la zona II (PERMANOVA 2) se utilizó un diseño mixto de 4 factores, en el cual se eliminó el factor Zona debido a que se incluyeron únicamente los datos de abundancia de la zona II (Tabla 3).

**Tabla 3.** Diseño del PERMANOVA utilizado para calcular la significancia de la variación de la composición y estructura de la ictiofauna de la zona II.

Factor	Anidado en	Fijo/Aleatorio	Niveles
Temporada		Fijo	3
Campaña	Temporada	Aleatorio	6
Estación		Aleatorio	2
Marea		Fijo	4

Con el fin de visualizar gráficamente los patrones generados por las diferencias significativas detectadas por los análisis de PERMANOVA de la ictiofauna de LC, se realizaron análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) a partir de las similitudes de los centroides de las muestras calculados por medio de las matrices de similitud de Bray-Curtis utilizadas en los análisis PERMANOVA. Se generaron dos gráficos nMDS que fueron verificados teniendo en cuenta el valor de *stress*: los valores  $<0.1$  indican separaciones válidas entre los grupos, mientras que los valores  $>0.1$  y  $<0.2$  señalan que los resultados deben ser interpretados con cautela (Clarke *et al.*, 2014).

Habiendo determinado los patrones que presenta la ictiofauna de LC se realizó un análisis BEST con la rutina BVStep (Bio-Bio) para identificar a las especies que describen mejor dichos patrones (y que pueden considerarse como *especies clave* en la estructuración de la ictiofauna). Así mismo, se ejecutó la rutina Bio-Env para determinar cuáles de las variables ambientales medidas son las determinantes en la conformación de esos patrones estructurales. Estos análisis se realizaron en el software PRIMER 7 (Clarke & Gorley, 2015).

## 7. Resultados

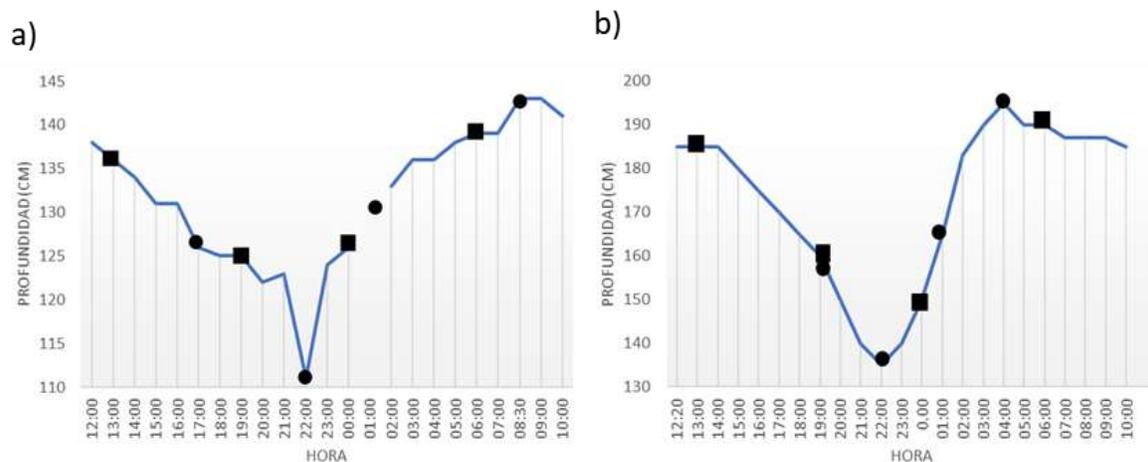
### 7.1. Variables ambientales

Los registros *in situ* realizados por medio de los CTDs indican que existe un desfase entre la progresión de la marea predicha por PREDMAR y las observaciones realizadas en las estaciones de muestreo dentro de la laguna. Incluso entre la zona I y II ocurrió desfase de mareas.

La zona II presentó valores de salinidad menores que la zona I y en ambas zonas las variaciones temporales de la salinidad y de la temperatura fueron significativas. En algunas ocasiones se registró un fenómeno de intrusión salina en la zona II durante bajamar.

### Lluvias

En la primera campaña de la temporada climática de *lluvias* de acuerdo con PREDMAR, los momentos de la marea debían ocurrir en las siguientes horas pertenecientes a un ciclo de 14 h: vaciante a las 13:00 h, bajamar a las 19:00 h, creciente a las 00:00 h y pleamar a las 6:00 h. Sin embargo, conforme a los datos de profundidad medidos cada hora de las estaciones “Boca” y “Ojo” es posible observar un desfase de 2 horas (Figura 2a y Figura 2b).

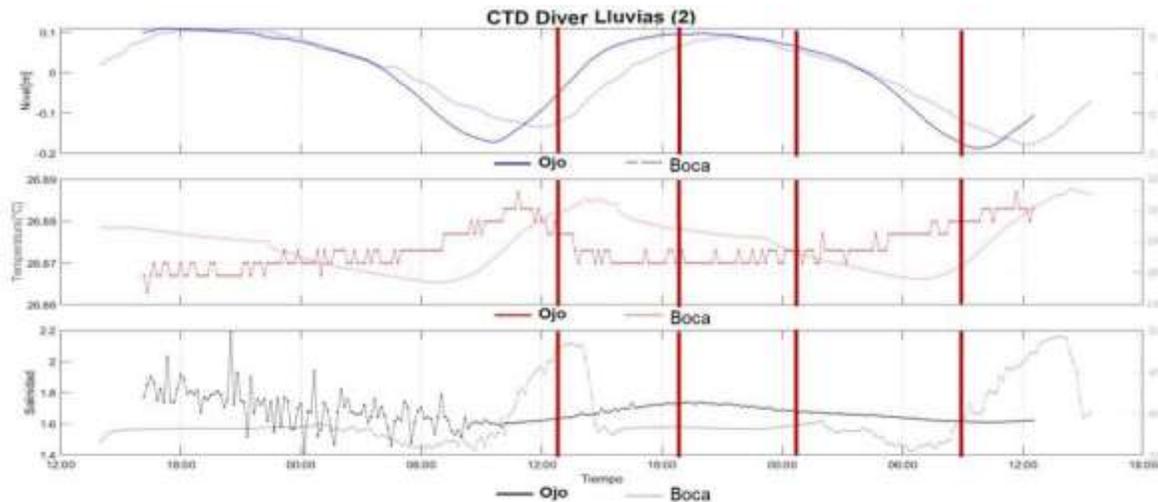


**Figura 3.** Profundidad medida cada hora durante el ciclo diurno durante la primera campaña de la temporada *lluvias*. a) estación Boca; b) estación Ojo; ●=Momentos de la marea reales; ■= momentos de la marea según PREDMAR.

En la segunda campaña de la temporada de lluvias ocurrió un desfase entre los valores estimados por PREDMAR y los observados en la estación Ojo de tres horas. Asimismo, la longitud de onda en el sitio ubicado en la “Boca” fue mayor a la predicha por PREDMAR. La amplitud de la onda en la zona I es de aproximadamente 0.24 m y en la zona II es de aproximadamente 0.28 m (Figura 4).

En la zona I (sitio de la “Boca”) se obtuvo una variación de la salinidad de 35-49 y de la temperatura de 25°C - 32°C. El aumento de la salinidad comenzó durante

vaciante y los valores máximos se obtuvieron durante la bajamar. La oscilación de la temperatura abarcó desde el valor mínimo registrado a las 07:00 h y se elevó gradualmente alcanzando el valor máximo a las 14:30 h.



**Figura 4.** Valores de temperatura, salinidad y variación del nivel de la columna de agua de la temporada *lluvias* de las estaciones Ojo y Boca. Rojo=momentos de la marea predichos por PREDMAR

En la zona II se presentaron variaciones no significativas de la salinidad y la temperatura (Figura 4).

#### *Nortes*

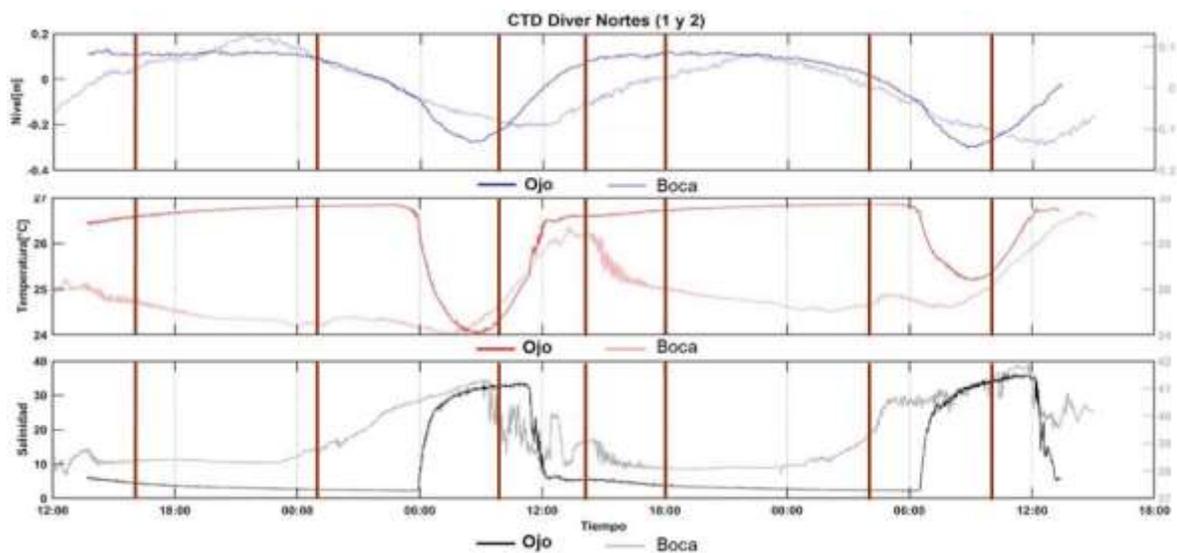
En las dos campañas de la temporada climática *Nortes* se registró un retraso del momento de la marea pleamar calculado por PREDMAR en relación con los datos obtenidos en la estación Boca de aproximadamente 5:00 h. En cambio, el momento de la marea bajamar obtenido con el modelo PREDMAR tuvo un retraso de una hora la estación Ojo. Igualmente, ocurrió un desfase entre los momentos de la marea bajamar entre las estaciones Ojo y Boca de 3:00 h.

Las variaciones temporales de los valores de salinidad en las zonas I y II fue como sigue: la variación de la salinidad presentó mayor amplitud en la zona II, en donde se registraron valores desde ~0 hasta ~43. En la zona I el intervalo fue de ~38 a ~42.

El cambio de salinidad observado en la zona II ocurrió repentinamente al generarse un evento de intrusión salina en el manantial de agua subterránea que tuvo una duración de 6:00 h, durante la bajamar. En la zona I el aumento de la salinidad ocurrió de manera gradual comenzando durante vaciante y alcanzando su valor máximo antes de bajar, para posteriormente disminuir abruptamente durante bajamar (Figura 5).

