



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**GRUPOS FUNCIONALES DE PECES RESIDENTES EN
UNA LAGUNA COSTERA TROPICAL: LA CARBONERA,
YUCATÁN, MÉXICO.**

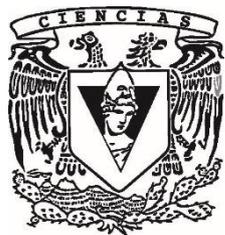
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A:

ARELI CRUZ LUCAS



DIRECTOR DE TESIS:

DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA

CIUDAD DE MÉXICO, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis 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.

Agradecimientos académicos

Le agradezco al Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara por la confianza y el apoyo a lo largo de este trabajo. A los miembros del jurado Dra. Marcía María Ramírez Sánchez, Dra. Patricia Ornelas García, Dr. José Jaime Zúñiga Vega y al Dr. Daniel Arceo Carranza por aceptar ser parte de las revisiones de este trabajo y por brindarme su ayuda y sus importantes aportaciones para mejorar este trabajo.

A la Maestra Maribel Badillo Alemán por su apoyo durante los muestreos y el trabajo de laboratorio, así como por su confianza y apoyo.

Al Maestro Pedro Javier Robles por su apoyo en campo y en el trabajo de laboratorio. Al maestro Marco Flores por su apoyo en el trabajo de laboratorio y su enseñanza.

Este trabajo es producto del proyecto “Diversidad funcional y diversidad taxonómica de la comunidad de peces que habita en el sistema de humedales de la costa norte de Yucatán” con clave IN220318 por lo que agradezco el financiamiento por parte del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT).

Agradecimientos personales

A mis padres, a Ramón y Lidia por brindarme su amor, apoyo y confianza, espero que sigamos aprendiendo juntos. A mis hermanas Atzin e Itai por su amor, confianza y porras, a Atzin por siempre apoyarme y animarme y sobre todo por existir. A Itzae por ser un pedacito de cielo en mi vida y por permitirme verte crecer.

A Lu, Simón, Osan y Leo por su amor y apoyo incondicional.

A Dunia, Pau, Luz y Ale por ser un apoyo durante mucho tiempo y estar conmigo en todo momento, las amo. A Kenia por acompañarme con su amistad a lo largo de la carrera.

A Dalia, Xoch y Brenda por emprender esta experiencia juntas y brindarme su amistad y apoyo durante este tiempo.

A Gaby, Pedro, Caro y Pedro Javier por su amistad y su apoyo, por compartir su experiencia y compartir momentos juntos.

Tabla de contenido

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
LAGUNAS COSTERAS	2
PECES RESIDENTES PERMANENTES DE LA CARBONERA	3
DIVERSIDAD FUNCIONAL	8
GRUPOS FUNCIONALES	9
LA DIVERSIDAD FUNCIONAL Y EL TAMAÑO CORPORAL INDIVIDUAL	10
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA	10
ANTECEDENTES	11
PLANTEAMIENTO	13
HIPOTESIS	13
OBJETIVO	14
GENERAL	14
PARTICULARES	14
MÉTODO	15
ÁREA DE ESTUDIO	15
TRABAJO DE CAMPO	16
TRABAJO DE LABORATORIO	17
ANÁLISIS DE DATOS	17
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA	18
AGRUPAMIENTO DE LAS ESPECIES EN GRUPOS FUNCIONALES	20
EVALUACIÓN DE LA ALOMETRÍA EN LAS ESPECIES RESIDENTES	20
RESULTADOS	22
CARACTERIZACIÓN DEL AMBIENTE	22
ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES RESIDENTES	25
ANÁLISIS DE REDUNDANCIA (RDA) DE LAS VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS/ABUNDANCIA DE ESPECIES.	26
ASOCIACIÓN EN GRUPOS TRÓFICOS DE LAS ESPECIES RESIDENTES	27
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA	28
AGRUPAMIENTO NALES DE LAS ESPECIES RESIDENTES DE LA CARBONERA EN LOS GRUPOS FUNCIONALES.	34
EVALUACIÓN DE LA ALOMETRÍA EN LAS ESPECIES RESIDENTES	41
DISCUSIÓN	44
CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES	44
ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES RESIDENTES	46
RELACIÓN DE LAS VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS Y ABUNDANCIA DE ESPECIES.	49
ASOCIACIÓN EN GRUPOS TRÓFICOS DE LAS ESPECIES RESIDENTES	51
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA	53
AGRUPAMIENTO EN GRUPOS FUNCIONALES DE LAS ESPECIES RESIDENTES DE LA CARBONERA.	56
EVALUACIÓN DE LA ALOMETRÍA EN LAS ESPECIES RESIDENTES	57
CONCLUSIONES	59
REFERENCIAS	61

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Especies de peces residentes de La Carbonera	7
Figura 2. Localización de la laguna costera La Carbonera	15
Figura 3. Trabajo de campo en La Carbonera	16
Figura 4. Orientación de los organismos recomendada al momento de fotografiarlo	18
Figura 5. Configuración de landmarks utilizados en el análisis de morfometría Geométrica	19
Figura 6. Gráficas de la variación de los parámetros ambientales temporal y espacialmente en la Carbonera durante el periodo 2018-2019	23
Figura 7. Gráficas de la variación de los parámetros ambientales temporal y espacialmente en la Carbonera durante el periodo 2018-2019	24
Figura 8. Abundancia (log (x+1)) de las especies residentes de la Carbonera	25
Figura 9. Biplot del análisis de redundancia (RDA) definido por los primeros dos eigenvectores	26
Figura 10. Clúster de las agrupaciones tróficas de las especies residentes	27
Figura 11. Superposición de las trece especies por el método de Procrustes Generalizado	28
Figura 12. Gráfica del PCA general	30
Figura 13. Gráfica de sedimentación de los CP de la varianza en la forma de todas las especies residentes	31
Figura 14. Dirección de la deformación de los componentes principales 1 y 2.....	32
Figura 15. Deformaciones de las interacciones entre los CP 1 y 2.....	32
Figura 16. Clúster de los morfo-grupos generales	33
Figura 17. Morfo-grupos del grupo trófico Zoobentófagos	34
Figura 18. Morfo-grupos del grupo trófico Omnívoros	35
Figura 19. Morfo-grupos del grupo trófico Detritívoros	36
Figura 20. Morfo-grupos del grupo trófico Herbívoros de macrofitas.	37
Figura 21. Morfo-grupos del grupo trófico Herbívoros fitoplanctófagos	38
Figura 22. Morfo-grupos del grupo trófico de Piscívoros	39
Figura 23. Deformaciones de alometría	41
Figura 24. Gráfica del MANCOVA simple	42

Figura 25. Gráfica del MANCOVA forma+ tamaño*especie	43
---	-----------

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Especies de peces residentes de La Carbonera	4
Tabla 2. Resultados de MANOVA de las diferencias entre especies residentes producto del ACP.....	33
Tabla 3. Diferencia de los morfo-grupos generales	33
Tabla 4. Grupos funcionales de las especies residentes de la Carbonera	40
Tabla 5. ANOVA de la Regresión lineal forma-tamaño	41
Tabla 6. MANCOVA de forma- tamaño+ especies	42
Tabla 7. MANCOVA de la interacción forma-tamaño y especies	43

ANEXOS

Anexo I. Tablas de la categorización de clases de tallas de las especies residentes de La Carbonera tomadas en cuenta para este trabajo	66
Anexo II. Componentes alimenticios (ítems) que componen las dietas de las especies residentes de La Carbonera tratadas en este trabajo	70
Anexo III. Resultados de los análisis Kruskal-Wallis para los parámetros físico químicos y ambientales de la Carbonera durante el ciclo de muestreo 2018-2019	77
Anexo IV. Resultados de los análisis ANOVA de dos vías correspondientes a la abundancia de las especies residentes entre temporadas y estaciones	81
Anexo V. Nomenclatura de las especies residentes en las figuras	83
Anexo VI. Análisis de varianza de las formas dentro de los grupos tróficos.....	84
Anexo VII. Número de fotografías por especie y clase de talla utilizadas en los análisis de MG	87

RESUMEN

La diversidad biológica generalmente se mide en términos de la diversidad taxonómica, en donde se evalúa la abundancia y composición de especies de una comunidad. Sin embargo, existen otras alternativas para cuantificar la diversidad, por ejemplo, la diversidad funcional (DF) en donde se mide la diversidad de funciones presentes dentro de una comunidad. Además, en muchos estudios se toman en cuenta las diferentes tallas que presentan las especies a lo largo de su ontogenia ya que es posible que una especie tenga diferentes papeles funcionales a lo largo de su vida. Una de las principales funciones clave que se toman en cuenta en la DF es la alimentación que ha sido de gran utilidad para la caracterización de las especies en grupos funcionales de acuerdo a los atributos funcionales que presentan. En este sentido, la morfometría geométrica (MG) es un método que ha resultado muy informativo al momento de evaluar la DF, ya que, a diferencia de la morfometría tradicional, la MG logra eliminar el efecto de la escala sobre la forma; es por esto que en este trabajo se emplea la MG para la formación de grupos funcionales.

Las lagunas costeras son de los ambientes que presentan mayor productividad en todo el mundo y los peces son uno de los principales grupos biológicos que las componen y que forman parte importante a lo largo de las redes tróficas. En el caso de la laguna costera de La Carbonera se tiene registro de la presencia de 14 especies residentes permanentes: *Achirus lineatus*, *Chriodorus atherinoides*, *Cyprinodon artifrons*, *Eucinostomus argenteus*, *Eucinostomus gula*, *Floridichthys polyommus*, *Fundulus persimilis*, *Lagodon rhomboides*, *Mugil curema*, *Mugil trichodon*, *Sphoeroides testudineus*, *Strongylura notata*, *Synodus foetens* y *Harengula clupeiola*, esta última no está incluida dentro de este trabajo.

Se realizaron 5 muestreos de 2018 a 2019 en la laguna de La Carbonera de dónde se colectaron un total de 4955 ejemplares correspondientes a las especies residentes y se registraron las variables fisicoquímicas y ambientales. Las variables fisicoquímicas que mostraron diferencias temporales fueron la salinidad, la temperatura y los TDS, mientras que la profundidad mostró diferencias significativas espacialmente (Kruskal-Wallis $p < 0.05$).

Con la información disponible en la literatura sobre las dietas de las trece especies residentes se formaron 6 grupos tróficos. También, se definieron tres categorías de talla para cada una de las especies residentes para ser evaluados por separado en los análisis de MG. Se observaron valores significativos ($p < 0.001$) del efecto del tamaño sobre la forma y se encontraron diferencias significativas entre las pendientes alométricas de las especies residentes. Los grupos funcionales se generaron a partir de las diferencias de forma dentro de los grupos tróficos.

Se identificaron 13 grupos funcionales de las especies residentes de la Carbonera considerando como grupos independientes a las tres categorías de talla de cada especie, cuándo se consideró como un solo grupo a cada especie los grupos funcionales se redujeron a 12.

Palabras clave: Diversidad funcional, grupos funcionales, morfometría geométrica, peces residentes permanentes, laguna costera, la Carbonera.

INTRODUCCIÓN

LAGUNAS COSTERAS

Las zonas costeras son cuerpos de agua adyacentes a la parte continental, someros, con un flujo lento, y presentan un amplio rango de salinidad: desde agua dulce hasta hipersalina (Kennish M. y H. Paerl, 2010). Son consideradas como zonas de transición entre la parte continental y la marina por lo que son directamente influenciados por los procesos que ocurren en o cerca de ambas zonas (Gallardo-Torres *et al.*, 2012).

Albergan ecosistemas (manglares, estuarios, lagunas costeras, etc.) de los más productivos y complejos que se pueden encontrar en el mundo, debido, principalmente, a que existe una larga permanencia del agua dentro de estos sistemas, y en consecuencia los nutrientes son reciclados muchas veces antes de ser liberados al exterior impulsando así la producción primaria (Kennish y Pearl, 2010). Debido a la alta productividad presentan una alta diversidad biológica (Arceo-Carranza *et al.*, 2010), ya que las zonas costeras poseen alrededor del 95% de la masa total de vida que se encuentra en los océanos (Trujillo y Thurman, 2011). Actúan como zonas de refugio y crianza de muchas especies marinas, incluyendo aquellas de importancia comercial; además, otras especies basan su alimentación o realizan su reproducción dentro de estos ecosistemas.

No solo presentan una importancia ecológica, también son económicamente importantes, pues alrededor del 95% de la pesca a nivel mundial se realiza dentro de los primeros 320 km a partir de la línea de costa (Trujillo y Thurman, 2011), son un punto importante en las rutas de navegación, en la producción de gas y aceite, así como en el desarrollo de actividades recreativas e incluso turísticas. Por estas razones no resulta sorprendente que alrededor del 60% de la población mundial habite en las zonas costeras (Herrera- Silveira y Morales- Ojeda, 2010).

Sin embargo, también son sistemas sensibles, ya que se encuentran sujetos a una constante variación espacio-temporal de las condiciones ambientales (como salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, pH); así como a su constante tendencia a la eutroficación como resultado de los largos períodos de permanencia del agua dentro del sistema (Kennish y Pearl, 2010). Por otra parte, se encuentran sujetos a las presiones que ejerce el desarrollo de las actividades antrópicas que se llevan a cabo dentro o alrededor de las zonas costeras. Como resultado a todos estos factores, en los últimos años se ha presentado una mayor atención por parte de la comunidad científica a nivel internacional para conocer, comprender y conservar estos ecosistemas (Gallardo-Torres *et al.*, 2012).

Las lagunas costeras son cuerpos de agua paralelos a la línea de costa, someros, y conectados permanente o intermitentemente al mar, y separados de éste por una barrera, por ejemplo, un banco de arena (Chumba-Segura *et al.*, 2015). Debido a la restringida circulación entre el mar y las lagunas se pueden identificar tres zonas: la de agua dulce, salobre y salada o hipersalina (Trujillo y Thurman, 2011). Ocupan aproximadamente el 13% del área total de costas a nivel mundial. En el norte de América se encuentra el 17.6% del total de lagunas costeras (Kennish y Paerl, 2010).

Debido a que son cuerpos someros la zona fótica llega hasta el suelo cuando no existe turbidez ya que ésta y el crecimiento excesivo del fitoplancton pueden afectar la entrada

de luz hasta el fondo de las lagunas. En condiciones óptimas de entrada de luz solar el bento obtiene una importancia dado que abarca una gran fracción de la producción primaria dentro del sistema; además, las altas tasas de metabolismo de los productores primarios bentónicos regulan el ciclo de nutrientes lo que resulta en una fuerte relación bento-pelágica (Kennish y Pearl, 2010).

Las lagunas costeras al ser zonas que presentan fluctuaciones en sus variables ambientales pueden presentar una dinámica en la estructura (composición y abundancia de especies) y la función (productividad, redes tróficas, etc.) de las comunidades bióticas que las habitan. Además, son pocas las especies que permanecen durante todo su ciclo de vida, y por ende son pocas las especies dominantes (en términos numéricos) dentro de la comunidad biótica (Colombo, 1977; Kennish y Pearl, 2010).

La Península de Yucatán se caracteriza por poseer numerosas lagunas costeras con importancia económica y ecológica. En general, en la península se encuentran características hidrológicas únicas: bajo relieve, ausencia de ríos, suelos kársticos muy permeables, y afloramientos de aguas subterráneas substanciales (Herrera- Silveira y Morales-Ojeda, 2010). En la costa norte de la península de Yucatán se encuentra el sistema lagunar La Carbonera; un ambiente de transición entre una zona continental kárstica y un ambiente marino influenciado por condiciones ambientales con alta variabilidad (Bonilla-Gómez *et al.*, 2013).

PECES RESIDENTES PERMANENTES DE LA CARBONERA

En las lagunas costeras uno de los principales componentes biológicos está representado por los peces, quienes hacen uso de estos hábitats como zonas de reproducción, crecimiento, alimentación y refugio (Arceo-Carranza y Vega-Cendejas, 2009). En México, actualmente se conocen 2763 especies de peces, de las cuales 2100 pertenecen a las zonas marina y estuarina tanto del Pacífico mexicano, como del Golfo de México y el Caribe (Espinosa- Pérez, 2014).

En la laguna de La Carbonera la estructura de la comunidad íctica comprende 12 órdenes, 32 familias, 45 géneros y 60 especies. Las familias mejor representadas son Gerreidae, Poeciliidae, y Carangidae. El 76.6% de la comunidad se conforma de especies estuarinas, 16.7% por especies marinas y 6.7% por especies acuícolas. Por otro lado, las especies clasificadas como residentes permanentes, según Gallardo -Torres, *et al*, 2012, abarcan el 23.3% de la comunidad y fueron catalogadas así de acuerdo a su frecuencia de ocurrencia (Gallardo-Torres, *et al.*,2012) tales especies son: *Achirus lineatus*, *Chriodorus atherinoides*, *Cyprinodon artifrons*, *Eucinostomus argenteus*, *Eucinostomus gula*, *Floridichthys polyommus*, *Fundulus persimilis*, *Harengula clupeola*, *Lagodon rhomboides*, *Mugil curema*, *Mugil trichodon*, *Sphoeroides testudineus*, *Strongylura notata* y *Synodus foetens*.