La variación de la temperatura presentó el mismo comportamiento en ambas zonas (I y II). En contraste con la marcha de la salinidad en la zona II, la temperatura disminuyó rápidamente durante la bajamar y se elevó en coincidencia con la creciente. Asimismo, los intervalos de la temperatura de las zonas I y II fueron diferentes, siendo de aproximadamente 3°C en la zona II y de 6°C en la zona I. Cuando se alcanzó el nivel mínimo del agua, los valores de temperatura en ambas zonas fueron semejantes (Figura 5).

En la zona II la duración de la intrusión salina y de la disminución de la salinidad fue la misma (6:00 h) (Figura 5).

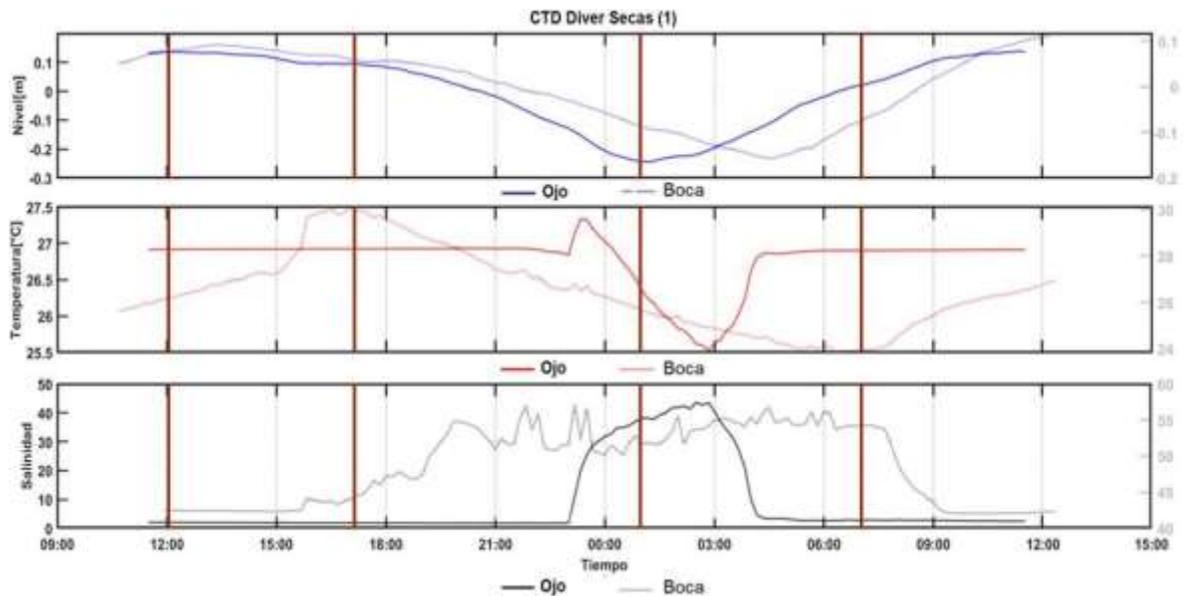


**Figura 5.** Valores de temperatura, salinidad y variación de la altura de la columna de agua de la temporada *Nortes* de las estaciones Ojo y Boca. Rojo=momentos de la marea predichos por PREDMAR

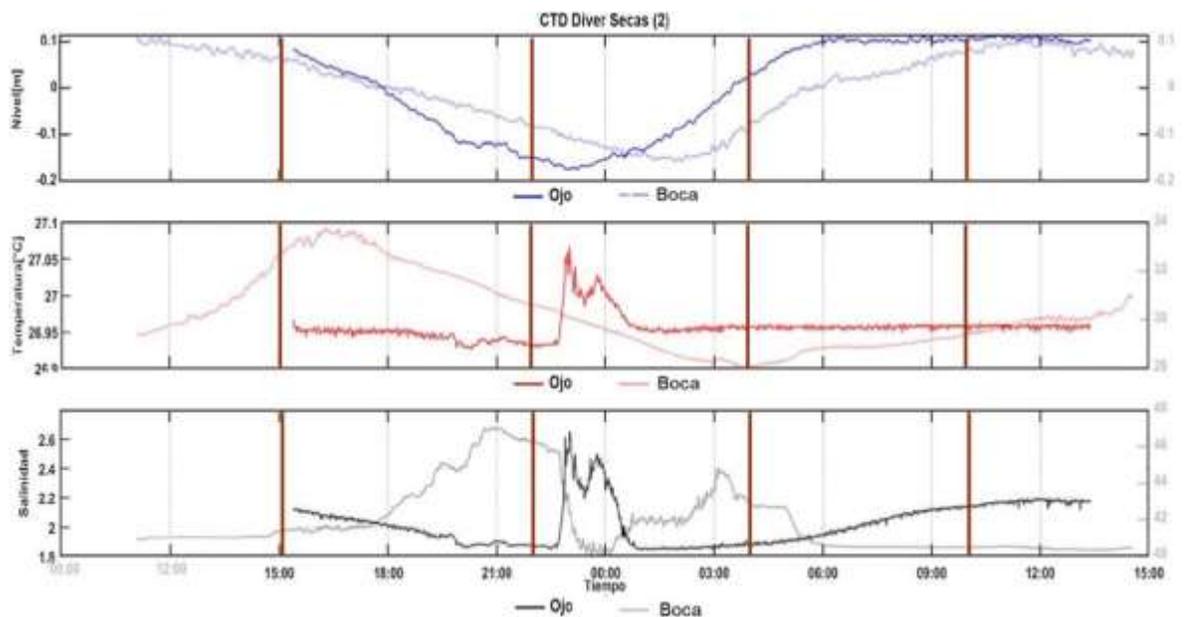
En la primera campaña de la temporada de secas no ocurrió desfase entre el momento de la marea bajamar predicha por PREDMAR y la registrada en la zona II, pero si ocurrió en la zona I (4 h). En ambas zonas la salinidad aumentó durante bajamar, en la zona I de 42 a 57 y en la zona II de aproximadamente 0 a 43. La temperatura presentó en ambas zonas un comportamiento inverso a la salinidad, disminuyendo durante bajamar (Figura 6).

En la segunda campaña de la temporada secas ocurrió un desfase de 1 h entre el momento de la marea pleamar predicha por PREDMAR y la que ocurrió en la zona II y un desfase de 2 h entre PREDMAR y la zona I. Incluso ocurrió un desfase de 3 h entre la marea de la zona I y la zona II. El comportamiento y la magnitud de la variación de la temperatura y la salinidad de la zona II fue el mismo que en la segunda campaña de la temporada de lluvias. La temperatura en la zona I presentó los valores más altos de 15:00 h a 18:00. Posteriormente disminuyó paulatinamente. La salinidad aumentó en dos ocasiones durante el ciclo mareal en la zona I. El primer aumento ocurrió durante vaciante, alcanzando un valor aproximado de 47. Posteriormente disminuyó a 46 hasta las 23:00 h cuando descendió a 40 a las 00:00. Después, se elevó de nuevo paulatinamente a 45 a las 3:00 h (Figura 7).

En el PCA la acumulación de la variación representada por el primer (55.5%) y el segundo componente (20.9%) fue de 76.4% (Anexo 2). El primer componente se encontró principalmente asociado con las variables pH, profundidad, oxígeno disuelto y la salinidad. Las variables asociadas con el segundo componente fueron la temperatura y ORP (Anexo 3).

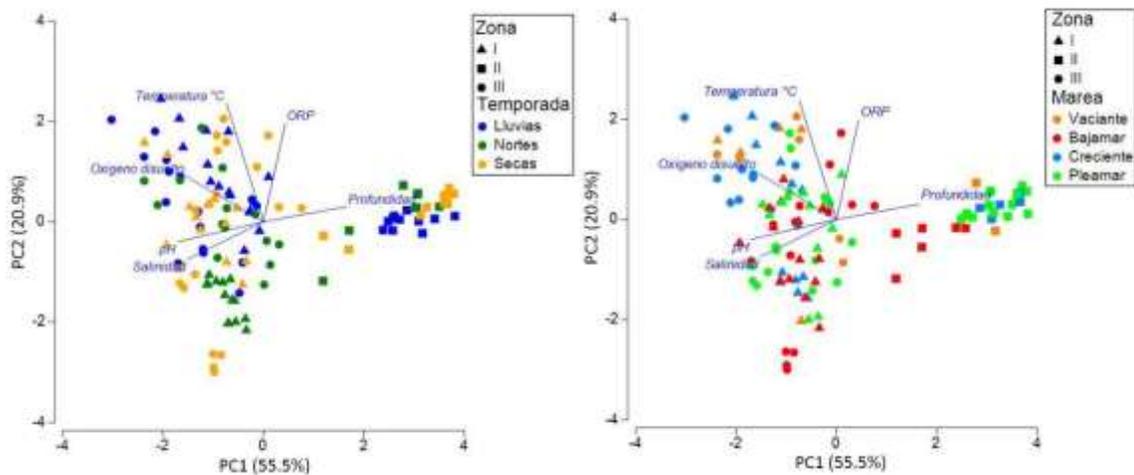


**Figura 6.** Valores de temperatura, salinidad y variación del nivel de la columna de agua en la primera campaña de la temporada secas de las estaciones Ojo y Boca. Rojo=momentos de la marea predichos por PREDMAR



**Figura 7.** Valores de temperatura, salinidad y variación del nivel de la columna de agua en la segunda campaña de la temporada secas de las estaciones Ojo y Boca. Rojo=momentos de la marea predichos por PREDMAR.

En la gráfica de ordenación del PCA se observó, debido a la distribución de las muestras, que la variación representada por el eje PC1 corresponde a la variación espacial, siendo que la zona II en promedio presenta mayores valores de profundidad (156.69 cm) y menores de pH (6.8) y salinidad (5.64) que las zonas I y III (Figura 8). Sin embargo, cuatro muestras de la zona II se aproximan a las muestras de la zona I y zona III. Dichas muestras fueron la número 63 y 83 perteneciente a la temporada climática nortes y las muestras 102 y 106 correspondientes a la temporada climática secas. Los registros de las variables hidrológicas pertenecen al momento de la marea bajamar y representan los valores máximos de salinidad, pH y oxígeno disuelto en su ciclo de marea para la estación y campaña de muestreo.



**Figura 8.** Plot de ordenación del PCA

En el eje PC2 del plot de ordenación del PCA, se representó la variación temporal de las variables hidrológicas. Por el ordenamiento de las muestras en relación con el eje PC2 se puede determinar que la amplitud de la variación de la zona II es menor a la amplitud de la variación de la zona I y zona III (Figura 8).