Tabla 1. Especies residentes de La Carbonera. Breve descripción de las especies que forman parte de este trabajo

Familia	Genero	Especie	Descripción
Soleidae	<i>Achirus</i>	<i>lineatus</i> (Lineo, 1758)	Especie bentónica demersal, conocida como “suela pintada” o “acedía rayada”; se encuentra principalmente en zonas de aguas salobres o hipersalinas en fondos arenosos o fangosos. Se distribuye en el Atlántico occidental: Florida, Estados Unidos y norte del Golfo de México hasta el norte de Argentina (Froese y Pauly, 2019).
Hemiramphidae	<i>Chriodorus</i>	<i>atherinoides</i> (Goode & Bean, 1882)	Conocida localmente como “pajarito cabezadura”. Es una especie estuarina pelágica, cuya distribución abarca desde Florida y el Golfo de México hasta Cuba y Yucatán (Bonilla-Gómez, <i>et al.</i> , 2014).
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon</i>	<i>artifrons</i> (Hubbs, 1936)	Conocida localmente como “cachorrito de Yucatán”. Se distribuye desde México hasta Belice (Froese y Pauly, 2019). Es una especie bentopelágica, habita zonas costeras, principalmente lagunas costeras y manglares en suelos sin vegetación (Gallardo-Torres <i>et al.</i> , 2016).
	<i>Floridichthys</i>	<i>polyommus</i> (Hubbs, 1936)	También llamada localmente “bolín yucateco” puede ser encontrada en zonas casi anóxicas, con temperaturas de hasta 38° C y salinidades mayores de 100 ppm (Poot-Salazar <i>et al.</i> , 2005; Vega-Cendejas <i>et al.</i> , 1994). Se distribuye en Norte y Centro América: en las zonas costeras de la península de Yucatán (Froeser y Pauly, 2019). Es una especie bentopelágica que habita fondos lodosos o arenosos, en aguas turbias o claras (Gallardo-Torres <i>et al.</i> , 2016).
Gerreidae	<i>Eucinostomus</i>	<i>argenteus</i> (Baird y Girar, 1855)	Es conocida como “mojarra plateada”; se distribuye en el Pacífico Oriental: desde el sur de California hasta Perú, abarcando las Islas Galápagos; y en el Atlántico occidental: desde Nueva Jersey hasta el sureste de Brasil, incluyendo el Golfo de México y el Caribe (Froese y Pauly, 2019). Habita en fondos arenosos o de fango de aguas costeras someras, es una especie bentónica. Su importancia comercial se basa en la venta en fresco y como harina de pescado, así como carnada viva para la captura de otras especies (Gallardo-Torres <i>et al.</i> , 2016).
		<i>gula</i> (Quoy y Gaimard,	Se distribuye en el Atlántico occidental: desde Massachusetts hasta Argentina, incluyendo el Golfo de México y el Caribe (Froese y Pauly,

		1824)	<p>2019). También conocida como “mojarrita” o “mojarra española”; es una especie bentónica que habita aguas poco profundas en fondos lodosos o arenosos con vegetación.</p> <p>Su importancia comercial se basa en su comercialización para la fabricación de harinas de pescado utilizada en la elaboración de alimento para otros animales, o bien como carnada para especies de mayor importancia comercial (Mexicano-Cintora, 1999).</p>
Fundulidae	<i>Fundulus</i>	<i>persimilis</i> (Miller, 1955)	<p>Es una especie representativa de las lagunas costeras de Yucatán, localmente es llamada “sardinilla yucateca”. Se distribuye solamente en la península de Yucatán, por lo que se le considera una especie endémica (Froese y Pauly, 2019).</p> <p>Es bentopelágica que habita estuarios, desde agua salobre a salada con sustratos de diferentes tipos (Gallardo-Torres <i>et al.</i>, 2016). Es importante a nivel ecológico, pues es uno de los principales recursos alimenticios para las aves acuáticas que habitan la región, algunas de ellas clasificadas como especies amenazadas en la NOM059 (Gallardo-Torres <i>et al.</i>, 2016).</p>
Sparidae	<i>Lagodon</i>	<i>rhomboides</i> (Linneo, 1776)	<p>Conocida localmente como “xlavita”. Su distribución abarca el Atlántico occidental: desde Massachusetts, Bermudas y el norte del Golfo de México hasta Cayos de Florida, así como Yucatán, México y la costa norte de Cuba (Froese y Pauly, 2019).</p> <p>Es estuarino-dependiente, principalmente habita las praderas de <i>Thalassia testudinum</i> y raíces de manglar (Canto-Maza <i>et al.</i>, 2008). Es una especie con importancia comercial dentro de las pesquerías locales, sin embargo, debido a su tamaño promedio no es consumida regularmente por lo que también es empleada como carnada (Gallardo-Torres <i>et al.</i>, 2014).</p>
Mugilidae	<i>Mugil</i>	<i>curema</i> (Valenciennes, 1836)	<p>Conocida también como “liseta”, “lebrancha” o “lisa blanca”; su distribución abarca el Atlántico occidental: desde Massachusetts y las Bermudas hasta Brasil, incluyendo el Golfo de México y el Caribe; en el Atlántico oriental: del río Senegal hasta Namibia; y en el Pacífico Oriental desde el Golfo de California hasta Chile (Froese y Pauly, 2019).</p> <p>Es una especie bentopelágica, habita en costas arenosas y pozas litorales, aunque también se encuentra presente en fondos lodosos de lagunas y estuarios salobres, estos últimos principalmente habitados por los</p>

			juveniles (Gallardo-Torres <i>et al.</i> , 2014). Es de importancia comercial local debido a su consumo.
		<i>trichodon</i> (Poey, 1875)	<p>Su distribución en el Atlántico Occidental va desde Florida, Estados Unidos hasta el noreste de Brasil (Froese y Pauly, 2019).</p> <p>Habita en zonas costeras desde agua dulce hasta salada, con climas subtropicales, principalmente se encuentra en lagunas costeras y tramos de ríos bajos (Froese y Pauly, 2019). Es una especie nerítico-pelágica, catádroma, con importancia económica en las pesquerías locales (Chao <i>et al.</i>, 2015).</p>
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides</i>	<i>testudineus</i> (Linnaeus, 1758)	<p>Conocida localmente como “botete”; su distribución abarca del Atlántico occidental al Atlántico sudoccidental: de Rhode Island al sureste de Brasil, incluyendo la costa norte de Yucatán, sin embargo, su presencia es rara en el Golfo de México (Gallardo-Torres <i>et al.</i>, 2014).</p> <p>Es una especie bentónica que habita en zonas costeras, bahías y estuarios; principalmente asociada a suelos con lechos de pasto marino, poco presente en arrecifes de coral (Froese y Pauly, 2019).</p>
Belonidae	<i>Strongylura</i>	<i>notata</i> (Poey, 1860)	<p>Llamada coloquialmente como “agujón negro”; se distribuye en el Atlántico occidental: desde la península de Florida hasta Honduras, incluyendo Cuba, Jamaica, México y Belice (Froese y Pauly, 2019).</p> <p>Habita en zonas costeras de agua dulce, salobre o marinas, principalmente zonas cubiertas de manglar, aunque también se encuentra asociada a arrecifes (Gallardo-Torres <i>et al.</i>, 2016).</p>
Synodontidae	<i>Synodus</i>	<i>foetens</i> (Linnaeus, 1766)	<p>Conocida como “chile apestoso” o “pez iguana”; se distribuye en el Atlántico occidental: desde Massachusetts hasta Brasil, incluyendo el norte del Golfo de México (Froese y Pauly, 2019).</p> <p>Es bentónica, generalmente se encuentra camuflado en fondos lodosos o arenosos, o bien, entre la vegetación de arrecifes, costas o bahías. Los adultos habitan zonas profundas que pueden ser de hasta 200 m de profundidad (Gallardo-Torres <i>et al.</i>, 2016).</p>

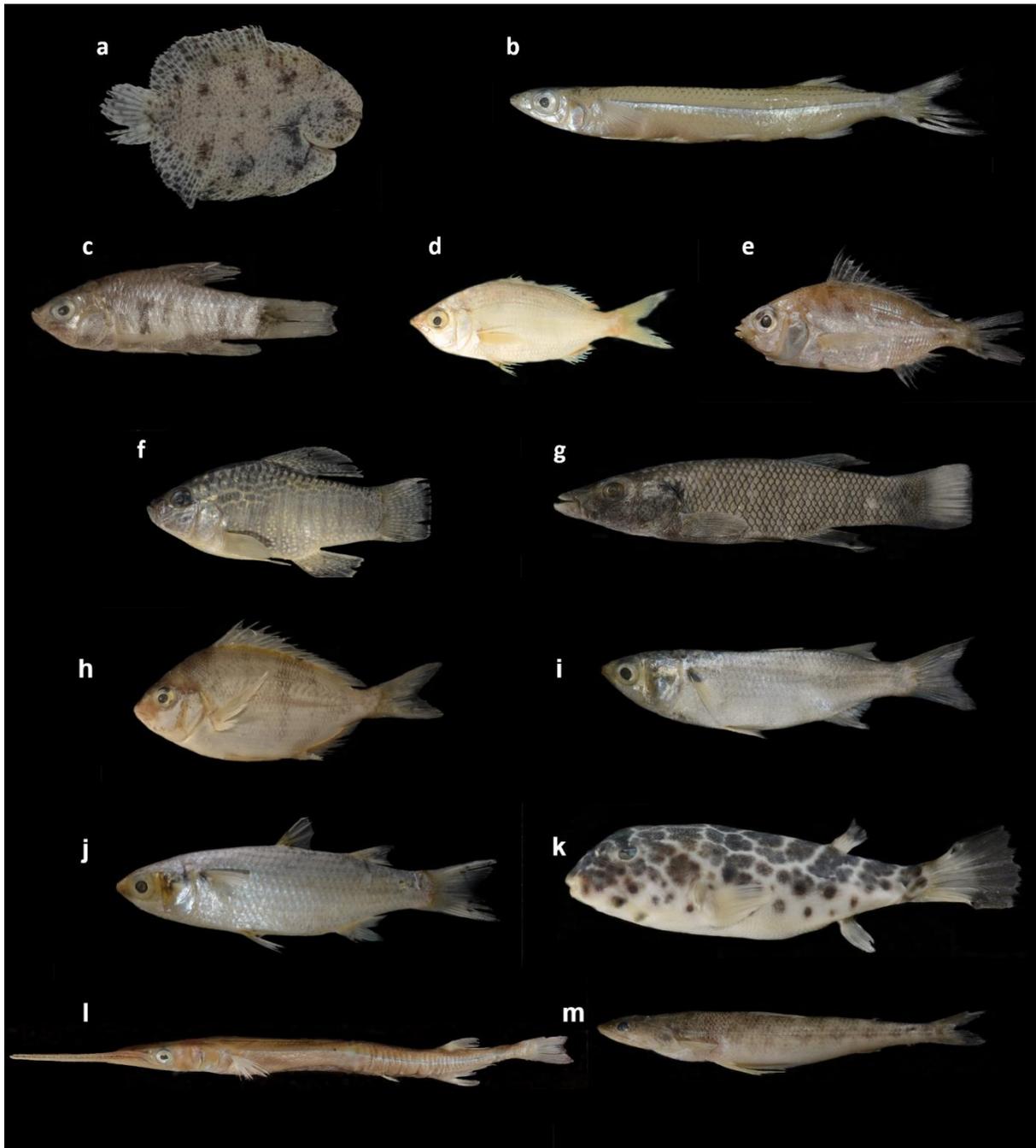


Figura 1. Especies residentes permanentes de La Carbonera (Gallardo-Torres et al., 2012). a) *Achirus lineatus*, b) *Chriodorus atherinoides*, c) *Cyprinodon artifrons*, d) *Eucinostomus argenteus*, e) *Eucinostomus gula*, f) *Floridichthys polyommus*, g) *Fundulus persimilis*, h) *Lagodon rhomboides*, i) *Mugil curema*, j) *Mugil trichodon*, k) *Sphoeroides testudineus*, l) *Strongylura notata*, m) *Synodus foetens*.

DIVERSIDAD FUNCIONAL

En el mundo existen diferentes patrones, formas y procesos de vida que abarca distintas escalas, tanto temporales como espaciales. En biología, el concepto que define esta variabilidad es la diversidad biológica; definida por Galton (1996) como “la variedad de vida en la Tierra en todos sus niveles, desde los genes hasta los ecosistemas, así como los procesos ecológicos y evolutivos que los sostienen”, y dado que se sitúa dentro de varias escalas resulta ser un concepto muy amplio difícil de cuantificar (Mouchet *et al.*, 2010).

Sin embargo, cuantificar la diversidad biológica es de gran utilidad, por ejemplo, nos permite conocer la complejidad en la composición de una comunidad, lo que impulsa una mejor gestión y conservación de la biodiversidad. Además, ya que la estructura y función de las comunidades pueden ser modificadas como resultado de eventos de extinción-invasión de especies, es posible evaluar el grado de impacto por medio de cambios en la diversidad (Rojas P., *et al.*, 2020).

Comúnmente la diversidad biológica se mide en términos de la diversidad taxonómica, por lo que se toman en cuenta, principalmente, la composición de especies y la abundancia (Magurran, 1988; Tribot *et al.*, 2016), sin embargo, los valores obtenidos por medio de la diversidad taxonómica ofrecen una visión incompleta de la diversidad (Villéger *et al.*, 2010) pues esta aproximación no toma en cuenta la identidad biológica de las especies y la existencia de diferencias ecológicas entre éstas, es por esto que como respuesta a estas limitaciones se desarrolló el concepto de diversidad funcional, en donde se asume un vínculo entre la diversidad de funciones y los procesos ecológicos de las especies (Mao Z., *et al.*, 2020)..

La diversidad funcional se ha propuesto como una alternativa para evaluar la diversidad biológica, y se ha vuelto una herramienta útil para entender la relación entre la diversidad y estructura de las comunidades junto con el funcionamiento de los ecosistemas (Córdova-Tapia, 2016). Puesto que se toman en cuenta las funciones y los rasgos ecológicos de las especies (Díaz y Cabido, 2001; Tribot *et al.*, 2016), ecológicamente podemos definirla como la variedad de rasgos de las especies que determinan cómo los organismos utilizan los recursos de su ambiente (McGill *et al.*, 2006; Mao Z., *et al.*, 2020).

Los rasgos funcionales son aquellos atributos biológicos que influyen en el desempeño de los organismos (Violle *et al.*, 2007; Villéger *et al.*, 2010) y pueden estar relacionados con los procesos y estabilidad de los ecosistemas, así como con modificaciones del hábitat (Hooper *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2010; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015); también son indicativos de las respuestas de las especies frente a las condiciones ambientales (Reiss *et al.*, 2009), así como a los disturbios que se presentan y que pueden asumir el papel de filtros que direccionan la modificación de la estructura y función de las comunidades (Rojas P. *et al.*, 2020).

Muchas veces los atributos funcionales se evalúan desde una aproximación eco morfológica, lo que significa tomar en cuenta la relación de la forma, el desempeño y la ecología de los organismos (Córdova-Tapia, 2016), por ejemplo, en los últimos años esta aproximación se ha desarrollado para el estudio de comunidades ícticas, en donde se reconocen dos funciones clave: obtención de alimento y locomoción, que han sido de

utilidad para su caracterización (Villéger *et al.*, 2010; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015) y en el caso de los rasgos que corresponden a la alimentación se ha documentado que capturan la complejidad trófica que existe en los sistemas bajo estudio (Mao Z., *et al.* 2020). El nicho funcional es el espacio en dónde se desarrollan las funciones clave de una manera óptima debido a la presencia de ciertos rasgos funcionales, los cuales pueden determinar que una especie explote o no un hábitat y se encuentra representado por un espacio multidimensional en donde los ejes son las funciones clave (Rosenfeld, 2002).

En muchas ocasiones, los nichos funcionales de distintas especies se traslapan, lo que significa que presentan funciones ecológicas similares, este proceso es descrito por la redundancia funcional (Peterson, Allen, & Holling, 19998; Standish *et al.*, 2014; Lamothe, *et al.*, 2018); pero para que dos especies sean realmente redundantes es necesario que pertenezcan a un mismo grupo funcional, sustituyan sus poblaciones y presenten los mismos intervalos de tolerancia (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015), por lo que a este proceso también se le conoce como la homogeneización de funciones ecológicas dentro de una comunidad (Rojas, *et al.*, 2020)

El papel del estudio de la redundancia funcional dentro de las comunidades ha sido cada vez más importante para establecer el grado de vulnerabilidad que tiene un ecosistema ante algún disturbio, ya que las diferencias de las funciones entre especies dentro de una comunidad puede influenciar en el nivel de respuesta del sistema ante las perturbaciones, por lo que se ha documentado que, en general, mientras una comunidad presente una mayor diversidad de funciones es posible que su nivel de resiliencia sea más alto respecto a las comunidades con más redundancia funcional (Lamothe, *et al.*, 2018).

GRUPOS FUNCIONALES

La diversidad funcional generalmente se puede medir de dos formas: mediante índices y determinando grupos funcionales (Pla, *et al.*, 2012; Wang, *et al.*, 2018). Sin embargo, el análisis de la DF mediante grupos funcionales ofrece la diversidad de funciones que está presente de forma general en la comunidad, así como especies específicas que son influenciadas por el ambiente, mientras que los índices solo ofrecen una perspectiva de la diversidad general dentro de la comunidad (Wang, *et al.*, 2018).

La clasificación en grupos funcionales es la agrupación discreta de las especies con base en la similitud de rasgos funcionales que presentan entre si (Córdova-Tapia y Zambrano, 2016). Cada conjunto de especies, por lo tanto, realizan funciones ecológicas similares, independientemente de sus relaciones taxonómicas. La base de esta clasificación se encuentra en la agrupación en gremios dependiendo de las características biológicas y ecológicas de las especies (Aguilar-Medrano y Arias-González, 2018).

Los análisis de grupos funcionales en peces generalmente se realizan con base en las relaciones de alimentación en dónde las diferencias entre las dietas de las especies son tomadas en cuenta para determinar el cómo está estructurada la comunidad (Braga, *et al.*, 2012; Aguilar-Medrano, *et al.*, 2019). Sin embargo, actualmente también se han utilizado las características morfológicas de las especies como indicadores que reflejan el uso de hábitat de las especies y la amplitud de su nicho funcional (Villéger, *et al.*, 2010;

Aguilar-Medrano y Calderón Aguilera, 2015; Aguilar- Medrano y Arias González, 2018; Aguilar- Medrano, *et al.*, 2019).

LA DIVERSIDAD FUNCIONAL Y EL TAMAÑO CORPORAL INDIVIDUAL.

El tamaño del cuerpo en peces está relacionado con varios aspectos ecológicos, por ejemplo, reproducción o locomoción y ha sido utilizado para predecir la vulnerabilidad en la depredación, así como cambios en la distribución de especies (Lamothe, *et al.*, 2018).

Es así como el tamaño corporal individual ha ayudado a comprender la estructura de las comunidades ya que el tamaño corporal de los peces se encuentra estrechamente relacionado con su nicho trófico pues la diversidad de tamaños (basada en la diversidad de tamaños corporal individual) de las comunidades de peces puede capturar variaciones intraespecíficas en los nichos tróficos de especies (Brucet, *et al.*, 2018). Se ha reportado que individuos con tallas mayores tienen una dieta más amplia debido a que son capaces de depredar organismos de un mayor rango de tallas comparado con los organismos de especies de peces con tallas menores (Mao Z., *et al.*, 2021) Es así que se ha observado que el evaluar la composición de las redes tróficas constituidas por especies en conjunto con el tamaño de éstas es más informativo que hacerlo por separado (especie o tamaño). Sin embargo, también es importante determinar si las diferencias en las interacciones entre especies cambian a lo largo de sus ontogenias, ya que ni la aproximación basada en especies ni la basada en tamaños por sí solas ofrecerán la información suficiente para reflejar la dinámica funcional de la comunidad (Rudolf, *et al.*, 2014).

Uno de los métodos más utilizados para medir los rasgos funcionales es el de la morfometría tradicional o lineal, sin embargo, al brindar como resultado que cada uno de los atributos medidos es una razón en cuanto a la longitud del individuo siempre presenta un efecto de escala, por lo que no es posible percibir si el cambio de la forma es independiente o no del tamaño (Adams *et al.*, 2004). En ese sentido, la morfometría geométrica se ha propuesto como una alternativa para medir los rasgos funcionales de las especies a lo largo de sus diferentes tallas eliminando el problema del efecto de escala.

MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

Históricamente, la descripción morfológica de los organismos ha sido útil para su clasificación taxonómica en especies de acuerdo a sus similitudes; además, la morfología ha ayudado a denotar la diversidad de vida que existe en el mundo (Adams *et al.*, 2004) Sin embargo, durante mucho tiempo la morfología solo se basó en meras descripciones; y no fue hasta el siglo XX que se desarrollaron métodos para cuantificarla por medio de medidas de longitud, proporciones o ángulos de determinados atributos (Bookstein, 1992). Así fue como nació la morfometría, un método que aportaba información sobre la variación en las formas; pero en combinación con análisis estadísticos proporcionaba la posibilidad de clasificar a los organismos en grupos, así como observar la relación de la

variación de las formas con otras variables como las ambientales (Webster y Sheets, 2010).

A pesar de ser un método útil, la morfometría tradicional presentó algunos inconvenientes al cuantificar las formas ya que éstas se encontraban estrechamente relacionadas con la talla, por lo que la variación en la forma estaba influenciada por la variación del tamaño de los organismos. Además, puesto que las medidas eran lineales, la representación en gráficas que incluyeran la información total de las formas era difícil, ya que al final la relación geométrica de las variables no se conservaba. A finales de 1980 y principios de los 90's se desarrolló un nuevo método en la morfometría, el cual capturaba la geometría de las estructuras y a lo largo de todo el análisis se conservaba esa información; este nuevo método fue llamado morfometría geométrica en él se elimina toda variable ajena a la descripción de la forma, como son el tamaño, la posición y la orientación (Adams, *et al.*, 2004).

Generalmente, el procedimiento que se lleva a cabo inicia con la captura de la forma por medio de la digitalización de landmarks o puntos de referencia que tienen una posición anatómica reconocible y es la misma para todos los organismos o estructuras bajo estudio (Gunz y Mitteroecker, 2013); posteriormente se elimina la influencia de toda variable ajena a la forma como posición, orientación y tamaño, por medio de diversos métodos, sin embargo el más utilizado es el Método de Superposición; finalmente se llevan a cabo los análisis estadísticos, como ACP (análisis de componentes principales), AVC (análisis de variables canónicas), ACPbg (ACP entre grupos), ANOVA (análisis de varianza), y la representación gráfica de los resultados, por ejemplo por medio de rejillas de deformación que ofrecen la visualización de las diferencias de las formas con respecto a una forma consenso (Zelditch, *et al.*, 2004).

Dado que la morfometría geométrica ofrece una cuantificación más comprehensiva de la forma, en los últimos años su aplicación en ecología y evolución ha aumentado (Adams y Otárola-Castillo, 2013).

ANTECEDENTES

Actualmente, muchos estudios han dirigido su interés en la evaluación de la diversidad y función de los organismos en los ecosistemas con una perspectiva basada en los rasgos funcionales, reconociendo qué es lo que hacen los organismos dentro de los ecosistemas y cuántos tipos distintos son necesarios para mantener las funciones de éstos, dejando de lado el enfoque tradicional de la diversidad taxonómica, cuyo principal propósito es conocer cuáles y cuántas especies se encuentran presentes (Reiss *et al.*, 2009).

Trabajos previos han evaluado los grupos funcionales en un conjunto de peces con base en funciones clave como la obtención de alimento y la locomoción. Por ejemplo, Dumay *et al.* (2004) proponen 10 grupos funcionales a partir de 21 especies de peces con base en rasgos funcionales relacionados a el hábitat y adquisición de alimento. Bellwood *et al.*, (2006) evaluaron rasgos funcionales basados en la forma de alimentación, para

obtener una relación entre la funcionalidad morfológica y el nicho trófico de especies de arrecife de coral (un ecosistema con alta diversidad). Dimitriadis *et al.* (2012) evaluaron rasgos funcionales, tres de los cuáles se encuentran relacionados con la estructura trófica (tipo de alimentación, estructura bucal y tipo de alimento), en una comunidad bentónica de aguas salobres para determinar la diversidad funcional. Por otra parte, Villéger *et al.*, (2010) caracterizaron a una comunidad de peces mediante dos funciones clave: locomoción y obtención de alimento, por lo que evaluaron 7 rasgos funcionales para cada función, posteriormente determinaron la diversidad funcional dentro de la comunidad y la compararon con la diversidad taxonómica de la misma; por otra parte, para la zona de la Península de Yucatán se han realizado estudios sobre grupos funcionales de peces como Córdova-Tapia y Zambrano (2016) en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. Además, por medio de morfometría geométrica se han realizado clasificaciones en grupos funcionales de peces, como es el caso de Aguilar-Medrano y Calderón-Aguilera (2016) en el Pacífico Oriental Mexicano; y el trabajo de Aguilar-Medrano y Arias-González (2018) en la zona del Caribe Mexicano clasificando peces asociados a arrecifes.

Para el caso de la laguna la Carbonera, se han realizado estudios enfocados principalmente en la evaluación de la diversidad taxonómica y en la estructura de las comunidades de peces de acuerdo a los gradientes ambientales, principalmente temperaturas y salinidad (Gallardo-Torres *et al.*, 2012; Bonilla-Gómez *et al.*, 2013a; Bonilla-Gómez *et al.*, 2013b); así como análisis de dieta de diferentes especies, muchas de ellas residentes (Palacio-Sánchez y Vega-Cendejas, 2010; Bonilla-Gómez, 2014; Arceo-Carranza y Chiappa-Carrara, 2015). Debido a esto, resulta importante comenzar a evaluar la diversidad biológica de la zona con un enfoque funcional, que pueda aportar mayor información sobre los roles de las especies dentro del ecosistema, así como sus respuestas a las condiciones ambientales variables y su efecto en los procesos ecológicos.

PLANTEAMIENTO

Debido a que en los últimos años ha aumentado la pérdida de especies y los efectos negativos de la introducción de especies exóticas, la evaluación de la diversidad biológica resulta ser de gran ayuda para poder determinar los efectos o cambios en la estructura, así como en los procesos ecológicos de las comunidades. La diversidad funcional se ha propuesto recientemente como una manera alternativa de evaluar a la diversidad biológica. En este sentido, la clasificación de una comunidad de peces en grupos funcionales nos permite observar la redundancia y especialización de las funciones presentes dentro de una laguna costera tropical: La Carbonera, Yucatán, México.

HIPOTESIS

Los hábitos y estrategias de vida y alimentación de las especies forman parte de su adecuación a la dinámica del ambiente y varían de acuerdo con ciclos en escalas temporales cortas, como las que imponen las mareas, estacionales y de largo plazo. Sin embargo, la alimentación y las formas de vida pueden cambiar en los diferentes estadios del ciclo de vida de los organismos. Dado que organismos con dietas similares pueden ser considerados como parte de un nicho funcional, individuos de la misma especie, pero de diferentes tallas, pueden pertenecer a diferentes grupos funcionales.

OBJETIVO

GENERAL

Clasificar a los peces residentes permanentes de “La Carbonera” en grupos funcionales con base en datos morfométricos y de composición de su dieta.

PARTICULARES

- Obtener el tamaño (longitud total) de los individuos de cada especie para generar categorías de talla.
- Analizar la variación de los parámetros ambientales y fisicoquímicos del agua a lo largo del ciclo de muestreo.
- Analizar la variación de la abundancia de las especies residentes de la Carbonera a través de un ciclo de muestreo.
- Analizar la relación de los parámetros ambientales y fisicoquímicos del agua respecto a la distribución de las especies.
- Definir grupos tróficos de las especies residentes por medio de la información disponible en la literatura sobre su dieta.
- Analizar la variación en la forma entre las trece especies residentes y entre tres categorías de tallas (chico, mediano y grande) por medio de morfometría geométrica.
- Definir los grupos funcionales a los que pertenecen las trece especies de peces residentes de la Carbonera de acuerdo con su forma y su alimentación.
- Caracterizar y comparar las relaciones alométricas entre las variables morfológicas de cada especie.
- Determinar si las especies residentes en diferentes categorías de tallas pertenecen a grupos funcionales distintos.

MÉTODO

ÁREA DE ESTUDIO

La laguna de la Carbonera se encuentra en la parte noroeste de la costa de Yucatán ($21^{\circ} 13' 56''$ N; $89^{\circ} 53' 30''$ O), cubre un área aproximada de 2 km^2 (Gallardo-Torres *et al.*, 2012). Se encuentra conectada al mar por medio de un canal formado en 1988 por efecto del huracán Gilberto, la laguna se encuentra bordeada de una barrera de arena (Bonilla-Gómez *et al.*, 2013b), mangle (como *Rhizophora mangle*), y sabana yucateca; mientras que en su interior presenta petenes (Gallardo-Torres *et al.*, 2012).

Limita el oeste con la Reserva Estatal de El Palmar y el este con el municipio de Chuburná, presenta una geología kárstica con una profundidad promedio anual de 0.5 m. La entrada de agua dulce principalmente proviene del Golfo de México, afloramientos de agua subterránea, precipitación y escorrentías. Presenta tres épocas climáticas durante el año: secas, lluvias y nortes (INEGI, 2001).

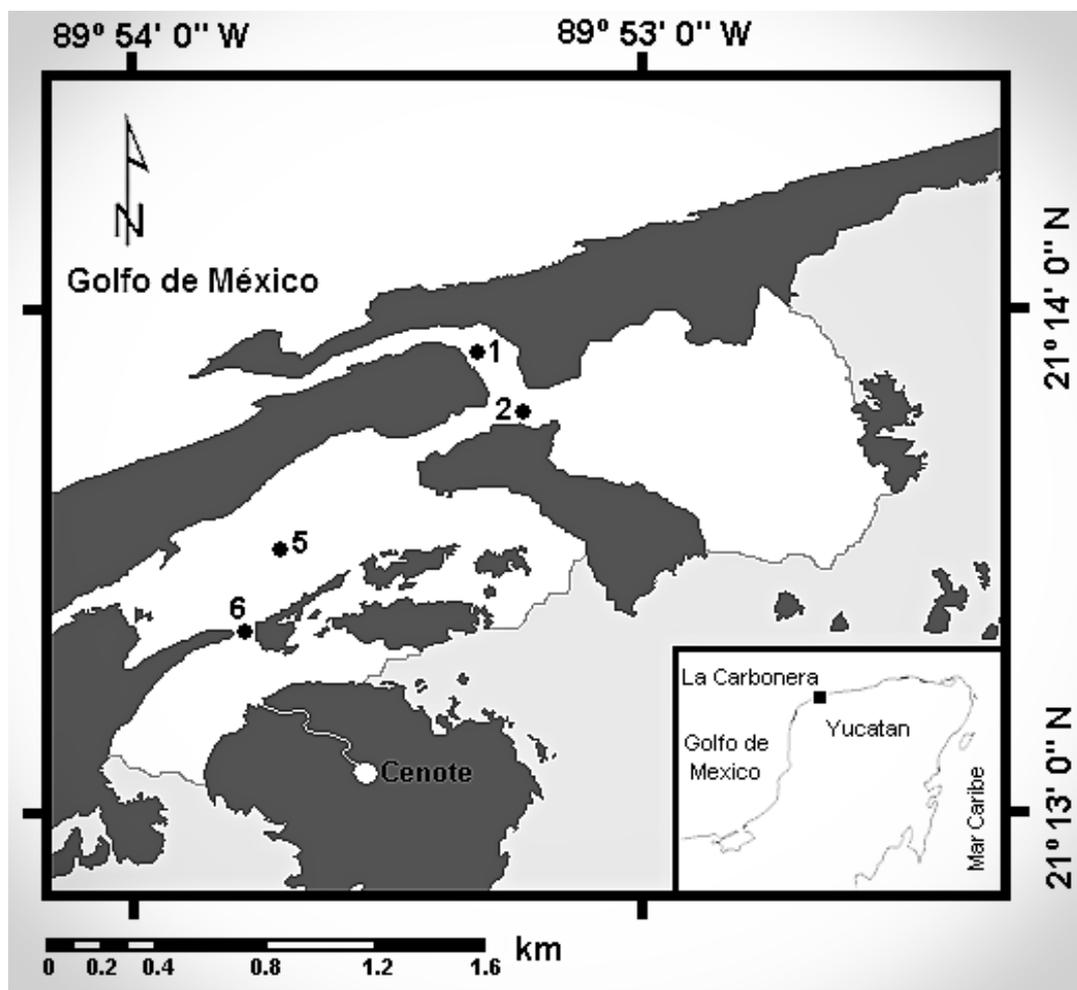


Figura 2. Localización de la laguna costera La Carbonera. Los puntos marcados como 1, 2, 5 y 6 son los sitios de muestreo; las zonas de color gris claro pertenecen a humedales distintos al mangle y las zonas de gris oscuro son parches de mangle. La zona marcada como "cenote" es un afloramiento de agua dulce subterránea. Imagen modificada de Bonilla-Gómez, 2014

TRABAJO DE CAMPO

Se realizaron 5 muestreos de a lo largo de un ciclo anual, desde septiembre de 2018 hasta junio de 2019; abarcando las tres temporadas: lluvias, nortes y secas. Para la temporada de lluvias se realizaron dos muestreos de 24 horas (septiembre y noviembre), para nortes un muestreo de 48 horas (febrero) y en temporada de secas dos muestreos de 24 horas (abril, junio) (Permiso de colecta: PPF/DGOPA-001/20).

Los sitios de muestreo fueron 4: estación 1,2,5 y 6 (figura 2), que abarcan distintas zonas características de la laguna. En cada estación de muestreo y antes de la recolecta de los peces se registraron los parámetros fisicoquímicos del agua (salinidad (%), temperatura (°C), concentración de oxígeno disuelto (mg/l), TDS (sólidos disueltos totales) (g/l), saturación de oxígeno (%) y pH) con la ayuda de un sensor multiparamétrico (YSI 556) y la profundidad fue medida con una sondaleza.

Las horas de captura se establecieron de acuerdo a los diferentes momentos de marea de acuerdo a las predicciones de marea del CICESE (<http://predmar.cicese.mx/>), abarcando así pleamar y bajamar. La captura de los organismos se realizó mediante arrastres utilizando un chinchorro de 15 m de longitud con una caída de 1 m y una abertura de malla de 3 mm. Los peces se colocaron en hielo y posteriormente se fijaron con formaldehído al 10% y se etiquetaron con los datos pertinentes de colecta (fecha, localidad, estación, hora de colecta). Finalmente fueron trasladados al laboratorio de Biología de la Conservación, UNAM sede Parque Científico y Tecnológico de Yucatán, para su procesamiento.



Figura 3. Trabajo de campo en La Carbonera. a) Se muestra el arrastre con chinchorro para la captura de peces. b) Se muestra cómo fue la toma de medida de los parámetros fisicoquímicos de la laguna. (Fotos: Pedro Robles)

TRABAJO DE LABORATORIO

Se realizó la post-fijación de los organismos con alcohol al 70% para facilitar su manejo. Los organismos se identificaron hasta el nivel de especie utilizando las claves de Castro-Aguirre *et al.* (1999); Greenfield & Thomerson (1997); Schmitter-Soto (1998); Carpenter (2002); McEachran & Fechhelm (2005). También se midió la longitud total (LT, cm) y se registró el peso (g) individual de todos los organismos.

ANÁLISIS DE DATOS

Categorización por tallas

Con el registro de la LT se generaron tres clases de talla para cada una de las especies durante todo el ciclo anual (Ver Anexo I). Las clases de talla se obtuvieron por medio del software Statistica v8 (StatSoft, Inc., 2007).

La categorización por tallas se realizó con los datos de todo el ciclo anual y no por temporada ya que se observó una variación temporal en la distribución de las tallas en la mayoría de las especies.

Parámetros ambientales

Cada una de las variables ambientales se analizó por medio de la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis para la comparación de muestras múltiples. Se compararon los datos correspondientes entre temporadas y entre estaciones. Los análisis se realizaron en el programa Statistica v8 (StatSoft, Inc., 2007).

Abundancia de las especies residentes

Se realizaron ANOVA de dos vías para determinar si existían diferencias significativas de la abundancia de las especies entre estaciones y entre temporadas. Los análisis se llevaron a cabo con el programa Statistica v8 (StatSoft, Inc., 2007).

Análisis de redundancia (RDA)

Se llevó a cabo un análisis de redundancia (RDA) para evaluar la relación de los parámetros fisicoquímicos y la abundancia de las especies. El análisis se realizó por medio del software de acceso libre R v 3.6.1. En este caso las variables explicativas fueron los parámetros fisicoquímicos y las variables de respuesta la abundancia de las especies; además se evaluaron a través de las tres temporadas: lluvias, nortes y secas. Se eliminaron las variables explicativas que rebasaran un coeficiente de colinealidad superior a 10 según lo recomendado por Bocard *et al.* (2011).

Posteriormente se realizó una prueba de ANOVA para evaluar la significancia del modelo, se obtuvo la r^2 de la relación y se verificó la colinealidad de las variables ambientales con el fin de eliminar aquellas con valores altos.

Determinación de las agrupaciones tróficas de las especies residentes permanentes.

Por medio de una búsqueda bibliográfica se obtuvieron las dietas reportadas de las especies residentes de la Carbonera; los estudios en su mayoría pertenecen a la zona de la costa norte de Yucatán (Ver Anexo II).

Con la información disponible se generó una matriz de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis y posteriormente se realizó un clúster (UPGMA) para agrupar a las especies en grupos tróficos; posteriormente se realizó un análisis de similitud (SIMPROF).

Los grupos resultantes del clúster fueron identificados mediante la clasificación de peces estuarinos propuesta por Elliot *et al.* (2007) en donde se agruparon a las especies de acuerdo con la composición de su dieta en zoobentófagos, piscívoros, omnívoros, herbívoros de macrofitas, herbívoros fitoplactofagos, y detritívoros.

MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

Registro fotográfico

Para cada temporada climática, se seleccionaron 30 individuos por clase de talla de cada especie (en algunos casos la muestra fue menor) para ser fotografiados. Los individuos seleccionados debían encontrarse siempre en las mejores condiciones y con sus estructuras completas, en caso contrario eran eliminados.

Siguiendo las recomendaciones de Zamudio *et al.* (2016), los individuos se colocaron sobre una superficie negra siempre orientados sobre su lado izquierdo (Figura 4), con sus aletas extendidas, su número de identificación y una medida de referencia.

Las imágenes se tomaron con ayuda de una cámara réflex Nikon D7100. Los lentes utilizados fueron de 60mm para tallas mayores a 5 cm y de 80 mm para aquellos individuos que medían por debajo de los 5 cm. También se utilizaron flashes Nikon SB-700 AF con luz blanca, y posicionados de tal forma que se evitara la presencia de sombras en la imagen.

Las fotografías fueron etiquetadas con el nombre de la especie, clase de talla, temporada y número de individuo, Además se separaron en carpetas para facilitar su manejo.

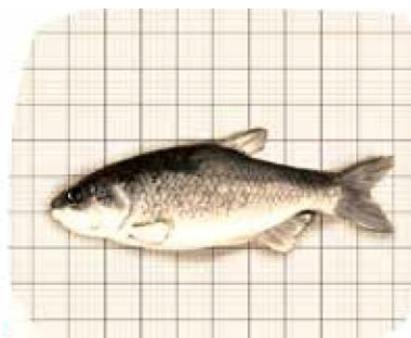


Figura 4. Orientación de los organismos recomendada al momento de fotografiarlos. Se muestra que la imagen no debe presentar deformaciones como consecuencia del lente de la cámara.

Imagen tomada de Zamudio *et al.* (2016).

Digitalización de landmarks.

La configuración de marcas utilizada fue la propuesta por Aguilar-Medrano y Arias-González (2018) debido a que puede ser aplicada a un gran número de especies. En este caso se tomó en cuenta toda la forma del cuerpo de los organismos puesto que pueden estar relacionados la forma del cuerpo y los hábitos alimenticios de las especies (Farré *et al.* 2013).

Con ayuda del programa tpsDig (Rohlf, FJ, 2017) se realizó la digitalización de las imágenes de los individuos seleccionados por especie y clase de talla.