El análisis PERMANOVA permitió identificar que la variación temporal (analizada en las escalas correspondientes a las temporadas climáticas y al ciclo mareal) y

espacial entre las variables hidrológicas fue significativa ( $p < 0.05$ ). También, reveló que ocurrieron distintas interacciones:

- entre la temporada climática y el momento de la marea ( $Te \times Ma$ )
- entre la zona y el momento de la marea ( $Zo \times Ma$ )
- entre la campaña de muestreo de cada temporada y la zona ( $Vi(Te) \times Zo$ )
- entre la campaña de muestreo de cada temporada y el momento de la marea ( $Vi(Te) \times Ma$ )
- entre la temporada climática, la zona y el momento de la marea ( $Te \times Zo \times Ma$ )

Las anteriores interacciones pueden ser resumidas en la interacción espacio-temporal (entre las campañas de muestreo, las zonas y los momentos de marea), para la cual la interacción  $Vi(Te) \times Zo$  indica que en el patrón de variación, la influencia del mes en el que se llevó a cabo cada muestreo es diferente para cada zona de la laguna. Esta interacción es la más importante debido a que obtuvo el valor calculado de Pseudo-F más alto (16.32) (Anexo 4).

## 7. 2. Composición y estructura de la ictiofauna y su relación con las variables ambientales

En total se obtuvieron 8910 individuos pertenecientes a 11 órdenes, 27 familias, 38 géneros y 48 especies (Tabla 4). Algunos individuos del género *Eucinostomus* y un individuo del género *Prionotus* no pudieron ser identificados a nivel de especie dada su longitud total (ej. *Eucinostomus* igual o menor a 40 mm) por lo que se identificaron como *Eucinostomus* spp. y *Prionotus* sp. Debido a esto fueron retirados del análisis de distinción taxonómica pero incluidos en la descripción general.

**Tabla 4.** Lista taxonómica de peces presentes en Laguna Carbonera, su presencia por temporada climática (TC; L: lluvias, N: nortes y S: secas), su distribución espacial y categoría ecológica (CE; ME: marina eurihalina, MS: marina estenohalina, E: estuarina, D: dulceacuícola).

Orden	Familia	Especie	TC	Zona	CE
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Harengula jaguana</i> Poey, 1865	L, N, S	I, III	ME
		<i>Harengula clupeola</i> (Cuvier, 1829)	L, S	III	ME
Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus foetens</i>	L, N, S	I, III	ME

		(Linnaeus, 1766)			
Batrachoidiformes	Batrachoididae	<i>Opsanus dichrostomus</i> Collete, 2001	L	I, III	ME
Mugiliformes	Mugilidae	<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	L, N, S	I, III	ME
		<i>Mugil trichodon</i> Poey, 1875	L, N, S	I, III	ME
		<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	L, N	I	ME
Atheriniformes	Atherinopsidae	<i>Menidia colei</i> Hubbs, 1936	L, N, S	I, III	E
Beloniformes	Hemiramphidae	<i>Hyporhamphus unifasciatus</i> (Ranzani, 1841)	L, S	I, III	ME
		<i>Chriodorus atherinoides</i> Goode & Bean, 1882	L, N, S	I, III	ME
	Belonidae	<i>Strongylura timucu</i> (Walbaum, 1792)	L, N, S	I, III	ME
		<i>Strongylura notata</i> (Poey, 1860)	L, N, S	I, III	ME
Cyprinodontiformes	Fundulidae	<i>Fundulus persimilis</i> Miller, 1955	L, N, S	I, III	E
		<i>Fundulus grandissimus</i> Hubbs, 1936	S	I	E
	Cyprinodontidae	<i>Floridichthys polyommus</i> Hubbs, 1936	L, N, S	I, III	E
		<i>Cyprinodon artifrons</i> Hubbs, 1936	L, N, S	I, III	E
		<i>Garmanella pulchra</i> Hubbs, 1936	S	I	E
		<i>Poecilia velifera</i> (Regan, 1914)	L, N, S	I, II	E
Poeciliidae	<i>Poecilia mexicana</i> Steindachner, 1863	L, N, S	II	E	
	<i>Belonesox belizanus</i> Kner, 1860	L, N, S	II	E	
	<i>Pseudoxiphorus bimaculatus</i> (Heckel, 1848)	L, N, S	II	D	
		<i>Gambusia yucatana</i> Regan, 1914	L, N, G	I, II	E
Scorpaeniformes	Triglidae	<i>Prionotus scitulus</i> Jordan & Gilbert, 1882	N	I	ME

		<i>Prionotus tribulus</i> Cuvier, 1829	L, N, S	I, III	ME
		<i>Prionotus</i> sp.	L	I	-
Perciformes	Carangidae	<i>Caranx latus</i> Agassiz, 1831	L, N	I, III	ME
	Lutjanidae	<i>Lutjanus griseus</i> (Linnaeus, 1758)	L, N	I, III	ME
	Gerreidae	<i>Eucinostomus argenteus</i> Baird & Girard, 1855	L, N, S	I, III	ME
		<i>Eucinostomus gula</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	L, N, S	I, III	ME
		<i>Eucinostomus harengulus</i> Goode & Bean, 1879	L, N, S	I, III	ME
		<i>Eucinostomus</i> spp.	L, N, S	I, III	.
		<i>Eugerres brasilianus</i> (Cuvier, 1830)	L	I	ME
		<i>Gerres cinereus</i> (Walbaum, 1792)	L	I	ME
	Sparidae	<i>Archosargus rhomboidalis</i> (Linnaeus, 1758)	L, N, S	I, III	MS
		<i>Lagodon rhomboides</i> (Linnaeus, 1766)	L, N, S	I, III	ME
	Sciaenidae	<i>Cynoscion nebulosus</i> (Cuvier, 1830)	L	III	ME
	Cichlidae	<i>Parachromis friedrichsthalii</i> (Heckel, 1840)	L, N, S	II	E
		<i>Mayaheros urophthalmus</i> (Günther, 1862)	L, N, S	II	E
	Eleotridae	<i>Dormitator maculatus</i> (Bloch, 1792)	L, N, S	II	E
	Gobiidae	<i>Ctenogobius boleosoma</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	L	I	E
	Ephippidae	<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)	L	I	ME
Sphyraenidae	<i>Sphyraena barracuda</i> (Edwards, 1771)	L, N, S	I, III	MS	
Pleuronectiformes	Paralichthyidae	<i>Citharichthys macrops</i> Dresel, 1885	L	I	MS
		<i>Paralichthys albigutta</i> Jordan & Gilbert, 1882	S	I	MS
	Achiridae	<i>Achirus lineatus</i>	L, N, S	I, III	ME

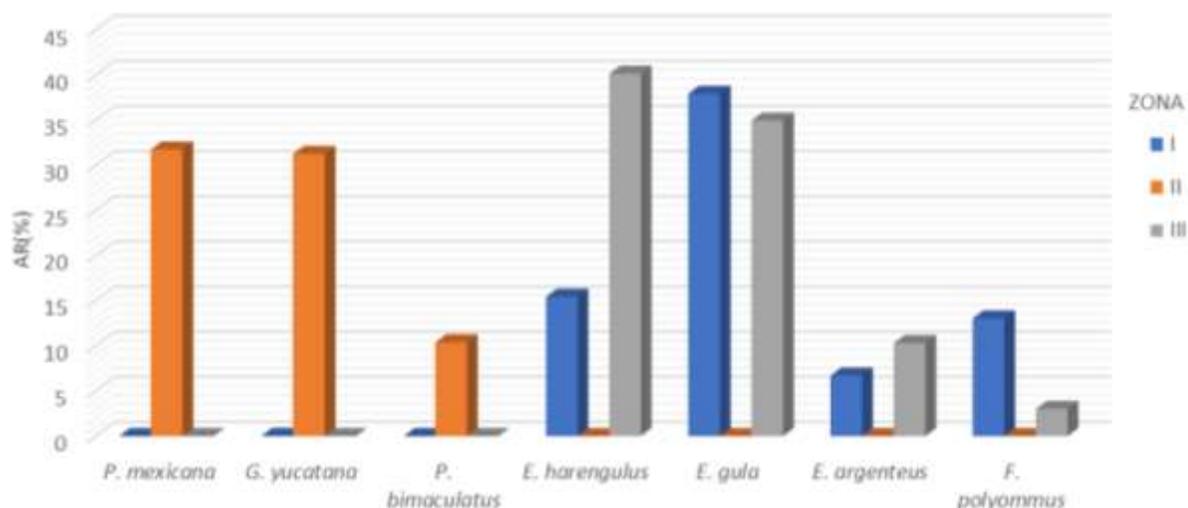
		(Linnaeus, 1758)			
	Cynoglossidae	<i>Symphurus plagiusa</i> (Linnaeus, 1766)	L, N, S	I, III	ME
	Monacanthidae	<i>Monacanthus ciliatus</i> (Mitchill, 1818)	N	III	MS
Tetraodontiformes	Tetraodontidae	<i>Sphoeroides nephelus</i> (Goode & Bean, 1882)	L, N, S	I, III	ME
		<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linnaeus, 1758)	L, N, S	I, III	ME
	Diodontidae	<i>Chilomycterus schoepfii</i> (Walbaum, 1792)	L	I	ME

A lo largo del estudio el orden con mayor número de familias fue Perciformes y la familia representada por el mayor número de géneros (4) fue Poeciliidae constituida por 5 especies. Los géneros representados por el mayor número de especies fueron *Eucinostomus* y *Mugil* con 3 especies cada uno (ignorando *Eucinostomus* sp. debido a que no fueron identificados a nivel de especie). En cuanto a la abundancia relativa numérica (AR%), las especies más abundantes fueron *E. gula*, *E. harengulus*, *E. argenteus* y *F. polyommus* con 32.14%, 25.34%, 7.63% y 6.79% respectivamente y que en conjunto representaron el 71.90%.

Temporalmente, la temporada climática con mayor porcentaje de especímenes capturados en relación con el total, fue secas (46.69%) y la de menor correspondió a nortes (10.28%). A pesar de su alto porcentaje de captura, secas fué la temporada climática con el menor número de familias (20). Sin embargo, Nortes presentó la menor cantidad de especies (35) y únicamente en esta temporada se capturó la familia Monacanthidae. Durante *lluvias* se capturó el mayor número de familias (26), de especies (45) y se registraron representantes de las familias Batrachoididae, Diodontidae, Gobidae y Sciaenidae (Tabla 4). Según la abundancia relativa numérica de cada temporada climática en *lluvias* las especies más abundantes fueron *E. gula* y *E. harengulus* con valores de 49.00% y 18.75%, mientras que en *nortes* ambas especies contribuyeron con el 23.90% (AR%). En la temporada climática secas las especies más abundantes con relación a la AR% fueron *E. harengulus* (31.73%), *E. gula* (18.4%) y *F. polyommus* (10.43%).

Espacialmente, la zona III obtuvo el mayor porcentaje de individuos capturados en relación con el total capturado (47.28%). Sin embargo, fue la zona I en la que se capturó el mayor número de especies (40) y familias (22). La zona II presentó el menor porcentaje de individuos capturados en relación con el total (11.56%), la menor cantidad de familias (3) y de especies (8) además únicamente comparte la familia Poeciliidae con la zona I. Las familias Diodontidae, Ehippidae, Gobiidae y Poeciliidae se encontraron en la zona I, pero estuvieron ausentes en la zona III. Las familias Batracoididae, Monacanthidae y Sciaenidae fueron exclusivas de la zona III.