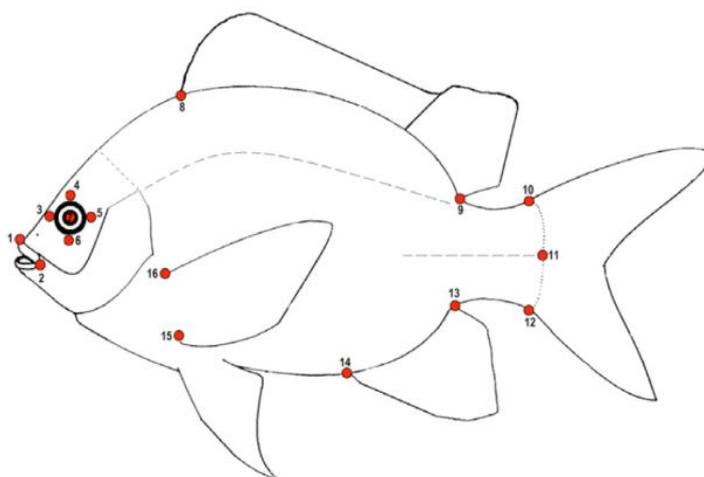


Figura 5. Configuración de landmarks utilizada en el análisis de morfometría geométrica. Un total de 16 landmarks: 1-2 (boca), 3.7 (ojo), 8-9 (aleta dorsal), 10-12 (pedúnculo caudal), 13-14 (aleta anal), 15-16 (inserción de la aleta pectoral). Configuración basada en la propuesta de Aguilar-Medrano y Arias-González (2018).

Superposición Procrustes Generalizada (PG).

Por medio de la paquetería disponible en el software R (R Core Team, 2019) correspondiente para análisis morfométricos (*morpho*, *shapes*, *geomorph*) se realizaron los distintos análisis estadísticos con ayuda de las coordenadas de forma derivadas de la superposición Procrustes. Generalizada (PG). Por medio del paquete *geomorph* se realizó la superposición PG y se visualizó la alineación de las coordenadas de forma respecto a la forma consenso de todas las especies en las tres categorías de talla designadas.

Análisis de la variación en la forma.

Con ayuda del paquete *geomorph* se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el fin de visualizar la variación de forma. Para realizar este análisis se utilizaron las coordenadas de forma resultantes de la superposición PG y como grupos a las especies residentes. Se utilizó el ACP ya que el número de muestras (fotografías) dentro de las especies y dentro de las clases de tallas diferían mucho entre sí (Ver Anexo VII).

También se visualizaron las deformaciones de los CP extraídos. Por medio de la función `plotRefToTarget` se obtuvieron las deformaciones de las landmarks de cada CP mínimo (min) y máximo (max) respecto a la forma consenso en forma de vector. También se obtuvieron las deformaciones correspondientes a las interacciones entre los CP max y min.

Posteriormente se evaluó cuántos CP debían ser retenidos para los siguientes análisis, en este caso se utilizó la función `nBartlett` del paquete *nFactors* que arrojó los resultados de la prueba de Anderson, un análisis de homogeneidad de varianzas entre los componentes. Además, para visualizar el porcentaje de varianza explicado por los componentes principales (CP) se trazó un gráfico de sedimentación que muestra a los CP frente a su valor propio ordenándolos desde el más grande hasta el menor. Para evaluar la significancia de los CP se realizó un Análisis de varianza multivariado (MANOVA) tomando en cuenta como grupos a las trece especies residentes.

Mediante la distancia de Mahalanobis se obtuvieron las distancias entre especies por medio del paquete *MASS* y se utilizaron los “scores” de los CP extraídos. Posteriormente se realizó un clúster con los datos de distancia entre las trece especies y las tres categorías de talla obteniendo como resultado los morfo-grupos por medio del método UPGMA.

Para validar los morfo-grupos se realizó una prueba de permutación de pares (Pairwise test) que analiza la variación entre medias grupales. Los valores significativos indican que existen diferencias entre los grupos. La prueba fue ajustada con el método Holm, que es el más adecuado ya que tiene un potente control sobre la tasa de error (R Core Tema, 2019).

AGRUPAMIENTO DE LAS ESPECIES EN GRUPOS FUNCIONALES

Los análisis de esta sección se realizaron con el software R (R Core Team, 2019). Dentro de cada grupo trófico formado en los análisis previos se realizó la superposición Procrustes generalizada (PG) a los datos de la forma tomando en cuenta como grupos independientes a cada categoría de talla (I, II y III) de las especies. Se realizó un ACP para visualizar la variación en la forma y la posible asociación de los grupos, posteriormente se realizó un MANOVA para evaluar si existían diferencias significativas entre los grupos.

Se evaluó cuántos CP retener y posteriormente se conformaron los clústeres de cada grupo trófico mediante la distancia de Mahalanobis. Para validar cada morfo-grupo se realizó una prueba de permutaciones (1000) de pares.

EVALUACIÓN DE LA ALOMETRÍA EN LAS ESPECIES RESIDENTES.

Los análisis alométricos de esta sección fueron realizados por medio del software R (R Core Team, 2019). Para evaluar la alometría de las especies se realizó una regresión simple entre el tamaño y la forma. Para evaluar la significancia del modelo se realizó un ANOVA. También se observó la deformación entre el valor mínimo predicho del tamaño y el valor máximo en forma de vectores.

Después, se realizó un ANCOVA para evaluar si la covarianza entre tamaño y forma era significativa, se obtuvo una gráfica de regresión entre el tamaño [$\log(\text{Csize})$] y el valor predicho de regresión (PredLine).

Posteriormente se realizó un MANCOVA para evaluar las diferencias en las pendientes alométricas de las especies.

RESULTADOS

CARACTERIZACIÓN DEL AMBIENTE

Los parámetros hidrológicos que mostraron una diferencia significativa ($p < 0.05$) fueron la salinidad, temperatura y los TDS, por medio de la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis.

La salinidad a lo largo de las temporadas mostró diferencias significativas ($p < 0.01$) (figura 6) y por medio de la comparación múltiple de medias se observó una diferencia significativa ($p < 0.01$) entre los valores de la temporada de lluvias con respecto a los valores registrados para nortes y secas (Ver Anexo III). Así, para la temporada de lluvias se registraron valores menores de salinidad con un promedio de 33.28 %. En la época de nortes el valor promedio fue de 39.52 %, y para secas fue de 41.79 %. Con respecto a la salinidad en los distintos sitios de muestreo (1, 2, 5 y 6) no se observaron diferencias significativas ($p = 0.30$), sin embargo se puede notar que la salinidad en los sitios 1 y 2 fue mayor que la registrada en los sitios 5 y 6 (figura 6); el sitio 1 presentó un valor promedio de 39.59 %, el sitio 2 de 39.58 %, el sitio 5 de 37.19 %, y el sitio 6 de 36.40 %, en ese sentido es importante resaltar que los sitios 1 y 2 se encuentran con una mayor afluencia del medio marino respecto a los sitios 5 y 6.

La temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$) mostró diferencias entre las temporadas (figura 6); en la temporada de lluvias el promedio fue de 29.70 $^{\circ}\text{C}$, para nortes de 26.20 $^{\circ}\text{C}$ y para secas de 28.05 $^{\circ}\text{C}$. Los resultados de la comparación múltiple de medias mostraron que las diferencias se presentan entre las temperaturas registradas durante la temporada de nortes con respecto a las registradas en lluvias y secas (Ver Anexo III). Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) de la temperatura entre los sitios de muestreo (figura 6).

Respecto al oxígeno disuelto (mg/l), no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre temporadas, sin embargo, se registraron valores mayores durante la temporada de lluvias (figura 6); el valor promedio de oxígeno disuelto durante la temporada de lluvias fue de 6.78 mg/l, para nortes de 6.01 mg/l y para secas 5.85 mg/l. Tampoco se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los sitios de muestreo (Ver Anexo III).

El pH no presentó diferencias significativas ($p=0.17$) a lo largo de las temporadas (ver figura 6); en lluvias el promedio del pH fue de 8.23, durante nortes fue de 8.15 y para secas el valor promedio fue de 8.12. A demás, entre los sitios de muestreo tampoco se encontraron diferencias significativas (ver Anexo III).

Para los TDS se encontraron diferencias significativas ($p < 0.01$) entre temporadas (Figura 7), y por medio de la comparación múltiple de medias se encontró que existen diferencias entre los valores registrados durante la temporada de lluvias con respecto a las temporadas de nortes y secas (ver Anexo III); así el valor promedio de TDS para lluvias fue de 32.92 g/l, para nortes de 38.43 g/l, y para secas de 40.36 g/l. Con respecto a los sitios de muestreo no se encontraron diferencias significativas ($p=0.37$) (Figura 7).

La profundidad a lo largo de las temporadas no mostró diferencias significativas ($p=0.46$) (Figura 7); con respecto a el valor promedio para lluvias fue de 36.65 cm, para nortes de 50.68 cm, y para secas de 47.28 cm. Entre sitios de muestreo si se encontraron diferencias

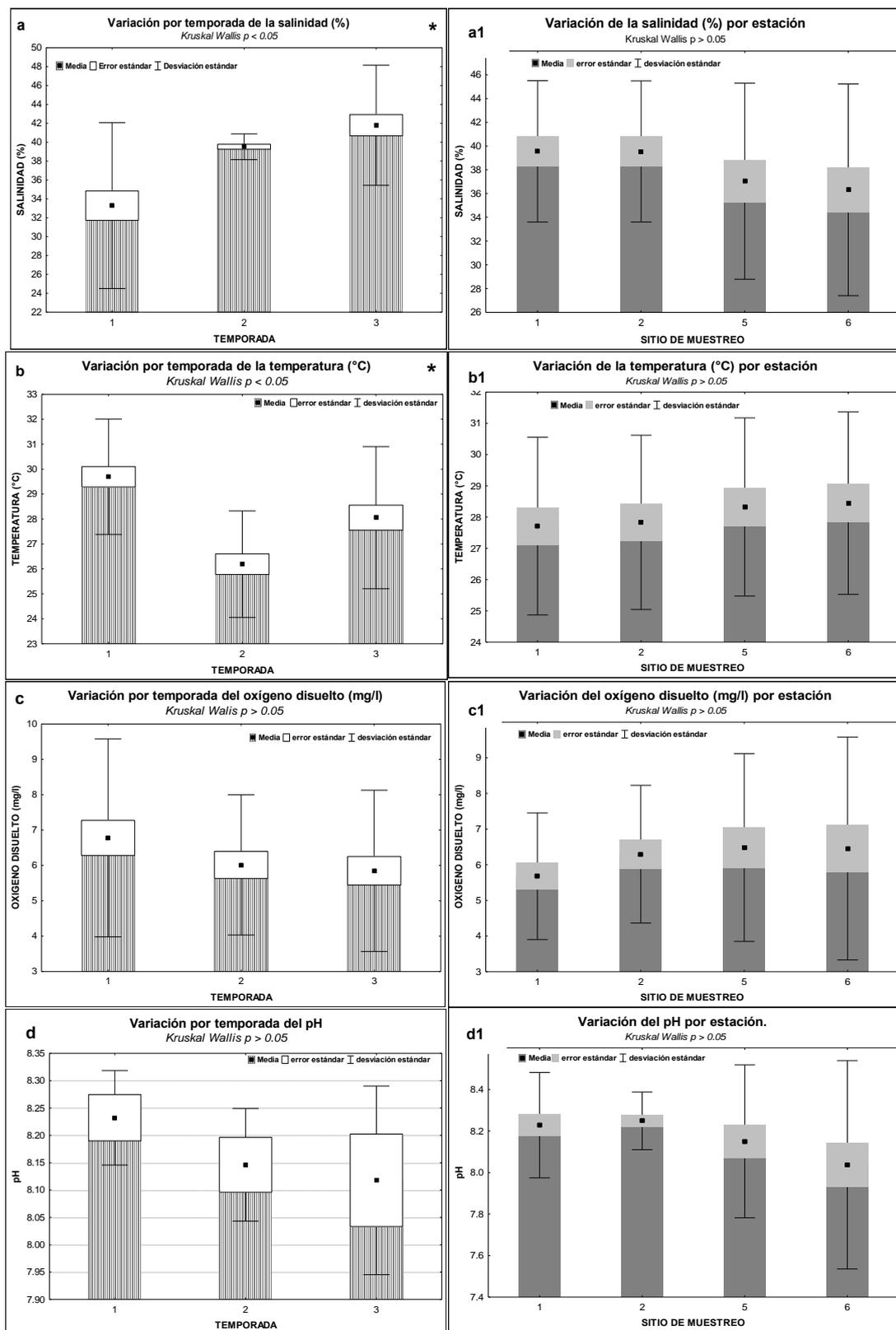


Figura 6. Gráficas de la variación de los parámetros ambientales temporal y espacialmente en La Carbonera durante el periodo 2018-2019. a) Variación de la salinidad (%) a lo largo de las temporadas ($p < 0.05$); (a1) Variación de la salinidad (%) sitios; b) Variación de la temperatura (°C) a lo largo de las temporadas climáticas ($p < 0.05$); (b1) Variación de la temperatura del agua (°C) entre sitios; c) Variación por temporada del oxígeno disuelto (g/l) ;(c1) variación del oxígeno disuelto (g/l) entre sitios; d) Variación del pH a lo largo de las temporadas, (d1) variación del pH entre sitios.

*Se observaron diferencias significativas

significativas ($p < 0.05$) (figura 7) y por medio de la comparación múltiple de medias se observó que el sitio 1 registró valores diferentes con respecto a los sitios 2, 5 y 6, además, el sitio 5 mostró diferencias con el sitio 6 (ver Anexo III).

La temperatura ambiente ($^{\circ}\text{C}$) no presentó diferencias significativas a lo largo de las temporadas ($p=0.97$) (Figura 7). Durante la temporada de lluvias la temperatura ambiente promedio fue de 28.79°C , para nortes de 28.92°C y para secas de 28.54°C . Entre los sitios de muestro tampoco se encontraron diferencias significativas ($p=0.94$) (ver Anexo III).

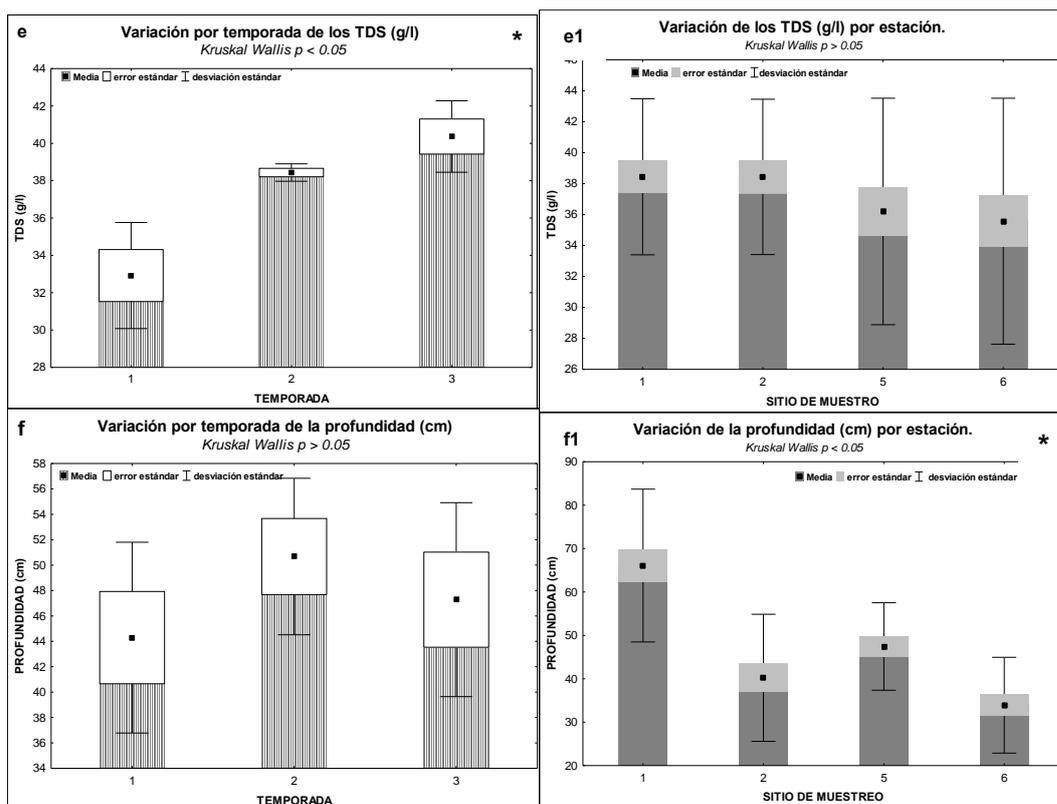


Figura 7. Gráficas de la variación de los parámetros ambientales temporal y espacialmente en la Carbonera durante el periodo 2018-2019. e) Variación de los TDS (g/l) por temporada ($p < 0.05$); (e1) variación de los TDS (g/l) entre sitios; f) Variación de la profundidad (cm) a lo largo de las temporadas; (f1) variación de la profundidad (cm) entre sitios ($p < 0.05$)

**Se observan diferencias significativas*

ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES RESIDENTES

Durante las campañas de muestreo (2018-2019) se recolectaron 4955 organismos pertenecientes a las especies residentes, de los cuales 2466 se obtuvieron en los muestreos de la temporada de lluvias, 479 en la temporada de nortes y 2010 en la temporada de secas.

La especie más abundante fue *Eucinostomus gula* con 2777 organismos colectados, seguida de *Eucinostomus argenteus* (632) y *Floridichthys polyommus* (603). La especie de menor abundancia fue *Cyprinodon artifrons* con solo 9 individuos colectados.

Por medio del análisis de varianza ANOVA de dos vías se observaron diferencias significativas de las abundancias entre las especies y entre temporadas (Ver Anexo IV); sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre sitios de muestreo, ni entre temporada-especies y sitios-especies (Figura 8).

Entre las temporadas, aunque en la de lluvias se registró un mayor número de individuos colectados, fue en la de secas en donde se presentó en la mayoría de las especies una abundancia más alta. Esto debido a que *Eucinostomus gula* fue la especie que aportó una gran cantidad de individuos durante la temporada de lluvias.

En el caso de *Mugil curema* no se obtuvieron individuos durante la temporada de nortes, *Lagodon rhomboides* solo registró un individuo durante la misma temporada, mientras que *Fundulus persimilis* registró un solo individuo durante lluvias.

Respecto a Los sitios de muestreo, fue en el sitio 2 en donde se registraron las mayores abundancias de las especies a lo largo del período de muestreo.