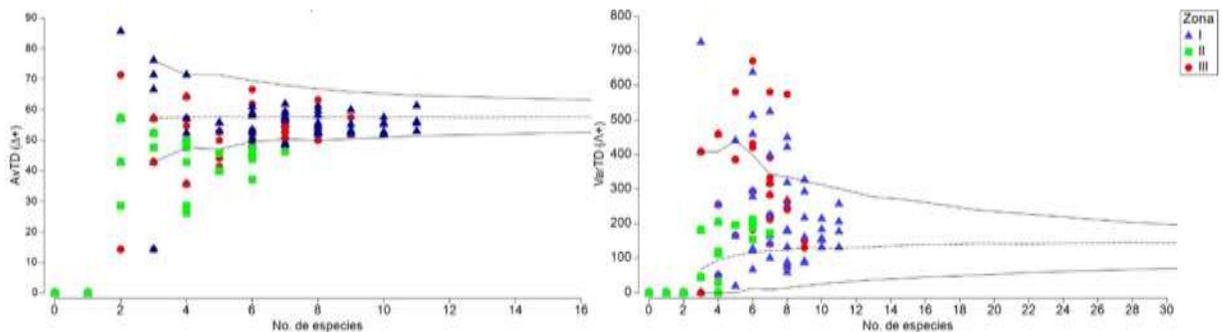
En la zona I, *E. gula*, *E. harengulus*, *F. polyommus* y *E. argenteus* representaron más del 70% de AR, con 37.93%, 15.43%, 13.03% y 6.70% respectivamente. En la zona II las especies con más de 10% de AR% fueron *P. mexicana* (31.74%), *G. yucatanana* (31.26%), *Pseudoxiphorus bimaculatus* (10.39%) y *M. urophthalmus* (10.29%). Las especies que representaron más del 70% de la AR% de la zona III fueron *E. harengulus*, *E. gula* con 40.16% y 34.96% respectivamente (Figura 9).



**Figura 9.** Variación de la abundancia relativa (AR(%)) de las principales especies de peces en relación con la zonación espacial de la laguna La Carbonera.

El gráfico funnel creado con AvTD esperada y los coeficientes de AvTD ( $\Delta^+$ ) calculados para cada muestra (Figura 10), permite mostrar que la zona II presentó un patrón de distribución de las muestras distinto al de la zona I y zona III, siendo

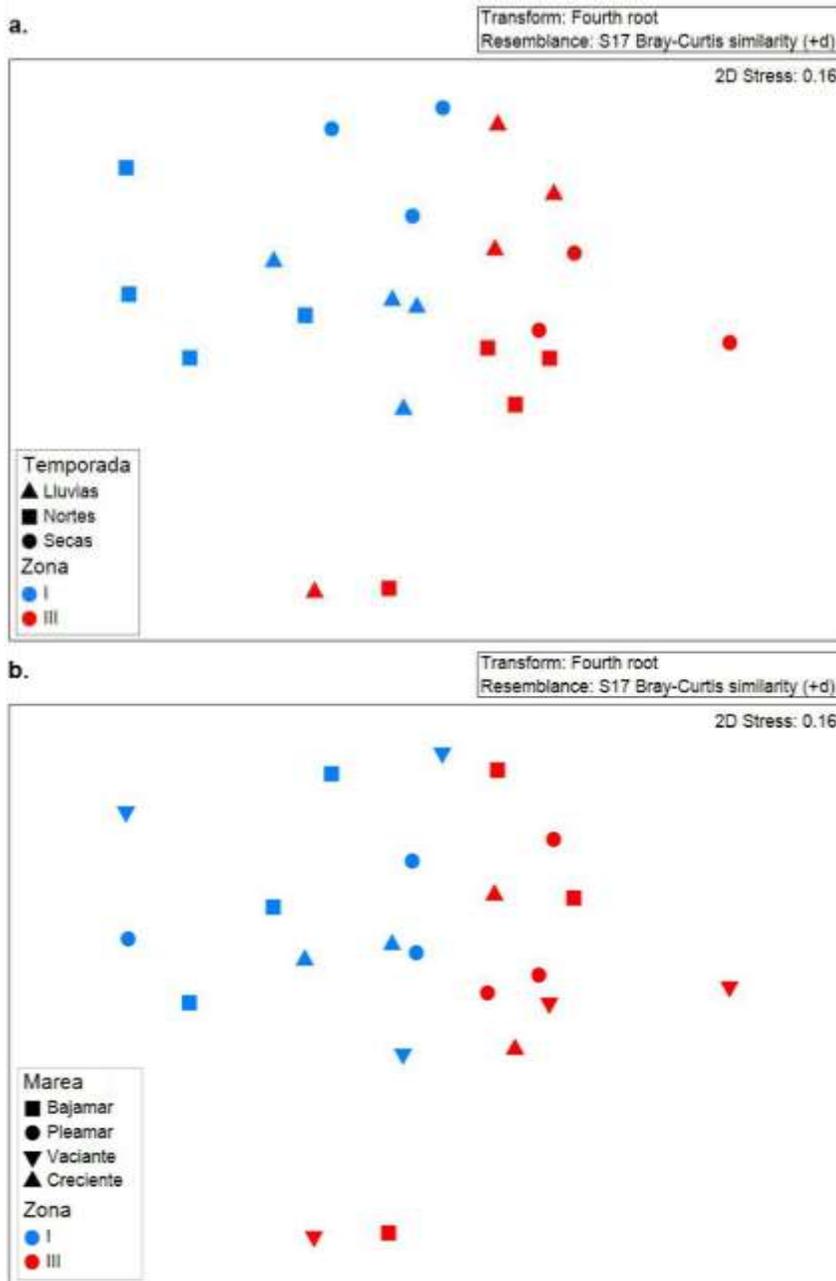
que más de la mitad (61.54%) de las muestras de dicha zona cayeron debajo del límite inferior del intervalo al 95% de confianza indicando que se desvían significativamente de la AvTD esperada, por lo cual se decidió el diseño PERMANOVA anteriormente detallado. Especialmente no se observó un patrón que permita diferenciar la composición de la ictiofauna entre la zona I y zona III. Asimismo, no fue posible observar ningún patrón temporal (Anexo 5).



**Figura 10.** Distinción taxonómica (análisis espacial). Gráfico Funnel (AvTD esperada: línea discontinua e intervalos de confianza al 95%: línea continua) del índice de distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ) y la variación de la distinción taxonómica ( $\Lambda^+$ ). a:  $\Delta^+$  y b:  $\Lambda^+$

El análisis PERMANOVA 1 mostró que, a pesar de no haber diferencias en la composición de la ictiofauna encontrada entre la zona I y zona III, existen diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en relación con su estructura (distribución de la abundancia). También demostró que existe interacción espacio-temporal (entre las visitas anidadas en las temporadas climáticas correspondientes, las estaciones anidadas en las zonas indicadas y los momentos de la marea,  $V_i(T_e) \times E_s(Z_o) \times M_a$ ) (Anexo 6). Dichos resultados se encuentran reflejados en la gráfica del análisis nMDS, en la que se aprecia la interacción espaciotemporal dado que se puede observar principalmente el ordenamiento espacial de los centroides y dentro de cada zona un

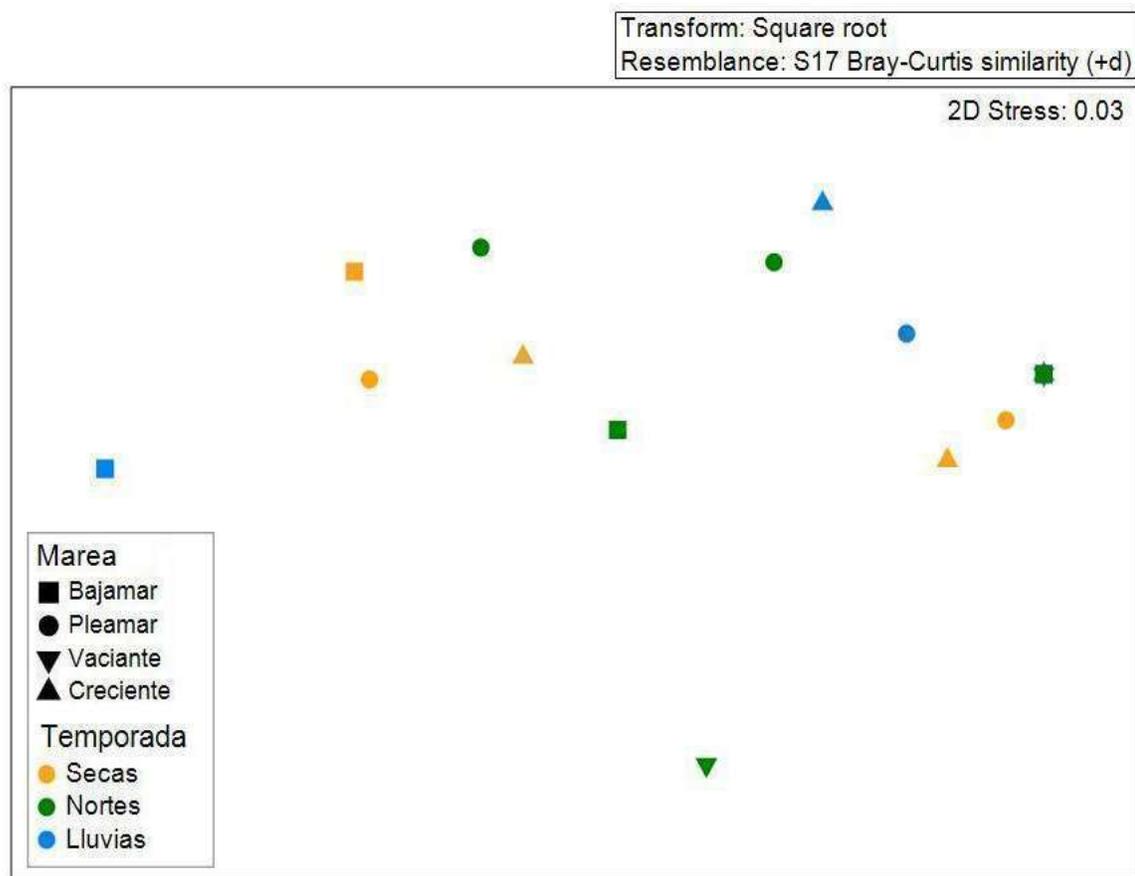
orden por temporada climática (Figura 11a) y por momento de la marea (Figura 11b).



**Figura 11.** Gráfica nMDS de los centroides de la matriz de distancias Bray-Curtis que incluye los datos de la zona I y zona III. a: Interacción entre las zonas y las temporadas climáticas y b: Interacción entre las zonas y los momentos de las mareas.

En la zona II los resultados del análisis PERMANOVA 2 mostraron que ocurrió interacción significativa entre la temporada climática y los momentos de la marea (TExMA) (Anexo 7).

La gráfica del análisis nMDS (Figura 12) ilustró la variación expuesta en el análisis PERMANOVA 2 y la interacción entre la temporada climática y la marea.



**Figura 12.** Gráfica nMDS de los centroides de la matriz de distancias Bray-Curtis que incluye los datos de la zona II.

El análisis BEST identificó que las especies claves que intervienen en la estructuración de la ictiofauna de LC fueron *E. gula*, *E. harengulus*, *F. polyommus*, *S. testudineus*, *E. argenteus*, *A. lineatus*, *P. tribulus* y *F. persimilis*. Las cuales pertenecen a las familias Gerreidae, Cyprinodontidae, Achiridae, Triglidae y Fundulidae. El análisis indica que de las variables medidas, el pH y la profundidad

(Anexo 8) son las que muestran los valores significativos de correlación con los patrones espaciales observados.

## **8. Discusión**

### **8. 1. Variables ambientales**

La zona con el afloramiento de agua subterránea (zona II) presentó menor variabilidad temporal respecto a la temperatura y salinidad, que la zona de la boca (zona I). La estabilidad de la temperatura es el reflejo de la constante descarga de agua subterránea a la laguna (Marín Coria, 2016). Por otra parte, la variación temporal en la temperatura en las zonas I y III coincide con lo reportado por Marín-Coria (2016), la cual es debido a la influencia atmosférica (principalmente con radiación solar), en donde la variación más importante se encontró sincronizada con el ciclo día-noche. No obstante, en ocasiones se detectó intrusión salina y aumento de la temperatura en la zona II, tal y como lo ha reportó anteriormente Marín-Coria (2016). En el presente estudio se logró determinar que las intrusiones salinas ocurrieron durante bajamar en mareas de sicigia. Lo anterior permite resaltar la importancia de la variación del nivel del agua ocasionada por la marea que repercute en los diferenciales de presión hidráulica océano-acuífero. Esto, aunado al gradiente de densidad que se establece entre el océano y el acuífero determina si el agua subterránea fluye a la laguna o si el agua de la laguna ingresa al acuífero (Parra *et al.*, 2016).

La gráfica de ordenación del PCA reflejó la compleja hidrodinámica que ocurre en la LC como producto de las interacciones entre varias variables tanto en el espacio como en el tiempo, como se refleja en el análisis de PERMANOVA. A diferencia de los resultados de Jerónimo *et al.* (2012) y Marín-Coria (2016), en este estudio se identificaron dos zonas con variables hidrológicas significativamente distintas en la parte occidental de LC. Esto permitió agrupar las zonas I y III (zona I-III) que se separa de la zona II, haciendo evidente el gradiente estuarino anteriormente mencionado por Jerónimo *et al.* (2012), pero con una distribución espacial distinta.

El gradiente de salinidad se genera por la influencia de la conexión con el Golfo de México y la descarga de agua subterránea a la LC (Marín-Coria, 2016). Así mismo, la distribución de las muestras en la gráfica de ordenación del PCA, permite observar el efecto del cambio en el nivel del agua producido por la marea en la presión hidráulica océano-acuífero. Esta diferencia de presión provoca que, durante el momento de la marea bajamar, en algunas ocasiones, las variables hidrológicas de la zona II se asemejen al resto de la laguna. Se elevan los valores de salinidad y oxígeno disuelto, lo cual se refleja en los valores de las 4 muestras registradas durante bajamar de la zona II, mismos que se asemejan a los valores característicos registrados en la zona I-III.

La importancia del registro de la intrusión de agua salina al acuífero conocido como acuífero Península de Yucatán (CONAGUA, 2018) radica en que es la principal fuente de abastecimiento de agua para la población del estado de Yucatán. Sin embargo, la calidad del agua se encuentra amenazada por la contaminación ya sea antropogénica o natural (González-Herrera *et al.*, 2018) y, justamente, una de las fuentes de contaminación natural es la intrusión salina que depende en gran medida de la presión hidráulica océano-acuífero. Por ello, la contaminación debida a la presencia de masas de agua con altas concentraciones de sales podría agravarse si el volumen de agua extraída del acuífero sobrepasa los valores de recarga de este. Si bien el acuífero Península de Yucatán no se encuentra catalogado como sobreexplotado (CONAGUA, 2018), Albornoz-Euan y González-Herrera (2017) proyectan que la recarga del acuífero a futuro podría disminuir poco más del 50% debido al aumento de la temperatura atmosférica y a la variación en los patrones de precipitación producto del cambio climático. De mantenerse las tendencias en los volúmenes de agua que son extraídos del acuífero se provocará que ésta exceda los valores de recarga.

### **8. 3. Ictiofauna y su relación con las variables ambientales**

El 8% de la totalidad de las especies encontradas en el presente estudio representaron el 71.9% de la abundancia relativa. *Eucinostomus gula*, *E. argenteus* y *Floridichthys polyommus* han sido señaladas anteriormente como organismos de

presencia permanente de LC, mientras que *E. harengulus* como frecuente (Gallardo *et al.*, 2012).

Es posible que la diferencia de la riqueza de especies entre el presente estudio (48) y la riqueza reportada por Gallardo *et al.* (2012) (60) sea ocasionada por diferencias en factores como esfuerzo de muestreo, áreas de muestreo y características de la red. Ello ocasiona diferencias en la resolución del muestreo y dificulta que en las capturas estén representadas especies de menor abundancia que son las que causan las diferencias. Por ejemplo, en este trabajo no se capturaron los Myliobatiformes como *Dasyatis americana*, *Himantura schmardae*, *Gymnura micrura* y *Aetobatus narini*. Asimismo, *C. artifrons* suele mostrar preferencia por los ambientes hiperhalinos, en donde es posible encontrarla en altas densidades (Peralta-Meixueiro & Vega-Cendejas, 2011). Sus bajos valores de abundancia relativa pueden atribuirse a que no se realizaron muestreos en la zona hiperhalina de LC por lo que, en este trabajo, no puede ser definida como una especie altamente abundante.

La ictiofauna de LC se encontró caracterizada por unas pocas especies dominantes, al igual que las lagunas costeras del resto del estado de Yucatán (Vega-Cendejas & Hernández de Santillana, 2015); especies tales como *E. gula*, *S. testudineus*, *E. argenteus* han sido registradas como dominantes en la laguna de Celestún y Chelem (Arceo-Carranza *et al.*, 2013; Vega-Cendejas & Hernández de Santillana, 2015); *F. polyommus*, *E. harengulus*, *A. lineatus* en la laguna de Ría Lagartos (Peralta-Meixueiro & Vega-Cendejas, 2011) y *F. persimilis* en “Bocas de Dzilam” (Arceo-Carranza & Vega-Cendejas, 2009). Este trabajo muestra que LC es la única laguna de la costa del estado de Yucatán en la cual *P. tribulus* fue parte de la ictiofauna dominante por lo que se sugiere que utiliza la laguna como sitio de crianza. A pesar de que no se realizaron mediciones morfométricas de los ejemplares, sus tallas no rebasaban los 100 mm y muy probablemente la mayoría corresponde a individuos juveniles ya que las tallas de los individuos maduros reportadas por Hoff (1992) son de 85 a 140 mm.

El patrón espacial y temporal de la composición íctica es el reflejo de la naturaleza eurihalina de las especies que la conforman. Sin embargo, no se trata de un sistema homogéneo y, muestra de ello, son las variaciones espacio-temporales de la distribución de la abundancia, que es un indicador de la estructura de la comunidad. Las interacciones significativas entre los componentes espaciales (zonas) y temporales (momentos de marea, temporadas climáticas) muestran la compleja dinámica íctica que ocurre en la laguna. Si bien las mismas especies se encuentran presentes en la mayor parte de la laguna, los requerimientos de hábitat que tienen para satisfacer necesidades alimentarias y de refugio particulares pueden variar. La variabilidad temporal, en cambio, se relaciona comúnmente con pulsos reproductivos (Machado & Araujo, 2003). Esto puede apreciarse de manera especial en la alta abundancia de las especies *Fundulus persimilis* y *Floridichthys polyommus* en la zona I, en la que se realizaron muestreos en sitios cercanos a vegetación dominada por manglares que les provee refugio ante depredadores. En este hábitat se encuentran también sus principales recursos alimenticios (Nagelkerken *et al.*, 2008): detritus, microcrustáceos, insectos, fitoplancton y macrófitas (Poot *et al.*, 2005; Arceo-Carranza *et al.*, 2019). Temporalmente, los picos de abundancia de estas especies coincidieron con el desove que ocurre en las temporadas *secas* y *nortes* (febrero) (Arceo-Carranza & Vega-Cendejas, 2009; Hernández-Canseco, 2012), el mismo fenómeno se observó en *Sphoeroides testudineus* del cual se registró baja abundancia en la temporada *nortes* por que migra a la costa para desovar (Tzeek-Tuz, 2013)

Estudios tróficos han determinado que *E. gula*, *E. harengulus* y *E. argenteus* comparten las mismas presas (tanaidáceos, anélidos, anfípodos y detritus) a lo largo de su ciclo de vida, pero en distintas proporciones y frecuencia entre especies así como entre sus tallas (Chi-Espínola *et al.*, 2018). Asimismo, no se ha encontrado una clara asociación entre la presencia de estas especies y algún tipo de hábitat en particular, como vegetación sumergida o fondos arenosos (Arceo-Carranza *et al.*, 2013). Estas observaciones son consistentes con los resultados de este trabajo en el sentido que las variaciones espaciales y temporales de la abundancia de estas especies se encuentran determinadas por la salinidad y la profundidad. Por esa

razón, la abundancia relativa de *E. gula* fue, en términos generales, similar en las zonas I y III. Durante la estación climática *lluvias* fue la especie más abundante en la zona III al decrecer la salinidad.

En contraste, los resultados sugieren que *E. harengulus* parece tener mayor tolerancia a niveles altos de salinidad debido a que fue más abundante durante la estación climática *seca* tanto en la zona I como en la zona III y presentó mayor afinidad a esta última, que es más somera.

*E. argenteus* prefirió la zona III sin importar la precipitación y se encontró en la zona I con mayor abundancia en la temporada *secas*. Un patrón similar de distribución espacial generado por la salinidad se reportó para la laguna de Ría Lagartos (Vega-Cendejas & Hernández de Santillana, 2004; Peralta-Meixueiro & Vega-Cendejas, 2011).

*Achirus lineatus* y *Prionotus tribulus* fueron más abundantes en la zona III durante *secas*, cuando se presentan los valores más altos de salinidad. *Prionotus tribulus* probablemente utiliza la laguna como sitio de crianza por lo que su variación temporal se le atribuye a su periodo reproductivo.