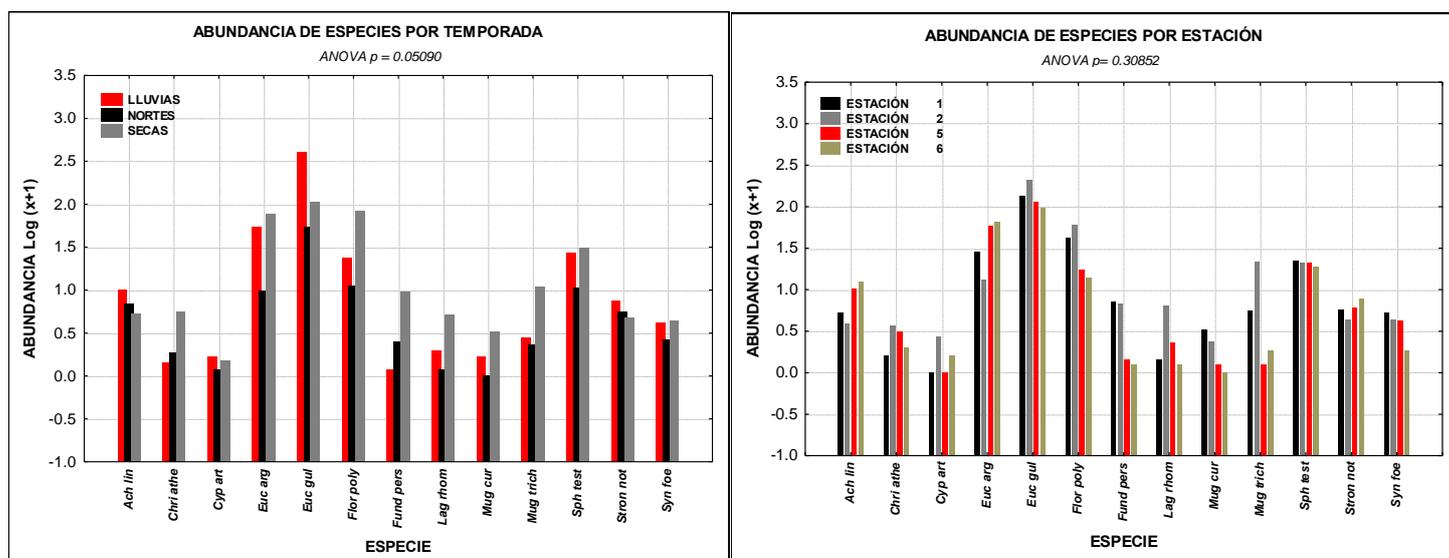


Figura 8. Abundancia (log (x+1)) de las especies residentes de la Carbonera. a) Abundancia de las especies a lo largo de las temporadas, no se observaron diferencias significativas entre las abundancias de cada especie por temporada ($p > 0.05$); b) Abundancia de las especies residentes a lo largo de los sitios de muestreo, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$).

ANÁLISIS DE REDUNDANCIA (RDA) DE LAS VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS/ABUNDANCIA DE ESPECIES.

El análisis de redundancia se realizó en un primer caso con todas las variables físico químicas registradas, sin embargo, el modelo no fue significativo y, al evaluar la colinealidad de las variables, se identificaron valores altos correspondientes a la salinidad y al oxígeno disuelto (OD) como resultado de la presencia de una correlación entre sólidos disueltos totales (TDS) y saturación de oxígeno respectivamente, por lo que éstas dos últimas variables se eliminaron y se realizó nuevamente el análisis con las variables de temperatura, pH, oxígeno disuelto, salinidad, humedad relativa y profundidad como las explicativas. En este caso el modelo resultó significativo (ANOVA $p = .002$), con una r^2 de 78% (Figura 9). Los primeros 3 ejes explicaron el 69% de la varianza: RDA1 (41%), RDA2(19%) y RDA3 (8%).

En el eje RDA1 las especies que obtuvieron puntajes mayores fueron *Mugil trichodon* y *Fundulus persimilis*, mientras que *Eucinostomus gula* y *E. argenteus* presentaron mayores puntajes en el RDA2. En cuanto a los parámetros físicoquímicos fue el pH el que presentó un puntaje mayor en el RDA 1, mientras que la temperatura presentó el puntaje más alto en el RDA2, seguido de la salinidad y el oxígeno disuelto.

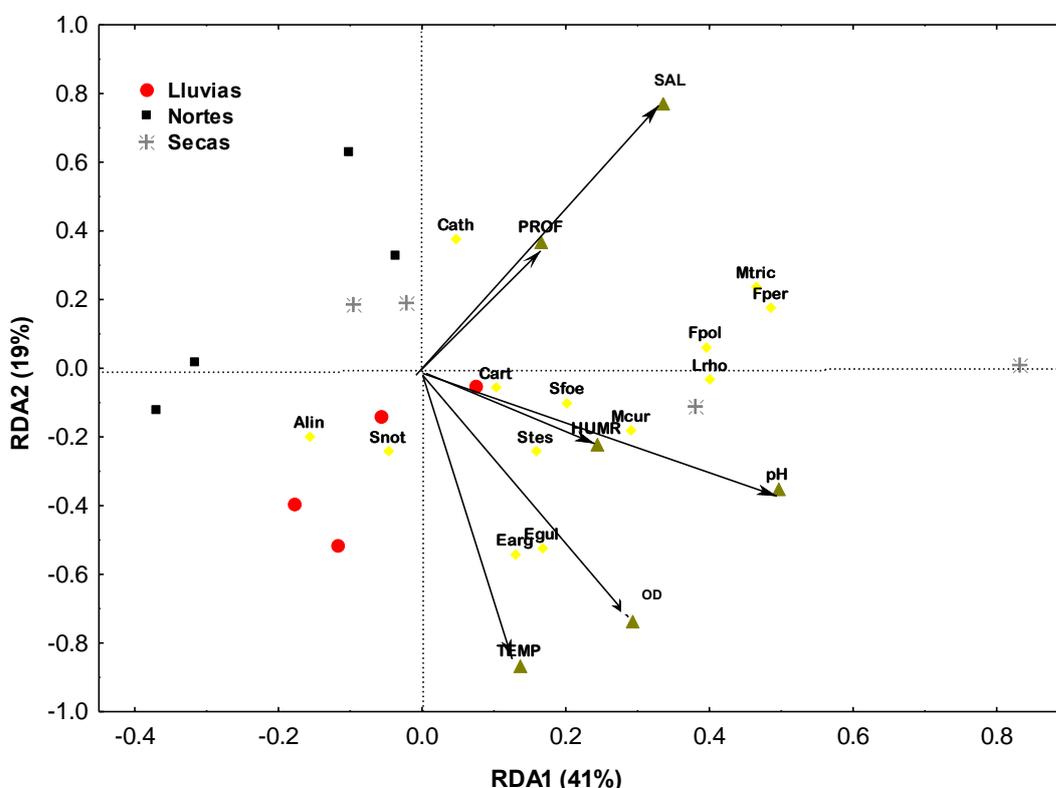


Figura 9. Triplot del análisis de redundancia (RDA) definido por los primeros dos eigenvectores. Se observa la disposición de las especies respecto a las variables físico-químicas y las temporadas. El RDA1 se encontró mayormente asociado al pH y salinidad, mientras que el RDA2 a la temperatura.

*SAL: salinidad, PROF: profundidad, HUMR: humedad relativa, OD: oxígeno disuelto, TEMP: temperatura.

(Para la nomenclatura de las especies ver ANEXO V)

ASOCIACIÓN EN GRUPOS TRÓFICOS DE LAS ESPECIES RESIDENTES

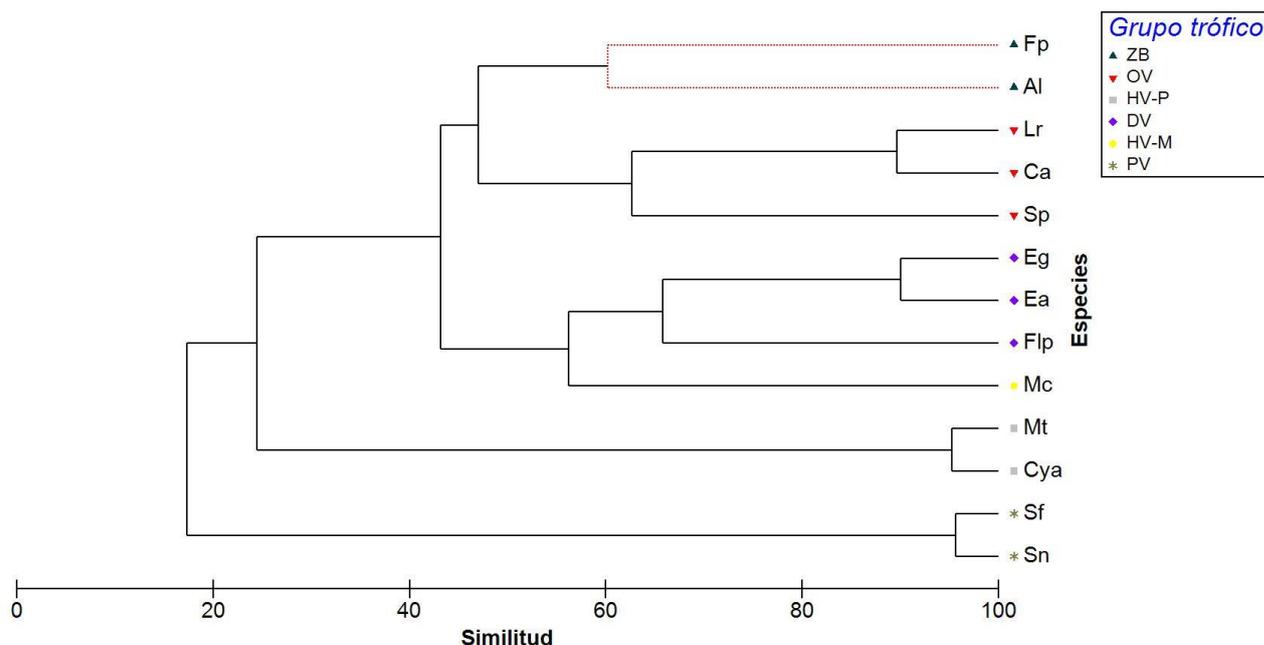


Figura 10. Clúster de las trece especies residentes basado en su alimentación. Se observa la conformación de 6 grupos tróficos de acuerdo a lo propuesto por Elliot *et al.* (2007). Estos grupos son: zoobentófagos (ZB), omnívoros (OV), herbívoros-fitoplanctófagos (HV-P), detritívoros (DV), herbívoros de macrofitas (HV-M) y piscívoros (PV). Se utilizó el índice de Bray Curtis para formar la matriz de similitud entre las dietas de las especies. (Fp: *Fundulus persimilis*, Al: *Achirus lineatus*, Lr: *Lagodon rhomboides*, Ca: *Chriodorus atherinoides*, Sp: *Sphoeroides testudineus*, Eg: *Eucinostomus gula*, Ea: *Eucinostomus argenteus*, Flp: *Floridichthys polyommus*, Mc: *Mugil curema*, Mt: *Mugil trichodon*, Cya: *Cyprinodon artifrons*, Sf: *Synodus foetens*, Sn: *Strongylura notata*).

El análisis clúster (UPGMA) mostró 6 grupos tróficos con base en el índice de Bray Curtis, estos grupos fueron evaluados a través de un análisis de varianza ANOVA que resultó significativo ($p > 0.05$) para las diferencias entre los grupos tróficos. La caracterización de cada grupo se hizo siguiendo lo sugerido por Elliot *et al.* (2007) para peces estuarinos.

Por tanto, se obtuvieron 6 grupos tróficos que corresponden a las especies residentes de La Carbonera, basado en la información de las dietas de las especies disponible en la bibliografía. El primer grupo de los zoobentófagos se encuentra compuesto por *Fundulus persimilis* y *Achirus lineatus*; el grupo de los omnívoros se encuentra formado por *Chriodorus atherinoides*, *Lagodon rhomboides* y *Sphoeroides testudineus*; el grupo de los detritívoros está conformado por *Eucinostomus gula*, *E. argenteus* y *Floridichthys polyommus*; el grupo de herbívoros de macrofitas solo está formado por *Mugil curema*; el grupo de los herbívoros fitoplanctófagos se formó por *Cyprinodon artifrons* y *Mugil trichodon*; y por último en el grupo de los piscívoros se encuentran *Synodus foetens* y *Strongylura notata*.

MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

Un total de 945 fotografías fueron procesadas digitalizando un total de 16 landmarks. Se realizó la superposición por medio del método Análisis Procrustes Generalizado (APG), de donde las coordenadas alineadas Procrustes se utilizaron como variables en los análisis posteriores. El tamaño del centroide (raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas de cada punto de referencia antes del APG) se utilizó como un indicador del tamaño.

En la figura 11 se muestran las coordenadas de forma alineadas de todos los organismos, los puntos de mayor tamaño representan las landmarks (16) de la forma consenso. Los puntos más pequeños representan cada uno de las landmarks de cada organismo.

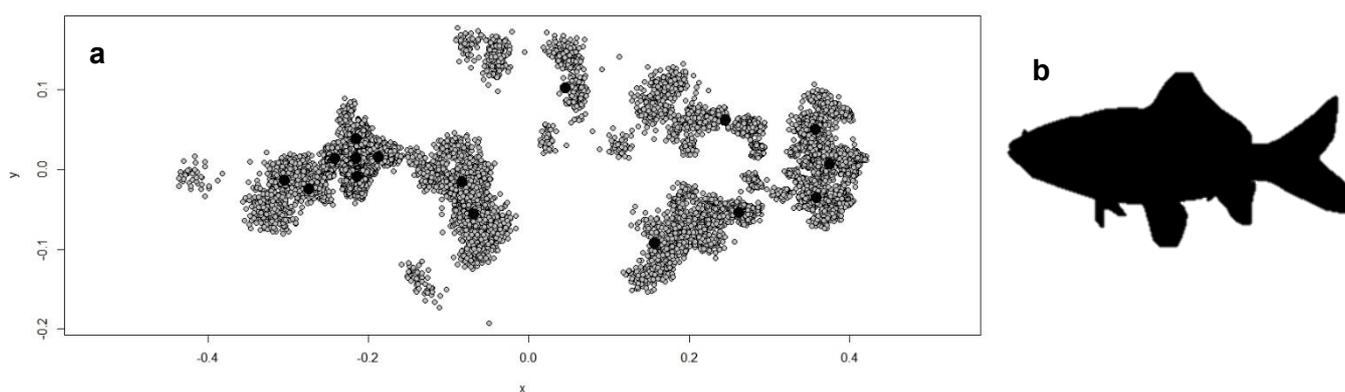


Figura 11. Superposición de los landmarks de las trece especies por el método de Procrustes Generalizado. a) Se observan los puntos negros de mayor tamaño que representan las 16 landmarks correspondientes a la forma consenso. Los puntos grises corresponden a cada uno de las landmarks de cada organismo de las trece especies residentes, b) Se muestra una forma aproximada de la forma consenso.

Como primer análisis se realizó un análisis de componentes principales (ACP) global con las coordenadas de forma alineadas de todas las especies residentes y las tres categorías de talla de cada una. Fue explicado el 76% de la varianza por los dos primeros componentes (CP1 59% y CP2 17%) (Figura 12).

Para poder visualizar mejor las diferencias de forma descritas por los principales ejes de variación se trazó un morfoespacio (CP1 frente a CP2) identificando cada especie dentro de ese espacio. Además, para visualizar la variación de la forma asociada a cada componente principal (1 y 2) se utilizaron cuadrículas de deformación de placa delgada.

Posteriormente se evaluó cuántos CP retener y por medio de la prueba de Anderson ($p < 0.05$) de homogeneidad de varianzas, se definió que los primeros dos componentes principales explican el 76% de la varianza de los datos de forma. Además, se graficaron los CP frente a la varianza que explican y, como se muestra en la figura 13, es en el CP2 en donde se da un punto de inflexión, o bien es donde la función de la gráfica cambia de tendencia, además se ha observado que los componentes principales que explican más del 5% de la varianza son los más representativos (Zelditch *et al.*, 2004). Por esta razón, sólo los primeros dos componentes principales se tomaron en cuenta para los análisis posteriores.

Con los CP1 y CP2 se evaluó la dirección de la deformación de la forma de las especies respecto a la forma consenso por medio de la función `plotRefToTarget` de *geomorph*. En la figura 14 se presenta la deformación que corresponde al CP1min. Se observa que la dirección de las deformaciones de las landmarks 1-7 tiende hacia el centro, estos puntos representan un estrechamiento del hocico y del ojo, mientras que la correspondiente a los puntos 8-14 que conforman la zona de la aleta dorsal, la aleta caudal y la aleta anal, tiende hacia afuera (un ensanchamiento de la zona posterior del cuerpo), principalmente los puntos 8 y 14 son los que presentan una mayor magnitud en la deformación. En el caso del CP1max, la dirección de las deformaciones se invierte respecto a las presentadas por el CP1min, en este caso nuevamente son los puntos 8 (aleta dorsal) y 14 (aleta anal) los que presentan una mayor magnitud en la deformación (Figura 12).

El CP2min presenta una dirección de las deformaciones hacia el centro, lo que hace suponer que existe un estrechamiento del cuerpo de los organismos, además son las landmarks 8,9 (aleta dorsal), 13 y 14 (aleta anal) los que presentan una mayor magnitud en su deformación. Las direcciones de deformación del CP2max presentan un comportamiento contrario a las del CP2min, en este caso las deformaciones tienden a ir hacia afuera, representando una forma más ancha de los organismos en la parte central del cuerpo, en este caso los puntos 8,9 (aleta dorsal), así como, 13-16 (aleta dorsal y aleta pectoral) son los que presentan una mayor magnitud en la deformación (Figura 12).

En el caso de las deformaciones asociadas a los primeros dos componentes principales (Figura 13), la correspondiente al CP1min se encuentra más asociada a las formas que presenta *Achirus lineatus*, favoreciendo la conformación de una silueta más redonda. Como se puede observar, las deformaciones que corresponden a las aletas caudal y anal (8,9,13 y 14) tienden a tener una magnitud mayor de deformación, lo que puede explicarse al observar la disposición de estas dos aletas en *A. lineatus* que cubren casi completamente se cuerpo desde la parte anterior hasta la parte posterior. En el caso de la boca, las landmarks asociados (1 y 2) mostraron una tendencia de la dirección de deformación hacia la sección posterior, por lo que la boca no podría ser considerada prominente. Sin embargo, es importante recordar que, en condiciones naturales, esta especie no mantiene la posición del cuerpo como lo harían otras especies pues mantiene una posición paralela al sedimento. Así, la forma de explotar los recursos es diferente con respecto a las otras especies residentes.

En lo que corresponde al CP1max, la deformación muestra un estrechamiento de las aletas dorsal y anal ya que las landmarks (8,9, 13 y 14) tienden en una dirección opuesta uno del otro, además las landmarks del pedúnculo caudal (10,11 y 12) van en una dirección hacia el interior del cuerpo deformándolo para formar una aleta caudal menos elongada. Sin embargo, las landmarks que corresponden a la boca (1,2) tienden a ir hacia afuera mostrando una boca más prominente. Estas deformaciones pueden estar asociadas a la forma que presentan *Fundulus persimilis* y *Sphoeroides testudineus*. En ésta es evidente que tanto la aleta dorsal como la anal son más estrechas.

En las deformaciones referentes al CP2min podemos observar que las landmarks correspondientes a las aletas dorsal, anal y al pedúnculo caudal (8-14) tienden a deformarse hacia el centro del cuerpo. Estas deformaciones pueden asociarse con la forma elongada que presentan *Strongylura notata* y *Chriodorus atherinoides*, ya que es común que su cuerpo sea estrecho y alargado. Con respecto a las landmarks de la boca

(1, 2) se puede observar que las deformaciones van en sentido contrario, probablemente asociado a la característica mandíbula alargada de *S. notata*.

Por último, las deformaciones asociadas al CP2max corresponden a las especies con un cuerpo oval como *Floridichthys polyommus*, *Cyprinodon artifrons*, *Eucinostomus gula*, *E. argenteus* y *Lagodon rhomboides*. La dirección de las deformaciones correspondientes a las landmarks de las aletas dorsal y anal (8,9, 13 y 14) tienden a ir hacia afuera favoreciendo a una forma más alta en la zona central del cuerpo. Las landmarks que corresponden al pedúnculo caudal (10,11 y 12) tienden a ir hacia afuera del cuerpo mostrando una tendencia de alargar la parte posterior de las especies. Además, las landmarks asociados a la boca (1, 2) muestran una tendencia de direccionarse hacia el interior del cuerpo, mostrando una boca que no es prominente. Sin embargo, en *E. gula* y *E. argenteus* se ha descrito la presencia de una boca protractil (Gallardo-Torres *et al.*, 2014) que les permite alargar su boca hacia afuera. Dado que en este trabajo todos los organismos fueron fotografiados con la boca cerrada no fue posible percibir esta particularidad de dichas especies.

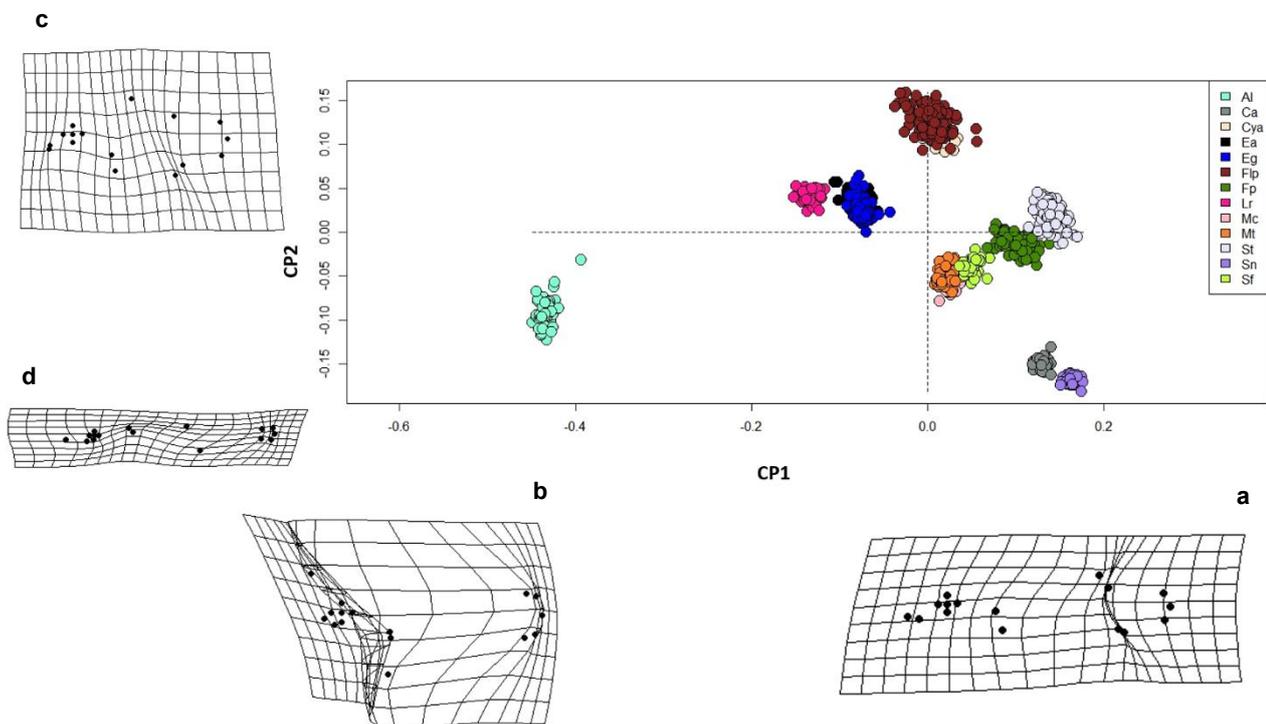


Figura 12. Gráfica del PCA general. Se puede visualizar las variaciones explicadas de la forma entre las 13 especies residentes (CP1 59% y CP2 17%), además se observan las deformaciones de la forma sobre el PC1 para el CP1max (a) y PC1min (b); y sobre el PC2 las correspondientes a PC2max (c) y PC2min (d). Magnitud de las deformaciones = 1.5. (Para nomenclatura de las especies ver Anexo V)

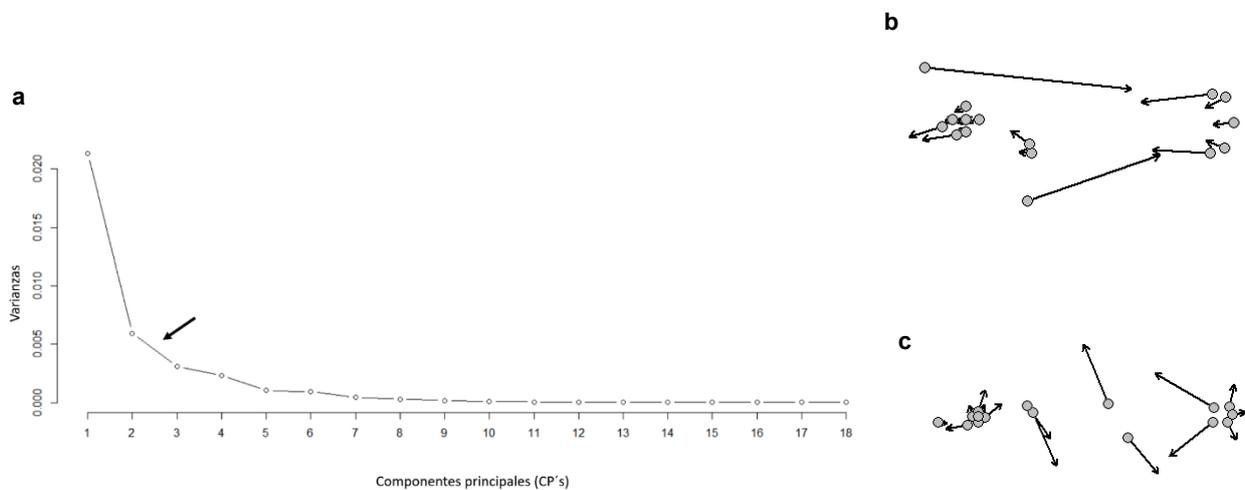


Figura 13. Gráfica de sedimentación de los CP de la varianza en la forma de todas las especies residentes. a) Se observa la gráfica de cada componente principal (abscisas) respecto a el porcentaje de varianza explicado por cada CP (ordenadas) basado en los valores propios de cada CP; b) se observa la deformación que corresponde al CP1; c) Se observa la deformación que corresponde al CP2.

El resultado de las deformaciones de las diferentes interacciones entre los CP1max, CP1min, CP2max, CP2min se muestran en las figuras 14 y 15. Como se observa en la figura 15 la deformación del CP1max/CP2max se encuentra asociada a la forma que presentan *Floridichthys polyommus* y *Cyprinodon artifrons* de acuerdo con el grupo formado en el ACP. En el caso de la deformación CP1min/CP2max se encuentra asociada al grupo formado por *Eucinostomus gula*, *E. argenteus* y *Lagodon rhomboides*. La deformación CP1max/CP2min se encuentra asociada a la forma de *Strongylura notata*, mientras que la deformación CP1min/CP2min está asociada a la forma de *Chriodorus atherinoides*.

En la figura 15 se observa que la deformación de CP2max/CP1max se encuentra más asociada a la forma que presentan las especies del grupo de *Fundulus persimilis* y *Sphoeroides testudineus*. En el caso de la deformación de la interacción CP2min/CP1max está asociado nuevamente a formas alargadas como las de las especies *Strongylura notata* y *Chriodorus atherinoides*. Por último, las deformaciones de las interacciones CP2max/CP1min y CP2min/CP1min están más asociadas a la forma de la especie *Achirus lineatus*.

El análisis de varianza multivariado (MANOVA) mostró que existen diferencias ($p > 0.0001$) significativas entre las especies con respecto a la varianza dentro de los CP1 y CP2 (Ver tabla 2).

Con los resultados de la prueba de las distancias de Mahalanobis se realizó un clúster (método UPGMA) para obtener los morfo-grupos generales (Figura 16), tomando en cuenta la variación general de la forma entre las especies. Los resultados de la prueba de permutación pareada (Pairwise test) mostraron la significancia de las varianzas entre los morfo-grupos generales (Tabla 3).

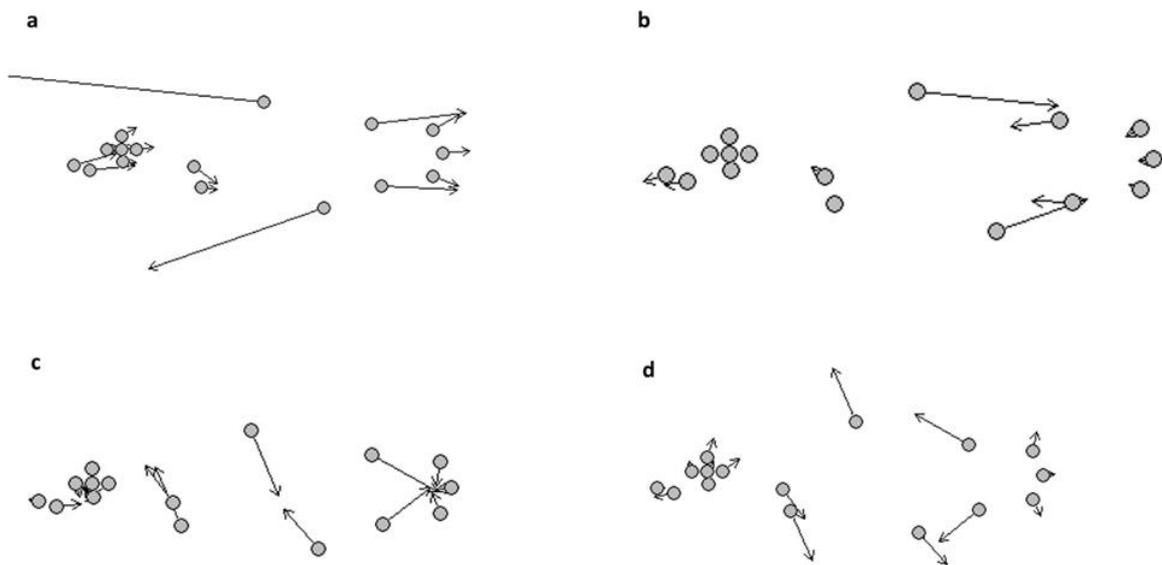


Figura 14. Dirección de la deformación de los componentes principales 1 y 2. a) Deformación el PC1min respecto a la forma consenso, b) Deformación del PC1max respecto a la forma consenso, c) Deformación del PC2min respecto a la forma consenso, d) Deformación del PC2max respecto a la forma consenso. Magnitud de las deformaciones = 1.5

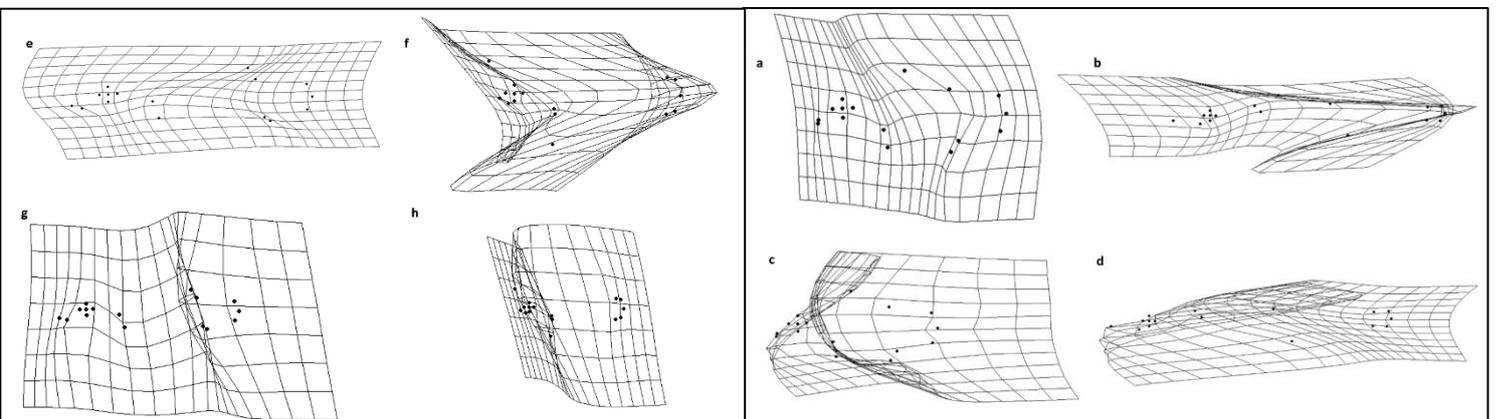


Figura 15. Deformaciones de las interacciones entre los CP 1 y 2. a) Se observa la deformación correspondiente entre el CP1max y CP2max, b) Se observa la deformación entre el CP1max y CP2min, c) Se observa la deformación correspondiente entre el CP1min y el CP2max, d) Se observa la deformación entre el CP1min y el CP2min, e) Se observa la deformación entre el CP2max y el CP1max, f) Se observa la deformación entre el CP2max y el CP1min, g) Se observa la deformación entre el CP2min y el CP1max, h) Se observa la deformación entre el CP2min y el CP1min.

Tabla 2. Resultados de MANOVA de las diferencias entre especies residentes producto del ACP. Con base en los dos componentes principales se realizó la prueba de MANOVA.

		DF	SC	SC Prom	Valor F	p
CP1	Especies	12	20.029	1.6691	16550	< 2.2e-16 ***
	Residuales	932	0.094	0.0001		
CP2	Especies	12	5.5026	0.45855	4109.4	< 2.2e-16 ***
	Residuales	932	0.1040	0.00011		

Signif.: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

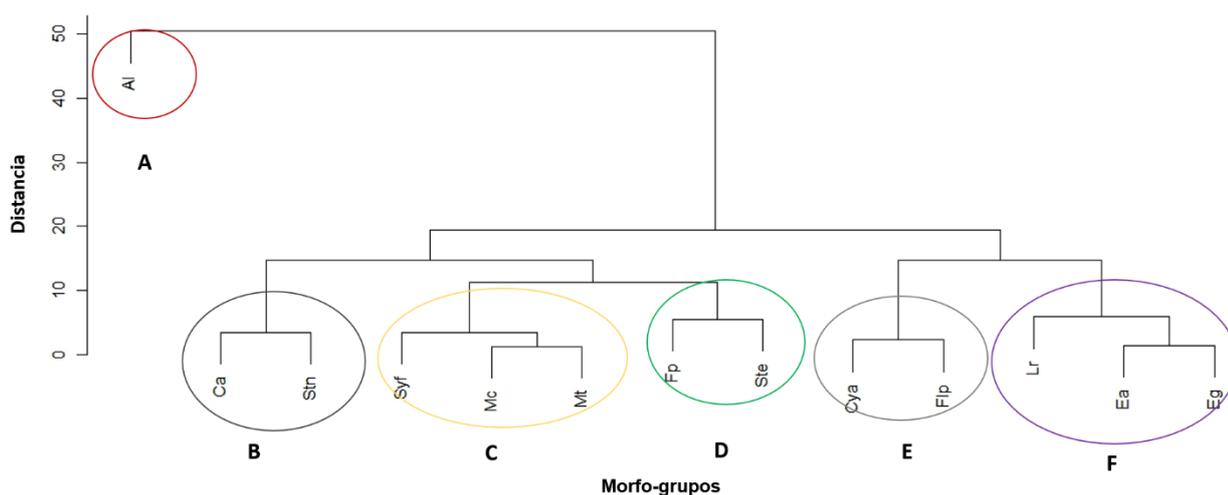


Figura 16. Clúster de los morfogrupos generales. El grupo A (círculo rojo) corresponde al morfo-grupo de *Achirus lineatus*, el B (Círculo negro) al grupo conformado por *Chriodorus atherinoides* y *Strongylura notata*, el grupo C (círculo amarillo) está conformado por *Mugil curema* y *Mugil trichodon* asociados a *Synodus foetens*, el grupo D (círculo verde) está conformado por *Fundulus persimilis* y *Spherooides testudineus*, el grupo E (círculo gris) se encuentra conformado por *Cyprinodon artifrons* y *Floridichthys polyommus*, y por último el grupo F (círculo morado) está conformado por *Lagodon rhomboides*, *Eucinostomus gula* y *E. argenteus*.

Tabla 3. Diferencia de los morfo-grupos generales. Se observan los valores de significancia ($p < 0.01$) de las pruebas de permutación pareadas (Pairwise test) con 1000 iteraciones que se realizaron entre los morfo-grupos generales.

	A	B	C	D	E
A					
B	0.0015				
C	0.0015	0.0015			
D	0.0015	0.0015	0.0015		
E	0.0015	0.0015	0.0015	0.0015	
F	0.0015	0.0015	0.0015	0.0015	0.0015

AGRUPAMIENTO NALES DE LAS ESPECIES RESIDENTES DE LA CARBONERA EN LOS GRUPOS FUNCIONALES.

Para el análisis de la forma del grupo trófico de los zoobentófagos (ZB) se observó que en el ACP (Figura 17) se formaron 2 grupos morfológicos: uno que contenía a todas las categorías de talla de *Achirus lineatus*, y el segundo grupo formado por las tres categorías de talla de *Fundulus persimilis*. El MANOVA (Anexo VI) mostró diferencias significancia en la forma. Por su parte, el clúster (Figura 17) mostró la conformación de los 2 grupos observados en el ACP. El análisis de permutación por pares mostró diferencias significativas ($p < 0.01$) entre los 2 grupos (Anexo VI). Se observó la conformación de dos grupos funcionales (Figura 17) basados en la dieta y morfología de las categorías de talla de las especies. En el caso de *A. lineatus* la forma circular se mantuvo en las tres categorías de talla, mientras que *F. persimilis* conservó su forma oblonga a lo largo de las tallas. Los CP1max, CP2max y CP2min estuvieron mayormente asociados a la forma de *F. persimilis*, mientras que el CP1min presentó una similitud en sus deformaciones respecto a la forma de *A. lineatus*. Dentro del grupo de los omnívoros (Figura 18) se formaron cuatro grupos funcionales. En este caso *L. rhomboides* y *S. testudineus* no presentaron una discriminación entre sus tallas. Por el contrario, *C. atherinoides* mostró la presencia de dos grupos diferentes: el primero conformado por la categoría I y el segundo por las categorías II y III. En este sentido, es posible observar que en los individuos de *C. atherinoides* pertenecientes a la categoría I, el pedúnculo caudal y la boca son más anchos que en las categorías II y III, en las que la parte anterior como la posterior de los organismos se vuelve más estrecha. Si bien, como se mencionó anteriormente, se han observado cambios ontogénicos en la dieta de *S. testudineus* y *L. rhomboides* no se observaron diferencias significativas en las morfologías de estas especies a lo largo de las tres categorías de talla, por lo que sería pertinente analizar si los cambios en la dieta se deben más a atributos mecánicos de la mandíbula, los procesos digestivos o a cambios en la eficiencia de forrajeo entre categorías.