El efecto potencial que tuvo la marea en las variables ambientales varió en función de la campaña de muestreo anidada en la temporada climática mientras que el efecto potencial de la marea en la estructura de la ictiofauna que habita en el manantial de LC (zona II) varió con la temporada climática. Posiblemente la interacción ambiental se encuentre relacionada principalmente con la precipitación debido a que se observó que, de los meses muestreados, en los de menor precipitación (Red Universitaria de Observatorios Atmosféricos, 2019) ocurrió intrusión salina, se elevó el oxígeno disuelto y la amplitud de la marea fue mayor. Así mismo, el oxígeno disuelto y la salinidad son las variables que restringen el uso de este hábitat debido a que durante la campaña de muestreo *Lluvias 1* las variables ambientales, con excepción de la profundidad, se mantuvieron constantes durante el ciclo mareal y se registró salinidad baja (1.6) (como en otros ciclos mareales), por lo que la ausencia de peces se relaciona con el evento de anoxia (0.1 mg/l) que ocurrió durante dicho muestreo. Sin embargo, durante *nortes* se registró bajo

número de especies (4: *Poecilia mexicana*, *Gambusia yucatanana*, *Mayaheros urophthalmus* y *Belonesox belizanus*) con bajas abundancias durante las intrusiones salinas a pesar del alto valor de oxígeno disuelto y a que *Dormitator maculatus* y *Poecilia velifera* también son especies eurihalinas (Nordlie & Haney, 1993; Stauffer & Boltz, 1994; Schmitther-Soto, 2016; Castillo-Torres *et al.*, 2017; Chávez-López & Rocha-Ramírez, 2018). Se sugiere que dicha variación se debe a uno o más factores no medidos relacionados con el ciclo nictimeral, hábitos alimenticios, la ontogenia o la conducta (Winemiller, 1989; Arceo-Carranza *et al.*, 2013; Castillo-Rivera *et al.*, 20015, Cordova-Tapia *et al.*, 2017). Los factores que influyen en la tolerancia de las especies a las condiciones anóxicas son el sexo, estado de desarrollo, estado de salud (parasitismo), la temperatura y la salinidad (Vernberg & Vernberg, 1972). Sin embargo, esto no puede discutirse con los datos recabados en el presente trabajo, debido a la estabilidad de la temperatura y al comportamiento similar de la salinidad y el oxígeno disuelto.

## 9. Conclusiones

- La marea es una de las fuerzas que ocasiona el flujo y reflujo de las masas de agua de LC y por consiguiente influye en la distribución de las masas de agua. Por lo tanto, a una escala temporal corta (ciclos de 24 horas), determina la magnitud de las variables fisicoquímicas (como temperatura, salinidad y concentración de oxígeno disuelto) del agua y cambios en la profundidad. En cambio, las condiciones que impone el ciclo estacional (temporadas climáticas) sobre los patrones de precipitación, velocidad del viento y de intensidad y duración de la radiación solar, determinan la amplitud de las variaciones en escalas temporales más grandes. En conjunto, la marea y las temporadas climáticas generan un gradiente estuarino inverso, caracterizado por condiciones marinas en la boca e hipersalinas en las secciones más continentales de la laguna. En cambio, en los sitios cercanos al manantial del que emana el agua del manto subterráneo se presentan condiciones particulares, como la anoxia.

- Durante la bajamar en mareas de sicigia ocurren intrusiones salinas al acuífero debido a las variaciones en el nivel del agua que modifican los diferenciales de presión hidráulica entre el océano y el acuífero.
- Los resultados muestran que la estructura de la comunidad de peces presentes en la laguna es resultado de una interacción significativa entre las condiciones que imponen las temporadas climáticas y los momentos de la marea.
- Al igual que ocurre en otras lagunas costeras del litoral de Yucatán, la ictiofauna de la Carbonera se caracteriza por tener pocas especies dominantes. Sin embargo, esta es la única laguna de la región en la que se encontró a *Prionotus tribulus* como parte de la ictiofauna dominante. Los ejemplares obtenidos fueron juveniles por lo que esta especie podría utilizar la laguna como sitio de crianza.
- El gradiente estuarino no limita el movimiento de las especies de peces eurihalinos presentes en la Carbonera, pero sí influye en su abundancia como resultado de interacciones significativas entre los componentes espaciales (zonas) y temporales (momentos de marea, temporadas climáticas). Esto es particularmente notorio en aquellas especies que hacen uso de los mismos recursos y, a pesar de ser eurihalinas, las características del ambiente definido por el intervalo de valores de salinidad en el que fueron más abundantes, es distinto para cada una de ellas.
- Debe existir otro conjunto de factores que influyen en la distribución espacial y temporal (en la escala estacional) de las especies de peces. Entre ellos, pueden mencionarse la biología reproductiva, los hábitos alimentarios y la presencia de estructuras de refugio. En este estudio no fue posible determinar si la marea tiene un efecto directo o indirecto en las variaciones temporales de pequeña escala (ciclo de 24 horas) de la estructura de la ictiofauna de la Carbonera. La búsqueda de refugio o de alimento influye en la abundancia de algunas especies ya que sus movimientos se limitan a los periodos de baja o nula iluminación con el propósito de evitar la depredación.

## 10. Literatura citada

Aguirre-León, A., Pérez-Ponce, H. E. & Díaz-Ruiz, S. (2014). Heterogeneidad ambiental y su relación con la diversidad y abundancia de la comunidad de peces en un sistema costero del Golfo de México. *Revista de Biología Tropical*, 62: 145-163.

Albornoz-Euán, B. S. I. & González-Herrera R. A. (2017). Vulnerabilidad a la contaminación del acuífero yucateco bajo escenarios de cambio climático. *Ecosist. Recur. Agropec.*, 4(11): 275-286.

Allen, D. M., Ogburn-Matthews, V. & Kenny, P. D. (2017). Nekton Use of Flooded Salt Marsh and an Assessment of Intertidal Creek Pools as Low-Tide Refuges. *Estuaries and Coast*, 40. DOI:10.1007/s12237-017-0231-4

Anderson, M. J. (ed.) (2017). "Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA)", in *Wily StatsRef: Statistics Reference Online*, (Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Ltd). DOI: 10.1002/9781118445112.stat07841

Arceo-Carranza, D. & Vega-Cendejas, M. E. (2009). Spatial and temporal characterization of fish assemblages in a tropical coastal system influenced by freshwater inputs: northwestern Yucatan Peninsula. *Revista de Biología Tropical*, 75(1-2): 141-157.

Arceo-Carranza, D., Vega-Cendejas, M. E. & Hernández de S. M. (2013). Day and night trophic variations of dominant fish species in a lagoon influenced by freshwater seeps. *Journal of Fish Biology*, 82: 54-68. DOI:10.1111/j.1095-8649.2012.03463.x

Arceo-Carranza, D., Hernández-Mendoza, L. & Chiappa-Carrara, X. (2019). Análisis trófico de peces estuarinos en un manglar en restauración en el sureste mexicano. Martha Molino Moreira (Comp.) Primer Congreso Manglares de América, Guayaquil, Ecuador.

Batllori-Sampedro, E., González-Piedra, J. I., Díaz-Sosa, J. & Febles-Patrón, J. L. (2006). Hydrological characterization of the Yucatan's northwest coastal region, Mexico. *Investigaciones geográficas*, 59: 74-92.

Bonilla-Gómez, J.L., Badillo, M., Tzeek, J., López-Rocha, J. & Chiappa-Carrara, X. (2011). Size, age, growth and mortality of *Lagodon rhomboides* (Pisces: Sparidae)

in a tropical coastal lagoon in northwestern of Yucatan, Mexico. *Revista de Ciencias Marinas y Costeras*, 3: 99-109.

Bonilla-Gómez, J.L. & Chiappa-Carrara, X. (2012a). Efectos ambientales en peces costeros lagunares de Yucatán, México: Un enfoque del análisis espaciotemporal utilizando métodos multidimensionales. Editorial Académica Española, España. 60p. (ISBN: 978-3-659-06270-4).

Bonilla-Gómez, J.L., Tzeek-Tuz, J., Badillo, M. & Chiappa-Carrara, X. (2012b). Growth and mortality of *Sphoeroides testudineus* in a tropical coastal lagoon in northwestern Yucatan Peninsula. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(4): 1237-1240.

Bonilla-Gómez, J.L., Badillo, M., López, K., Gallardo, A., Galindo C., Arceo-Carranza, D. & Chiappa-Carrara, X. (2013a). Environmental influences on the abundance of dominant fishes in a very shallow, small coastal lagoon (Yucatan, Mexico). *Journal of Marine Science Research and Development*, 3: 118. doi:10.4172/2155-9910.1000118

Bonilla-Gómez, J.L., Badillo-Alemán, M., Gallardo-Torres, A. & Chiappa-Carrara, X. (2013b). Temporal variation, growth and natural mortality of two species of mojarras (Perciformes: Gerreidae) from a tropical coastal lagoon: La Carbonera, Yucatan, Mexico. *Revista de Ciencias Marinas y Costeras*, 5: 57-67.

Bonilla-Gómez, J. L., Badillo-Alemán, M., Gallardo-Torres, A. & Chiappa-Carrara, X. (2014a). Length-weight relationship, parameters of growth and mortality for the hardhead halfbeak *Chriodorus atherinoides* Goode & Bean, 1882 (Beloniformes: Hemiramphidae) from Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 30: 208-209.

Bonilla-Gómez, J.L., Ramírez-Rojas, A., Badillo-Alemán, M. & Chiappa-Carrara, X. (2014b). A new record of *Lagodon rhomboides* (Pisciformes: Sparidae) as a host of *Cymothoa excisa* (Isopoda: Cymothoidae) in the northwestern coast of the Yucatan Peninsula. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(2): 633-637.

Brown, E., Colling, A., Park, D., Philips, J., Rothery, D., & Wringht, J. (1999). *Waves, tides and shallow-water processes*. The Open University. Butterworth-Heinemann. Second Edition. United Kingdom. 226 p.

- Carmona-Escalante, A., Guadarrama, P., Ramos-Zapata, J., Castillo-Argüero, S. & Montaña, N. M. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi associated with coastal vegetation in Chuburna, Yucatan, Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 16: 431-443.
- Castellanos-Galindo, G. A. & Krumme, U. (2015). Tides, Salinity, and Biogeography Affect Fish Assemblage Structure and Function in Macrotidal Mangroves of the Neotropics. *Ecosystems*, 18: 1165. DOI: 10.1007/s10021-015-9887-4
- Castillo-Torres, A. P., Martínez-Meyer, E., Córdova-Tapia, F. & Zambrano L. (2017). Potential distribution of native freshwater fish in Tabasco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 415-424.
- Castilo-Rivera, M., Zárate R. & Ortiz. S. (2005). Variación nictímera y estacional de la abundancia, riqueza y especies dominantes de peces, en un ambiente salobre de sustrato blando. *Hidrobiológica*, 15(2 Especial): 227-238.
- Castro-Aguirre, J. L. (1982). Los peces de las lagunas Oriental y Occidental, Oaxaca. México, y sus relaciones con la temperatura y salinidad. II. Análisis multifactorial. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (IPN, México)*, 26: 85-100.
- Castro-Aguirre, J. L. Espinoza, H & Schmitter-Soto, J. (1999). Ictiofauna estuarino lagunar y vicaria de México. Colección Textos Politécnicos. Serie Biotecnologías. Ed. Limusa, México
- Chávez-López, R. & Rocha-Ramírez, A. (2018). Report of *Poecilia mexicana* in a fish assemblage from a Gulf of Mexico blind estuary. *Poeciliid Research*, 8: 6-12.
- Clarke, K., R. & Warwick, R., M. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35: 523-531.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., Somerfield, P.J. & Warwick, R.M. (2014). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 3rd edition. PRIMER-E: Plymouth
- Córdova-Tapia, F., Hernández-Marroquín, V., & Zambrano, L. (2017). The role of environmental filtering in the functional structure of fish communities in tropical wetlands. *Ecology of Freshwater Fish*, 27(2): 522–532. DOI:10.1111/eff.12366

CONAGUA (2018). Subdirección General de Administración del Agua, Gerencia de Planificación Hídrica. Sistema Nacional de Información del Agua (SINA) <http://sina.conagua.gob.mx/sina/>. Sitio web accedido el [13/05/2020].

Díaz-Ruiz, S., Aguirre-León, A., Mendoza-Sánchez, A. & Lara-Domínguez, A. L. (2018). *Revista de Biología Tropical*, 66(1): 246-265. DOI: 10.15517/rbt.v66i1.28495

Farreras, S. (2006). Hidrodinámica de lagunas costeras. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. México. 193 p.

Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J., Van Buskirk, J., y McCollum, S. A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *The American Naturalist*, 147(2): 282-286.

Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds) (2019). Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Versión electrónica consultada el 30 sep 2019.

Gallardo-Torres, A., Badillo-Aléman, M., Galindo-de Santiago, C., Loera-Pérez, J., Rioja-Nieto, R., Chiappa-Carrara, X. (2012). Listado taxonómico de los peces de la laguna boca de la Carbonera, Yucatán: un primer paso para el manejo y evaluación de los recursos costeros del norte de Yucatán. *En: Sánchez, A. J., Chiappa-Carrara, X & Brito-Pérez, R (eds). Recursos acuáticos del sureste vol. II (pp. 270-288)*. Fondo mixto – CONACYT – Gobierno del estado de Yucatán. ISBN 978-607-9060-08-4.

Gallardo-Torres, A., Badillo-Alemán, M., Rivera-Félix, V., Rubio-Molina, J., Galindo de Santiago, C., Loera-Pérez., y otros. (2014). *Catálogo de peces de la costa norte de Yucatán*. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Mixto CONACYT, Mérida, Yucatán.

González-Herrera, R. A., Arborno-Euán, B. S. I., Sánchez-Pinto, I. A., Osorio-Rodríguez, J. A. (2018). El acuífero yucateco: Análisis del riesgo de contaminación con apoyo de un sistema de información geográfica. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 34(4): 667-683. DOI: 10.20937/RICA.2018.34.04.09

González-Sansón, G., Aguilar-Betancourt, C., Kosonoy-Aceves, D., Lucano-Ramírez, G., Ruiz-Ramírez, S. & Flores-Ortega, J. (2016). Variaciones espaciales y temporales de la abundancia de peces juveniles en la laguna costera Barra de

Navidad, Jalisco, México: Efectos del huracán Jova. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51(1): 123-136.

Guadarrama, P., Salinas-Peba, L., Chiappa-Carrara, X. & Ramos-Zapata, J. A. (2018). Florística, composición y estructura de las comunidades vegetales de la porción occidental de la Reserva Estatal Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (89): 784-805.

Gutiérrez-Oliva, H. (2012). Caracterización morfométrica del género *Eucinostomus* Baird and Girard en Baird, 1855 (Percoidei:Gerreidae) en la Carbonera, Yucatán. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 96 pp.

Hernández-Canseco, J. (2012). Ecología de la reproducción del bolín yucateco *Floridichthys polyommus* (Hubbs, 1936) en el sistema lagunar La Carbonera, Yucatán. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

Herrera-Silveira, J. A. (1994). Nutrients from underground water discharges in a coastal lagoon (Celestun, Yucatan, Mexico). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25: 1398-1401

Herrera-Silveira, J.A. & Ramírez-Ramírez, J. (1998). Salinity and nutrients in the coastal lagoons of Yucatan, Mexico, *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 26(3): 1473-1478, DOI: 10.1080/03680770.1995.11900971

Hicks, S. D. (1999). Tide and Current Glossary. National Ocean Service. US. 28 pp.

Hoff, J. G. Jr. (1992). "Comparative biology and population dynamics of searobins (genus *Prionotus*) with emphasis on populations in the northwestern Gulf of Mexico". (Tesis Doctoral). College of William and Mary – Virginia Institute of Marine Science. Virginia, EE. UU. DOI:10.25773/v5-c67f-dt79

Jerónimo, G., Gómez-Valdés, J., Badillo, M., López-Aguilar, K., Galindo, C., Gallardo, A., Loera, J., Arroyo-Pedraza, L. & Chiappa-Carrara, X. 2012. Variación estacional de temperatura y salinidad en la laguna la Carbonera, Yucatán, 2009-2010. *En: Sánchez, A. J., Chiappa-Carrara, X & Brito-Pérez, R (eds). Recursos acuáticos del sureste vol. II* (pp. 71-88). Fondo mixto – CONACYT – Gobierno del estado de Yucatán. ISBN 978-607-9060-08-4.

Kjerfve, B. 1994. Coastal lagoons. En: Kjerfve, B. (ed). *Coastal Lagoon Processes* (pp. 1-8) Elsevier Oceanography Series, 60.

Lankford, R. R. (1977). Coastal lagoons of Mexico: their origin and classification. *Estuarine processes*, 2: 182-215.

Marin-Coria, E. J. (2016). "Modelación de la hidrodinámica de un sistema lagunar en humedal costero con descargas de agua subterránea (DAS) y su relación con la distribución de algunas especies de ictiofauna ". (Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México – Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología. Yucatán, México.

Medina-Gómez, I., Kjerfve, B., Mariño I., & Herrera-Silveira, J. (2014). Sources of salinity variation in a coastal lagoon in a karst landscape. *Estuaries Coast*, 37:1329-1342. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9774-9>.

Miranda, J. R., Mouillot, D., Hernandez, D. F., Lopez, A. S., Chi, T.D., & Perez, L. A. (2005). Changes in four complementary facets of fish diversity in a tropical coastal lagoon after 18 years: a functional interpretation. *Marine Ecology Progress Series*, 304: 1-13.

Nagelkerken, I., Blaber, S. J. M., Bouillon, S., Green, P., Haywood, M., Kirton, L. G., Meynecke, J. O., Pawlik J. & Penrose H. M. (2008). The habitat Function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquatic Botany*, 89: 155-185

Nelson, J. 2006. *Fishes of the world*. 4ta ed. John Wiley and Sons. USA. 601 p.

Nordlie, F. G. & Haney, D. C. (1993). Euryhaline adaptations in the fat sleeper, *Dormitator maculatus*. *Journal of Fish Biology*, 43: 433-439

Parra, S. M., Valle-Levinson, A., Mariño-Tapia, I., Enríquez, C., Candela, J. & Sheinbaum, J. (2016). Seasonal variability of saltwater intrusion at a point-source submarine groundwater discharge. *Limnology and Oceanography*, 61(4) <https://doi.org/10.1002/lno.10286>

Peralta-Meixueiro M. A. & Vega-Cendejas M. E. (2011). Spatial and temporal structure of fish assemblages in a hyperhaline coastal system: Ría Lagartos, Mexico. *Neotropical Ichthyology*, 9(3): 673-682. DOI: 10.1590/S1679-62252011005000033

Pritchard, D.W. 1967. What Is An Estuary: Physical Viewpoint. En: Lauff, G.H. (ed.). *Estuaries* (pp. 149-176). American Association for the Advancement of Science, Washington DC.

Reyes-Mendoza, O., Alvarez-Silva, O., Chiappa-Carrara, X. & Enríquez, C. (2020). Variability of the thermohaline structure of a coastal hypersaline lagoon and the implications for salinity gradient energy harvesting. *Sustainable Energy Technologies and Assessments*, 38, 100645. DOI:10.1016/j.seta.2020.100645

Robertson, D. R & Van Tassell, J. (2019). Shorefishes of the Greater Caribbean: online information system. Version 2.0 Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.

Rozas, L. P. (1995). Hydroperiod and its influence on nekton use of the salt marsh: a pulsing ecosystem. *Estuaries*, 18(4): 679-590.

Schmitther-Soto, J. J. (2008). Peces Dulceacuícolas. En: Mejía-Ortíz, L. M. (ed). *Biodiversidad Acuática de la Isla de Cozumel* (pp. 257-264). Universidad de Quintana Roo.

Schmitther-Soto, J. J. (2016). *Poecilia velifera* (Regan, 1914): Topote aleta grande, Yucatan Molly. En: Ceballos, G., Díaz-Pardo, E., Martínez-Estévez, L. & Espinosa-Pérez, H. (coords.), *Los peces dulceacuícolas de México en peligro de extinción* (pp. 266-269). Fondo de Cultura Económica / SEMARNAT / UNAM / CONABIO

Selleslagh, J., & Amara, R. (2008). Environmental factors structuring fish composition and assemblages in a small macrotidal estuary (eastern English Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79(3): 507–517 <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.006>

Stauffer, J. R. & Boltz, S. (1994). Effect of Salinity on the Temperature Preference and Tolerance of Age-0 Mayan Cichlids. *Transactions of the American Fisheries Society*, 123: 101-110.

Sosa-Lopez, A. & Mouillot, D. (2007). Spatiotemporal segregation regulates species richness along biomass gradients in estuarine fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 342: 217-226.

Tagliapietra, D., Sigovini, M. & Ghirardini, V. A. (2009). A review of terms and definitions to categorise estuaries, lagoons and associated environments. *Marine and Freshwater Research*, 60: 497-509.

Takarina, N. D. & Supriatna. (2017). Spatial habitat for eel larva at Cimandiri estuary, West Java. AIP Conference Proceedings 1862, DOI: 10.1063/1.4991272

Tseek-Tuz, J. G. (2013). Biología de la reproducción de *Strongylura notata* y *Sphoeroides testudineus*, de la laguna “La Carbonera” en Sisal, Yucatán. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

Vega-Cendejas, M. V. & Hernández de Santillana, M. E. (2015). Estuarine and Coastal fishes from Yucatan Peninsula: Diversity and Ecology. 119-139. pp. En: J. Galindo (ed). Mexico in Focus: Political, Environmental and Social Issues. NOVA Publishers. 430 pp. ISBN:978-1-63463-197-6

Yáñez-Arancibia, A. (1978). Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México. Publicaciones Especiales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Autónoma de México 2: 1-306  
<http://biblioweb.tic.unam.mx/cienciasdelmar/especiales/1978-2/articulo455.html>

Yáñez-Arancibia, A., & Day, J. W. (2010). La zona costera frente al cambio climático-vulnerabilidad de un sistema biocomplejo e implicaciones en manejo costero. 12-35 pp En: Yáñez-Arancibia (ed). Impactos del cambio climático sobre la zona costera. Instituto de Ecología A.C. (INECOL), Texas Sea Grant Program, Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, 2010

Warwick, R., M., & Clarke, K., R. (1998). Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35: 532-543.