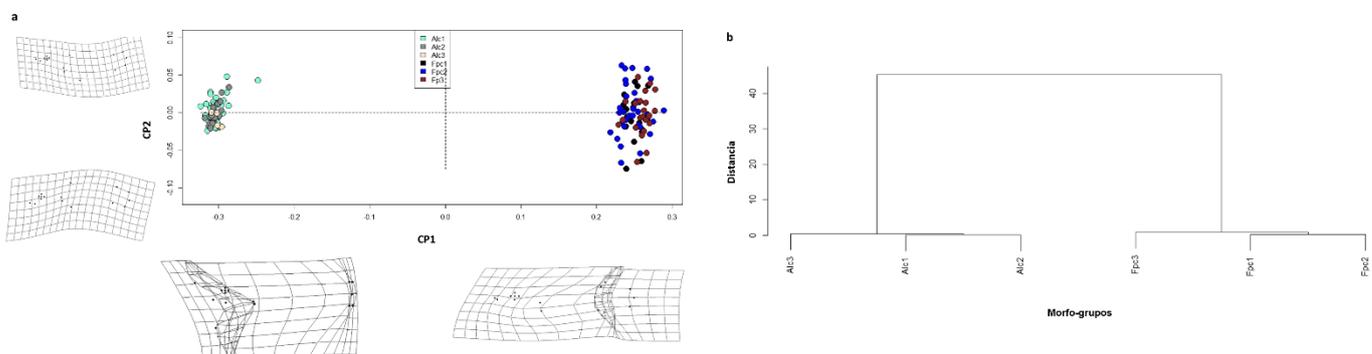


Figura 17. Morfo-grupos del grupo trófico Zoobentófagos. a) Se muestra la gráfica de ACP correspondiente a los zoobentófagos conformado por el Cp1 (97%) en el eje de las x y por el CP2 (.08%) en el eje de las y. Se observan también las deformaciones relacionadas con el CP1max, CP1min, CP2max, CP2min. b) Clúster de los dos morfo-grupos conformados.

*Acl1: *Achirus lineatus* clase 1, Acl2: *A. lineatus* clase 2, Acl3: *A. lineatus* clase 3, Fp1: *Fundulus persimilis* clase 1, Fp2: *F. persimilis* clase 2, Fp3: *F. persimilis* clase 3

En el caso de los omnívoros (OV) se observa en el ACP (Figura 18) la conformación de 4 morfo-grupos. En este caso un grupo está conformado por *Chriodorus atherinoides* en su categoría de talla I, mientras que un segundo grupo lo forman las categorías II y III de la misma especie; un tercer grupo está formado por las tres categorías de talla de *Sphoeroides testudineus* y el cuarto grupo por las tres categorías de talla de *Lagodon rhomboides*. El MANOVA mostró un valor significativo ($p < 0.05$) (Anexo VI) de las diferencias entre las varianzas de forma de los grupos.

El clúster muestra los morfo-grupos formados con base en los datos de forma de las clases de talla de las especies. La prueba pareada mostró que existen diferencias significativas ($p < 0.01$) entre los morfo-grupos formados (Anexo VI). Respecto a las deformaciones, las relacionadas con el CP1max estuvieron relacionadas con la forma de *C. atherinoides* categoría I, mientras que el CP1min mostró las deformaciones correspondientes a la forma de *L. rhomboides*. En cuanto al CP2max se mostraron las deformaciones más relacionadas con la forma de *S. testudineus*. Por último, el CP2min mostró deformaciones de las landmarks correspondientes a *C. atherinoides* categorías II y III en dónde es posible observa una forma más elongada pero aun conservando la parte central del cuerpo más ancha.

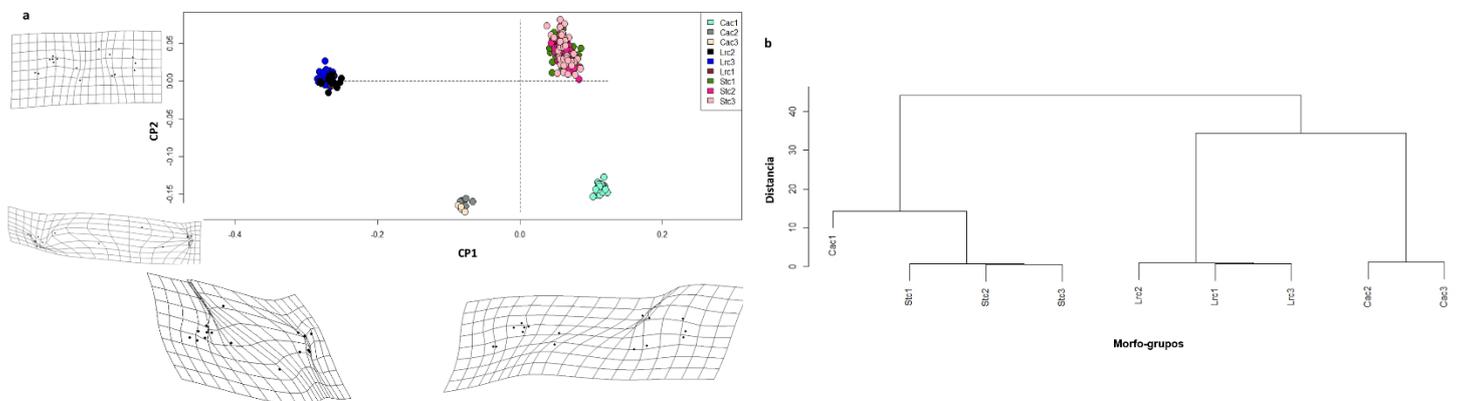


Figura 18. Morfo-grupos del grupo trófico Omnívoros. a) Se muestra la gráfica de ACP correspondiente a los omnívoros conformado por el CP1 (66%) en el eje de las "x" y por el CP2 (18%) en el eje de las "y". Se observan también las deformaciones relacionadas con el CP1max, CP1min, CP2max, CP2min. b) Clúster de los cuatro morfo-grupos conformados.

*Ca1: *Chriodorus atherinoides* clase 1, Ca2: *C. atherinoides* clase 2, Ca3: *C. atherinoides* clase 3, Lr1: *Lagodon rhomboides* clase 1, Lr2: *L. rhomboides* clase 2, Lr3: *L. rhomboides* clase 3, Sp1: *Sphoeroides testudineus* clase 1, Sp2: *S. testudineus* clase 2, Sp3: *S. testudineus* clase 3.

En el grupo de los detritívoros, la gráfica del ACP (Figura 19) mostró la formación de dos morfo- grupos: el primero conformado por las tres categorías de talla (I, II y III) de *Floridichthys polyommus*, el segundo grupo está formado por las tres clases de talla de *Eucinostomus argenteus* y *E. gula*.

El análisis de varianza MANOVA mostró un valor significativo ($p < 0.05$) (Anexo VI) para las diferencias de forma entre los grupos de omnívoros. El análisis de permutaciones por pares mostró que existen diferencias ($p < 0.01$) entre los grupos de detritívoros (Anexo VI).

En el grupo de los detritívoros (Figura 19) se observaron dos grupos funcionales diferentes, en este caso ninguna de las especies mostró una diferencia entre sus categorías de talla. El primer grupo funcional conformado por *E. gula* y *E. argenteus* es el único conformado por más de una especie, sin embargo, debemos recordar que en estas dos especies se presentaron tallas correspondientes a juveniles y edades menores por lo que sería interesante evaluar el papel funcional de las dos especies dentro de categorías de tallas con longitudes mayores. Por su parte, en *F. polyommus* se han observado cambios ontogénicos de su dieta (Poot-Salazar, *et al.*, 2005), sin embargo, al igual que otras especies estos cambios no se vieron reflejados en cambios en la forma de los organismos a lo largo de su ontogenia. Las deformaciones tanto del CP1max como las correspondientes al CP2max se encuentran asociadas a una forma oval con la parte central del cuerpo más alta y el pedúnculo caudal más corto. Por otro lado, las deformaciones del CP1min y CP2min mostraron una asociación por una forma oval no tan alta en la parte central del cuerpo y con un pedúnculo caudal y cabeza más alargados.

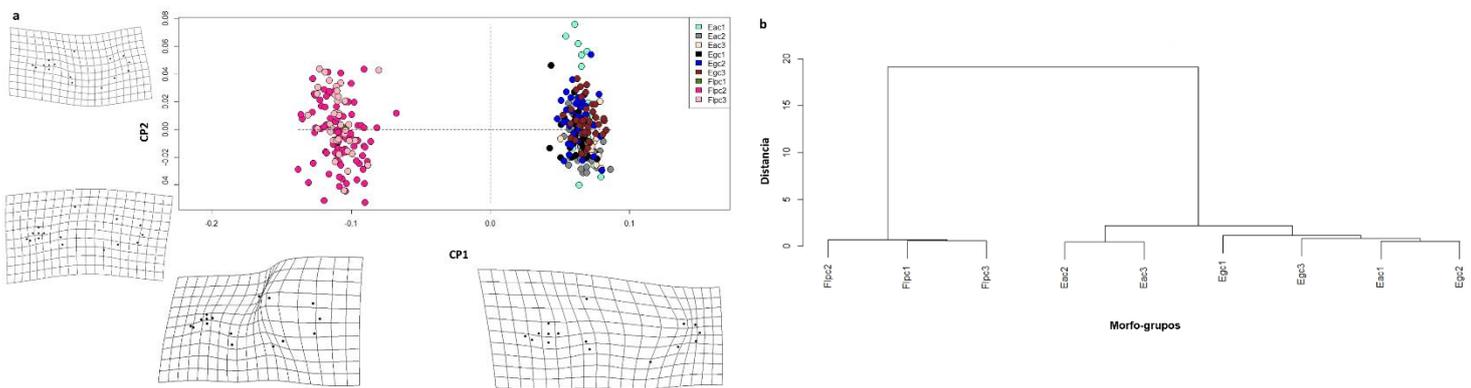


Figura 19. Morfo-grupos del grupo trófico Detritívoros. a) Se muestra la gráfica de ACP correspondiente a los omnívoros conformado por el CP1 (83%) en el eje de las "x" y por el CP2 (4%) en el eje de las "y". Se observan también las deformaciones relacionadas con el CP1max, CP1min, CP2max, CP2min. b) Clúster de los dos morfo-grupos conformados.

*Ea1: *Eucinostomus argenteus* clase 1, Ea2: *E. argenteus* clase 2, Ea3: *E. argenteus* clase 3, Eg1: *E. gula* clase 1, Eg2: *E. gula* clase 2, Eg3: *E. gula* clase 3, Flp1: *Floridichthys polyommus* clase 1, Flp2: *F. polyommus* clase 2, Flp3: *F. polyommus* clase 3

En el grupo de herbívoros, consumidores principalmente de macrofitas, no se observó la formación de morfo-grupos en la gráfica del ACP (Figura 20). El análisis de varianza MANOVA mostró un valor significativo para las diferencias entre los grupos ($p < 0.05$) (Anexo VI). El análisis de permutaciones por pares mostró valores significativos entre dos categorías de *M. curema*: categoría I y III (Anexo VI).

En el grupo de herbívoros de macrofitas formado por *M. curema* no se observaron diferencias en la ordenación de las tres categorías de talla. Sin embargo, en el ACP (Figura 20) se observó una discriminación entre la categoría I y la categoría III. Si bien el MANOVA mostró un valor de significancia que permite rechazar la hipótesis nula, en este caso no se formaron morfo-grupos pues la categoría II no presentó diferencias frente a las otras y por tanto no fue posible formar un clúster para diferenciar en morfo-grupos a este grupo trófico.

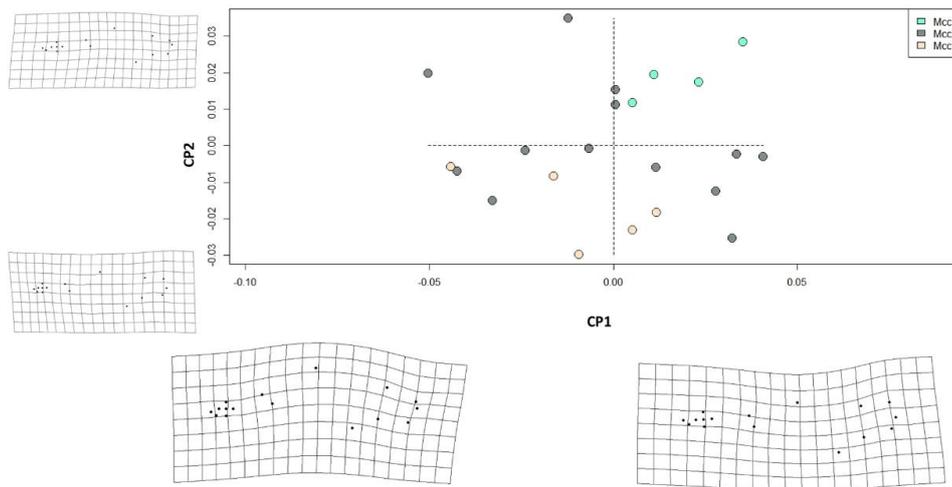


Figura 20. Morfo-grupos del grupo trófico Herbívoros de macrofitas. Se muestra la gráfica de ACP correspondiente a los omnívoros conformado por el CP1 (46%) en el eje de las "x" y por el CP2 (20%) en el eje de las "y". Se observan también las deformaciones relacionadas con el CP1max, CP1min, CP2max, CP2min.

*Mc1: *Mugil curema* clase 1, Mc2: *M. curema* clase 2, Mc3: *M. curema* clase 3

En el grupo de herbívoros fitoplanctófagos se observa la formación de dos grupos en la gráfica del ACP (Figura 21). El primer grupo formado por las tres categorías de talla (I, II y III) de *Cyprinodon artifrons*, el segundo grupo está formado por las tres categorías de talla de *Mugil trichodon*. El MANOVA mostró un valor significativo ($p < 0.05$) en las diferencias de forma entre los dos grupos (Anexo VI). El análisis de permutación pareada mostró valores significativos de diferencia entre los dos morfo-grupos formados (Anexo VI).

En el grupo trófico de los herbívoros fitoplanctónicos se observó la formación de dos grupos funcionales (Figura 21), uno formado por *C. artifrons* y el otro por *M. trichodon*. En este caso, las deformaciones asociadas al CP1max se relacionaron más a la forma fusiforme de *M. trichodon*, mientras que las deformaciones del CP1min se encontraron más relacionadas con la forma oval y alta de *C. artifrons*.

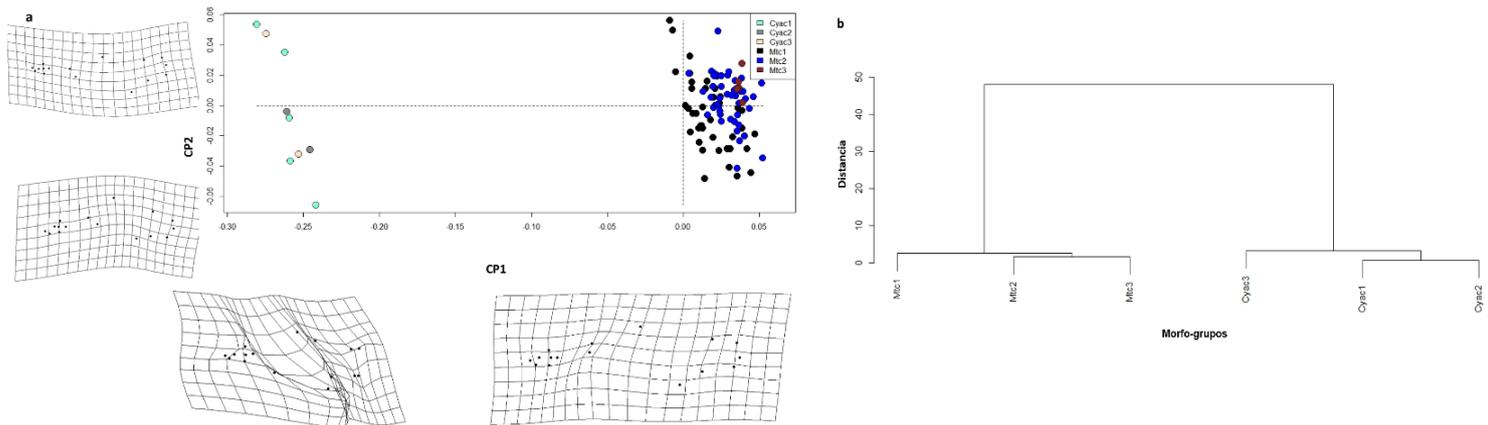


Figura 21. Morfo-grupos del grupo trófico Herbívoros fitoplanctófagos. a) Se muestra la gráfica de ACP correspondiente a los omnívoros conformado por el CP1 (84%) en el eje de las "x" y por el CP2 (6%) en el eje de las "y". Se observan también las deformaciones relacionadas con el CP1max, CP1min, CP2max, CP2min. b) Clúster de los dos morfo-grupos conformados.

*Cya1: *Cyprinodon artifrons* clase 1, Cya2: *C. artifrons* clase 2, Cya3: *C. artifrons* clase 3, Mt1: *Mugil trichodon* clase 1, Mt2: *M. trichodon* clase 2, Mt3: *M. trichodon* clase 3

En el grupo de piscívoros se observó la formación de dos morfo-grupos (Figura 22) como se muestra en la gráfica del (ACP), uno de los grupos está conformado por las tres categorías de talla de *Strongylura notata*, mientras que el segundo grupo está formado por las tres clases de talla de *Synodus foetens*. El MANOVA mostró un valor significativo ($p < 0.05$) de las diferencias de forma en el grupo de piscívoros (Anexo VI). El análisis de permutación por pares (Anexo VI) mostró que hay valores significativos entre los dos morfo-grupos formados.

En la tabla 4 se muestran los grupos funcionales conformados con base en la posición trófica y la forma de las especies entre las tres categorías de talla. Cuando se consideran las categorías de talla, en algunas especies se formaron grupos funcionales distintos.

Por último, dentro los piscívoros se formaron dos grupos funcionales (Figura 22), uno constituido por *Strongylura notata* y el segundo por *Synodus foetens*. En este caso las deformaciones del CP1max se encontraron más asociadas con *S. notata* presentando una mayor deformación en la zona del cuerpo, mientras que *S. foetens* más asociado al CP1min presentó una deformación más significativa en la zona de la boca, esto puede ser explicado por la presencia de la alargada mandíbula de *S. notata* frente a una boca más pequeña de *S. foetens*.