## 11. Anexos

**Anexo 1.** Altura de la columna de agua registrada cada hora en la estación Boca en la zona I y II durante la primera campaña de la temporada climática lluvias.

Ojo		Muelle	
Hora	Profundidad (cm)	Hora	Profundidad (cm)
12:20	185	12:00	138
13:00	185	13:00	136
14:00	185	14:00	134
15:00	180	15:00	131
16:00	175	16:00	131
17:00	170	17:00	126
18:00	165	18:00	125
19:00	160	19:00	125
20:00	150	20:00	122
21:00	140	21:00	123
22:00	135	22:00	111
23:00	140	23:00	124
00:00	150	00:00	126
01:00	165	01:00	N/A
02:00	183	02:00	133
03:00	190	03:00	136
04:00	195	04:00	136
05:00	190	05:00	138
06:00	190	06:00	139
07:00	187	07:00	139
08:00	187	08:30	143
09:00	187	09:00	143
10:00	185	10:00	141

**Anexo 2.** Eigenvalores calculados en el PCA y el porcentaje de variación que representa cada componente.

Componente	Eigenvalores	%Variación	%Variación acumulada
1	3.33	55.5	55.5
2	1.26	20.9	76.4
3	0.861	14.4	90.8
4	0.257	4.3	95.1
5	0.158	2.6	97.7

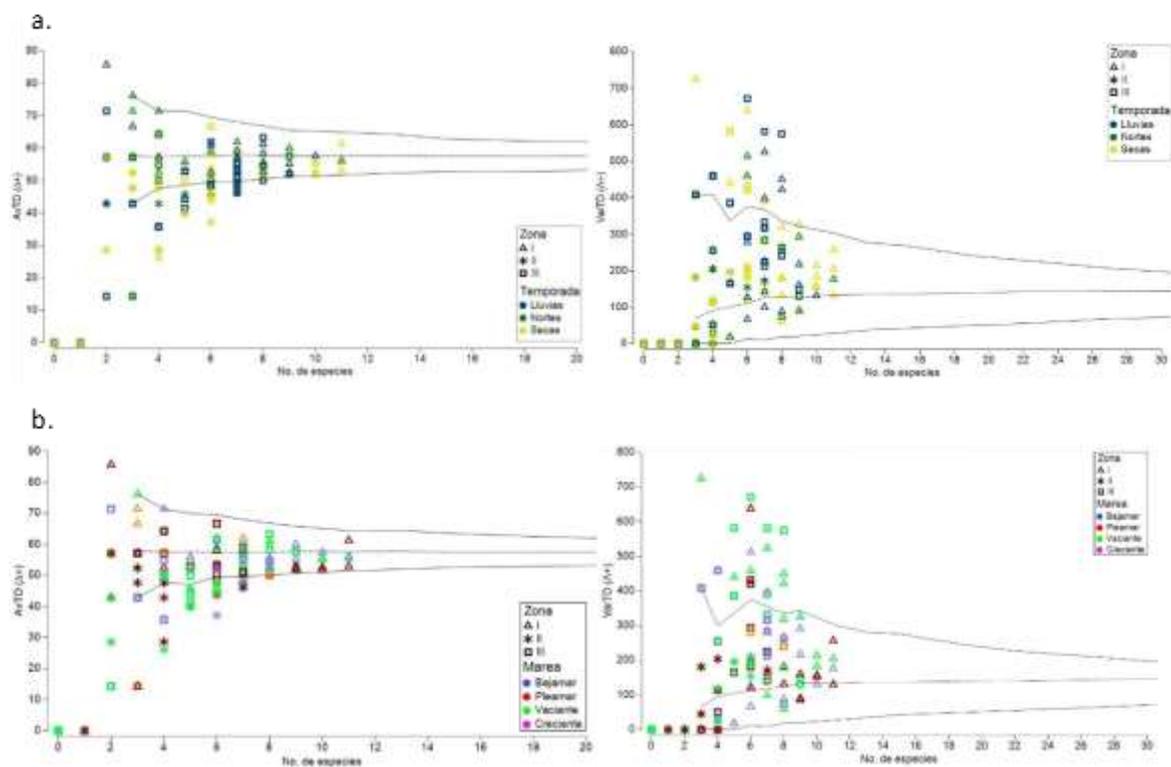
**Anexo 3.** Eigenvectores generados en el PCA.

Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
Temperatura °C	-0.222	0.71	-0.414	0.363	-0.304
Salinidad	-0.455	-0.224	0.442	-0.064	-0.412
Oxígeno disuelto	-0.467	0.274	-0.163	-0.702	0.424
pH	-0.513	-0.12	-0.036	-0.057	-0.457
ORP	0.131	0.59	0.76	-0.054	0.011
Profundidad	0.495	0.091	-0.171	-0.604	-0.591

**Anexo 4.** Resultados del análisis PERMANOVA realizado para calcular la significancia de la variación espacial y temporal de las variables ambientales. Te: temporada climática, Zo: zona, Ma: momento de la marea, Vi(Te): campaña de muestreo de cada temporada climática, Es(Zo): estaciones de cada zona.

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms
Te*	2	21.908	10.954	3.9697	0.0151	9948
Zo*	2	87.141	43.57	4.655	0.0183	9950
Ma*	3	11.359	3.7865	3.6215	0.0029	9931
Vi(Te)*	3	8.1638	2.7213	5.0212	0.0024	9942
Es(Zo)*	3	4.4881	1.496	3.4961	0.0147	9939
TexZo	4	56.917	14.229	1.7499	0.1295	9942
TexMa*	6	14.344	2.3906	2.0428	0.0313	9918
ZoxMa*	6	14.822	2.4704	1.9522	0.0314	9912
TexEs(Zo)	5	1.8955	0.3791	0.97552	0.5215	9937
Vi(Te)xZo*	6	49.499	8.2499	16.322	0.0002	9953
Vi(Te)xMa*	5	5.4074	1.0815	5.5462	0.001	9940
Es(Zo)xMa	8	3.3415	0.41769	1.3976	0.2468	9931
TexZoxMa*	8	17.577	2.1971	1.8512	0.0411	9917
Vi(Te)xEs(Zo)	6	2.4423	0.40705	0.40361	0.9679	9940
TexEs(Zo)xMa	12	2.8268	0.23557	0.79247	0.743	9932
Vi(Te)xZoxMa*	4	4.8057	1.2014	6.2348	0.0001	9930
Vi(Te)xEs(Zo)xMa	6	1.1332	0.18887	0.18727	0.9997	9916
Res	32	32.272	1.0085			
Total	121	726				

**Anexo 5.** Distinción taxonómica (análisis temporal). Gráfico Funnel (AvTD esperada: línea discontinua e intervalos de confianza al 95%: línea continua) del índice de distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ) y la variación de la distinción taxonómica ( $\Delta^+$ ). a: análisis temporal en relación con la zona y la temporada climática, b: análisis temporal en relación con la zona y los momentos de la marea.



**Anexo 6.** Resultados del análisis PERMANOVA 1. Te: temporada climática, Zo: zona, Ma: momento de la marea, Vi(Te): campaña de muestreo de cada temporada climática, Es(Zo): estaciones de muestreo de cada zona.

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms
Te	2	18119	9059.5	1.4341	0.217	9932
Zo*	1	16530	16530	3.5412	0.0183	9956
Ma	3	9542.4	3180.8	1.3275	0.1884	9921
Vi(Te)*	3	19280	6426.8	3.045	0.0116	9945
Es(Zo)	2	5257.2	2628.6	1.176	0.3549	9951
TexZo	2	8602.1	4301.1	1.6114	0.1095	9932
TexMa	5	10158	2031.6	0.91866	0.6122	9897
ZoxMa	3	5277.2	1759.1	1.0352	0.4617	9926
TexEs(Zo)	4	6329	1582.3	0.76695	0.7062	9934

Vi(Te)xZo	3	7341.8	2447.3	1.1595	0.3572	9946
Vi(Te)xMa	3	6270.5	2090.2	1.2715	0.2646	9936
Es(Zo)xMa	6	10043	1673.9	1.0786	0.416	9932
TexZoxMa	5	11386	2277.1	1.1035	0.3662	9908
Vi(Te)xEs(Zo)*	6	12664	2110.6	2.0297	0.0022	9893
TexEs(Zo)xMa	10	19536	1953.6	1.2542	0.2524	9924
Vi(Te)xZoxMa	3	4853.2	1617.7	0.98411	0.4806	9931
Vi(Te)xEs(Zo)xMa*	6	9863.1	1643.9	1.5808	0.0295	9885
Res	116	1.21E+05	1039.9			
Total	183	3.29E+05				

**Anexo 7.** Resultados del análisis PERMANOVA 2. Te: temporada climática, Ma: momento de la marea, Vi(Te): campaña de muestreo de cada temporada climática, Es: estación.

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms
<i>Te</i>	2	4500.8	2250.4	0.52509	0.7672	9943
<i>Es</i>	1	1443	1443	0.91924	0.4449	9898
<i>Ma*</i>	3	12006	4002	2.5171	0.0534	9938
<i>Vi(Te)</i>	3	22906	7635.3	4.2744	0.0941	9969
<i>TexEs</i>	2	1344.5	672.24	0.39661	0.7835	9952
<i>TexMa*</i>	4	19301	4825.2	3.758	0.0019	9940
<i>EsxMa</i>	3	2560.3	853.43	0.96157	0.5023	9959
<i>Vi(Te)xEs</i>	3	5358.9	1786.3	1.5364	0.1257	9945
<i>Vi(Te)xMa</i>	4	4946.9	1236.7	1.5031	0.2648	9943
<i>TexEsxMa</i>	4	1546.7	386.66	0.44803	0.8351	9956
<i>Vi(Te)xEsxMa</i>	4	3291.1	822.79	0.70767	0.7731	9927
<i>Res</i>	35	40693	1162.7			
<i>Total</i>	68	1.31E+05				

**Anexo 8.** Resultados del análisis BEST de vinculación ambiental.

No. de variables hidrológicas	Rho	Variables
2	0.678	pH y profundidad
3	0.667	Salinidad, pH y profundidad
3	0.663	Oxígeno disuelto, pH y profundidad
4	0.659	Salinidad, oxígeno disuelto, pH y profundidad
1	0.658	pH
2	0.657	Salinidad y pH
1	0.651	Profundidad

4	0.64	Temperatura (°C), salinidad, pH, profundidad
4	0.635	Salinidad, pH, ORP y profundidad
3	0.635	Salinidad, oxígeno disuelto y pH