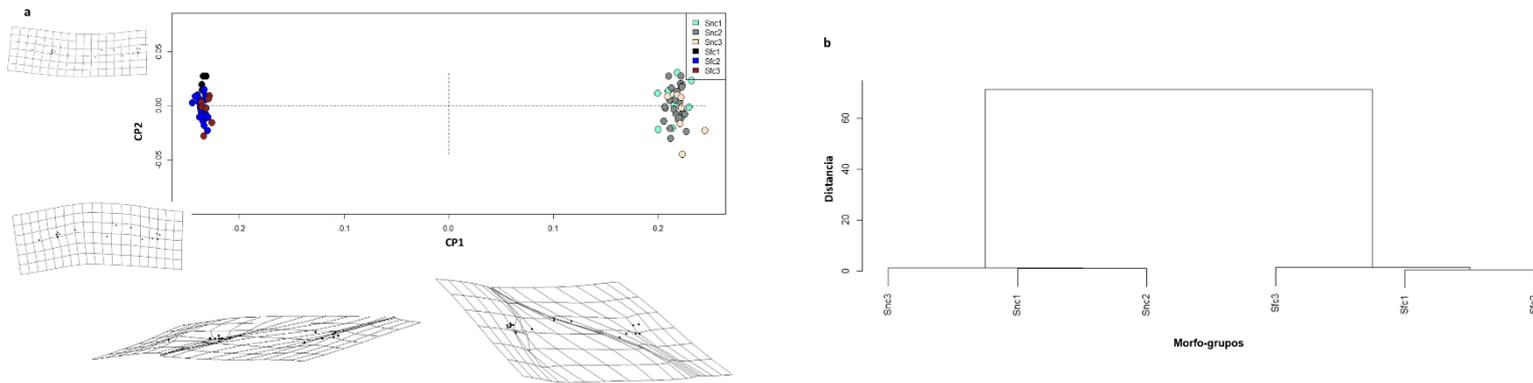


Figura 22. Morfo-grupos del grupo trófico de Piscívoros. a) Se muestra la gráfica de ACP correspondiente a los omnívoros conformado por el CP1 (84%) en el eje de las "x" y por el CP2 (6%) en el eje de las "y". Se observan también las deformaciones relacionadas con el CP1max, CP1min, CP2max, CP2min. b) Clúster de los dos morfo-grupos conformados

*Sf1: *Synodus foetens* clase 1, Sf2: *S. foetens* clase 2, Sf3: *S. foetens* clase 3, Sn1: *Strongylura notata* clase 1, Sn2: *S. notata* clase 2, Sn3: *S. notata* clase 3.

Tabla 4. Grupos funcionales de las especies residentes de la Carbonera. Los grupos están formados con base en la clasificación trófica y morfológica de las especies tomando en cuenta las tres categorías de talla de cada una.

Grupo funcional	Grupo trófico	Morfo-grupo	Especie	Categoría de talla
A1	Zoobentófagos	ZB1	<i>Achirus lineatus</i>	I, II y III
A2		ZB2	<i>Fundulus persimilis</i>	I, II y III
B1	Omnívoros	OV1	<i>Chriodorus atherinoides</i>	II y III
B2		OV2	<i>Chriodorus atherinoides</i>	I
B3		OV3	<i>Lagodon rhomboides</i>	I, II y III
B4		OV4	<i>Sphoeroides testudineus</i>	I, II y III
C1	Detritívoros	Dv1	<i>Eucinostomus gula</i>	I, II y III
			<i>Eucinostomus argenteus</i>	I, II y III
C2		DV2	<i>Floridichthys polyommus</i>	I, II y III
D1	Herbívoros de macrofitas	HV-M1	<i>Mugil curema</i>	I, II y III
E1	Herbívoros-fitoplanctófagos	HV-P1	<i>Cyprinodon artifrons</i>	I, II y III
E2		HV-P2	<i>Mugil trichodon</i>	I, II y III
F1	Piscívoros	PV1	<i>Strongylura notata</i>	I, II y III
F2		Pv2	<i>Synodus foetens</i>	I, II y III

EVALUACIÓN DE LA ALOMETRÍA EN LAS ESPECIES RESIDENTES.

El ANOVA (Tabla 17) entre la forma y tamaño mostró un valor significativo ($p < 0.05$) del efecto del tamaño sobre la forma de las especies residentes.

Al observar la figura 23 de la deformación entre el valor predicho mínimo y el máximo del tamaño es posible notar que las deformaciones de las 16 landmarks en general son en la misma magnitud.

Tabla 5. ANOVA de la Regresión lineal forma-tamaño. Se observa un valor significativo sobre la hipótesis nula de isometría.

	Df	SS	Ms	Req	F	z	p
Tamaño	1	6.962	6.9619	0.20561	244.08	6.8515	0.001 **
Residuales	943	26.897	0.0285	0.79439			
Total	944	33.859					

Signif. cod: 0 (****) 0.001 (***) 0.01 (**) 0.05 (.) 0.1 (.) 1

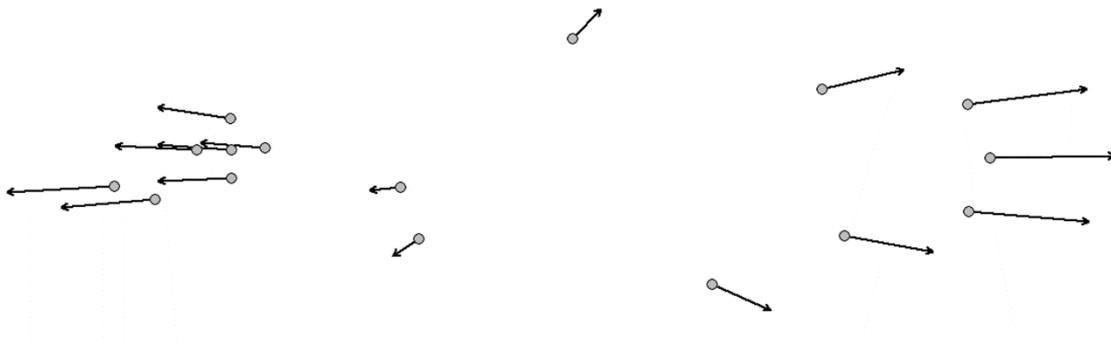


Figura 23. Deformaciones de alometría. Se observan las deformaciones de cada punto de referencia del mínimo al máximo tamaño con el método "vector". Magnitud de deformación= 0.1

El análisis de covarianza entre el tamaño y la forma mostró un valor significativo (Tabla 18) para la interacción de estas dos variables. También se observó un valor significativo ($p < 0.05$) de esta interacción (forma-tamaño) sobre las especies.

Tabla 6. MANCOVA de forma- tamaño+ especies. Se muestra que existe un valor significativo en la interacción de la forma y tamaño, así como un valor significativo respecto a la interacción forma+ tamaño+ especies.

	Df	SS	Ms	Req	F	z	p
Tamaño	1	6.962	6.9619	0.20561	4319.2	6.8725	0.001 **
Especies	12	25.397	2.1164	0.75007	1313.0	15.2967	0.001 **
Residuales	931	1.501	0.0016	0.04432			
Total	944	33.859					

Signif. codes: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

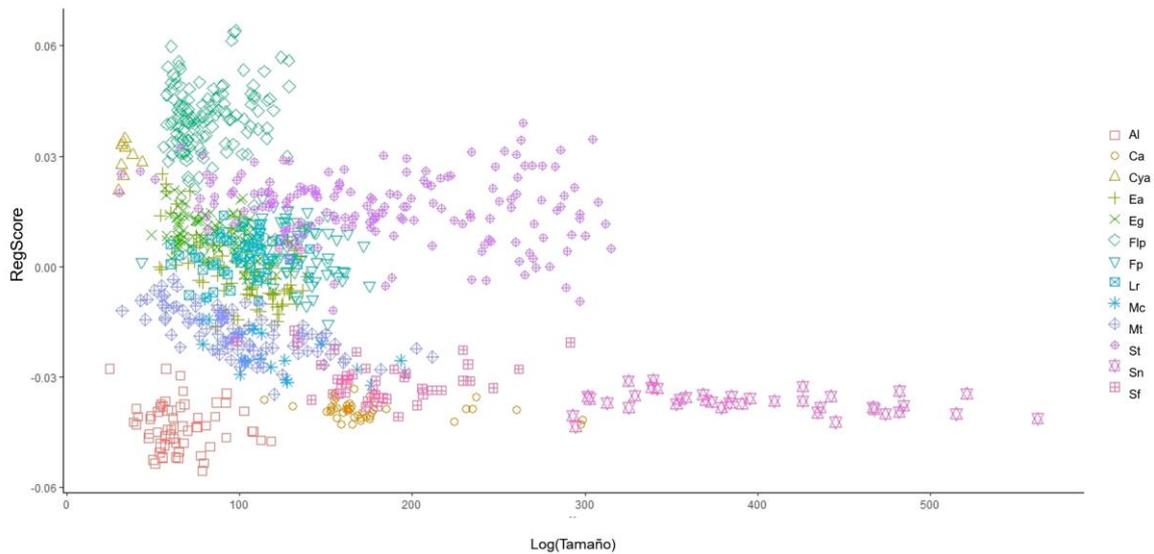


Figura 24. Gráfica del MANCOVA simple. Se observan las relaciones entre el valor de regresión (RegScore) y el tamaño de las especies residentes. Cada grupo (especie) contiene las tres categorías de talla. (Para nomenclatura de las especies ver Anexo V)

El MANCOVA de factor simple (Tabla 19) mostró valores significativos ($p < 0.05$) de la covarianza entre el tamaño y la forma. También se obtuvo un valor significativo ($p < 0.05$) de la interacción entre el tamaño y las especies, así como un valor significativo ($p < 0.05$) a las diferencias de las pendientes isométricas entre las especies (Figura 25).

Tabla 7. MANCOVA de la interacción forma-tamaño y especies. Se observan valores significativos para el efecto del tamaño, especies y la interacción tamaño: especie.

	Df	SS	Ms	Req	F	z	p	
Tamaño	1	6.962	6.9619	0.20561	4574.020	6.8725	0.001	**
Especies	12	25.397	2.1164	0.75007	1390.489	15.2967	0.001	**
Tamaño: Especies	12	0.102	0.0085	0.00301	5.577	8.8611	0.001	**
Residuales	919	1.399	0.0015	0.04131				
Total	944	33.859						

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

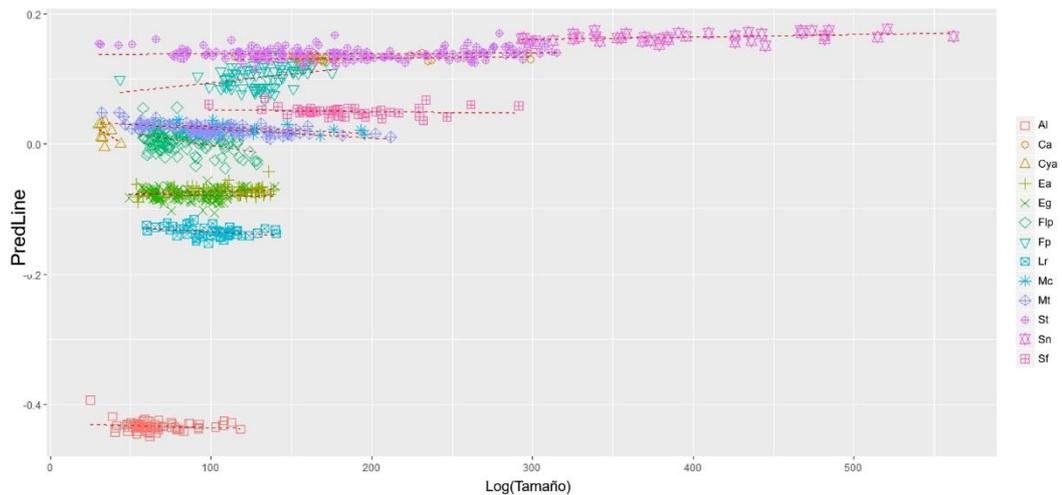


Figura 25. Gráfica del MANCOVA forma+ tamaño*especie. Se observan las pendientes alométricas de las especies residentes basadas en la interacción de la línea y predicción (PredLine) y el tamaño. (Para nomenclatura de las especies ver Anexo V)

Las pruebas de permutaciones pareadas (1000 iteraciones) entre las pendientes de las relaciones alométricas de las especies mostraron valores significativos ($p < 0.01$). Los valores corresponden a *Achirus lineatus* y *Eucinostomus gula* ($p = 0.015$), *Achirus lineatus* y *Mugil curema* ($p = 0.029$), *Chriodorus atherinoides* y *Fundulus persimilis* ($p = 0.005$), *Chriodorus atherinoides* y *Strongylura notata* ($p = 0.027$), *Cyprinodon artifrons* y *Eucinostomus gula* ($p = 0.038$), *Eucinostomus gula* y *Strongylura notata* ($p = 0.032$), *Fundulus persimilis* y *Lagodon rhomboides* ($p = 0.024$), *Fundulus persimilis* y *Mugil curema* ($p = 0.018$).

DISCUSIÓN

CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES

En el sistema lagunar La Carbonera se presentaron cambios de algunas variables ambientales (salinidad, temperatura, TDS) a lo largo de las temporadas, y en la profundidad entre sitios de muestreo.

Para el caso de la temporada de lluvias, la salinidad se reportó como la más baja a lo largo de toda la temporada de muestreo. Esta reducción está asociada con el aporte de agua pluvial durante esta temporada, además del aumento en las descargas de los manantiales de agua dulce que incrementan su flujo durante esos meses, esto también fue observado por Herrera-Silveira y Ramírez-Ramírez (1998) en la laguna de Celestún, en donde la salinidad no presentó grandes variaciones, principalmente como efecto de los aportes de las descargas de agua dulce del subsuelo; en ese trabajo también se observó que dichos aportes de agua dulce están relacionados positivamente con los patrones climáticos de la zona (lluvias, nortes y secas). Como resultado de la naturaleza kárstica de la península de Yucatán, las aguas continentales contenidas en el acuífero fluyen hacia la zona costera en donde las descargas de agua varían estacionalmente, alcanzando los máximos durante la temporada de lluvias (Herrera-Silveira, 2006). Además, comparado a los valores reportados por Bonilla-Gómez (2014) para la misma zona los valores son similares a los registrados durante los meses correspondientes a la temporada de lluvias durante este trabajo.

Respecto a la temperatura del agua registrada durante la temporada de lluvias, se obtuvieron valores altos con respecto a las otras temporadas; al mismo tiempo se observaron valores menores en la profundidad, esto difiere con algunos estudios realizados en la Península de Yucatán, por ejemplo, Vega-Cendejas y Hernández de Santillana (2004) registraron para la laguna Ría Lagartos una temperatura inferior durante el mes de enero y las mayores temperaturas del agua durante el mes de julio, sin embargo, Aguilar-Martínez (2015) observó patrones similares a los de este trabajo en la temperatura del agua durante un ciclo de muestreo en la laguna Chacmochuch, Quintana Roo, ya que reporta que desde el mes de julio a septiembre se presentaron los valores más altos de temperatura relacionando así el efecto de la radiación solar (temperatura ambiente) sobre la temperatura del agua en lagunas someras. En este sentido, la reducción de la columna de agua podría explicar el aumento en la temperatura; además, durante los días de muestreo para esta temporada se registraron algunos de los picos en los valores de temperatura ambiental registrados durante toda la temporada, lo anterior fue verificado por medio de los datos disponibles en el Observatorio Meteorológico Sisal (RUOA, 2020), tomando en cuenta que es el centro más cercano a la Carbonera.

Por otra parte, el oxígeno disuelto presentó valores altos durante la temporada de lluvias, aun cuando se registraron temperaturas altas durante los días de muestreo. Es posible que este aumento del oxígeno disuelto se deba a la presencia de tormentas estivas durante los meses de agosto a septiembre (Herrera-Silveira, 1998), que favorecen la mezcla del agua. Además, los valores del oxígeno disuelto y pH no mostraron diferencias significativas entre temporadas, lo que puede reflejar una característica de aguas

alcalinas productivas con alto contenido de oxígeno (Pirela-Ochoa *et al.*, 2008). Estos resultados también difieren con otros trabajos realizados en la Península de Yucatán como en el caso de Arceo-Carranza (2007) en la laguna de Celestún en donde se registraron los valores más bajos de oxígeno disuelto durante noviembre y en enero los valores máximos, lo cual podría esperarse en la zona de la Península de Yucatán debido a los vientos que se presentan durante la temporada de nortes y que influye en la mezcla de las masas de agua y por ende un aumento en el oxígeno, sin embargo también debe tomarse en cuenta si la cantidad de consumo del oxígeno disuelto aumenta durante este periodo por parte de la comunidad íctica, ya que es en esta temporada cuando llegan varias especies a refugiarse, por ejemplo, en el mismo trabajo Arceo-Carranza (2007) observó que los niveles de oxígeno eran mayores durante el día, mientras que en la noche disminuían debido a que existía una mayor actividad por parte de la comunidad íctica y una menor producción primaria.

En el caso de la temporada de nortes la salinidad fue mayor con respecto a la temporada de lluvias, sin embargo, la temperatura durante esta misma temporada fue menor con respecto a las temporadas de secas y lluvias, lo que puede reflejar el efecto del viento que contribuye a la disminución de la temperatura del agua, aun cuando la temperatura ambiente registrada alcanzó valores promedio de 28.9 °C aproximadamente. Además, la salinidad se puede explicar por medio del aporte de agua proveniente del mar por efecto nuevamente del viento considerando que La Carbonera es un sistema susceptible al aporte de agua marina principalmente por su característica somera, aunque tampoco se debe descartar el efecto de la evaporación, en este sentido este resultado es similar a los observado por Herrera-Silveira y Ramírez-Ramírez (1998) en la laguna de Chelem en donde se observó que la salinidad fue homogénea durante la temporada de nortes debido a la entrada de agua marina y tiempos de residencia del agua mayores respecto a las otras temporadas, esto se explicó por la fuerte influencia marina que presenta la laguna de Chelem.

Las temperaturas registradas durante la temporada de nortes se reportaron como las más bajas, esto como consecuencia de la presencia de vientos que generan la mezcla del agua de la laguna lo que conlleva a una disminución en la temperatura del agua, ya que se ha observado que las condiciones meteorológicas locales influyen fuertemente sobre la temperatura del agua y otras características fisicoquímicas (Kennish y Paerl, 2010). En este caso los valores registrados coinciden con otros trabajos realizados por Vega-Cendejas y Hernández de Santillana (2004) en Ría Lagartos; Arceo-Carranza (2007) en la laguna de Celestún; Bonilla-Gómez (2014) en la laguna de la Carbonera; Aguilar-Martínez (2015) en la laguna de Chacmochuch; en donde se observó un descenso en la temperatura durante la temporada de nortes.

Durante la temporada de secas la salinidad registrada fue la mayor de la serie obtenida, aunque la temperatura del agua fue menor respecto a la temporada de lluvias. Sin embargo, con respecto a los datos registrados en el observatorio meteorológico de Sisal (ROUA, 2020) la radiación fue mayor durante los meses correspondientes a la temporada de secas lo que podría explicar el aumento en la salinidad por efecto del aumento de la evaporación. También se debe considerar que las precipitaciones durante estos meses son muy bajas o casi nulas, lo que también propicia un aumento en la salinidad. Este patrón también fue concordante con otros estudios en la zona y en general con la caracterización temporal que existe en la Península de Yucatán (Herrera-Silveira, 2006).

Los TDS tuvieron un comportamiento similar a la salinidad durante el período de muestreo, lo que parece ser congruente ya que la salinidad es una medida de la concentración total de iones en el agua, mientras que los TDS se refiere a la concentración total de sólidos disueltos, sin embargo, en muchas ocasiones el 95% de los TDS registrados corresponde a iones disueltos. En general, los datos reportados por Bonilla-Gómez (2014) sobre los parámetros ambientales para la Carbonera corresponden con los presentados durante el período de muestreo de este trabajo.

Con respecto a la variabilidad espacial, en el caso de la salinidad se puede observar una diferencia en los valores entre los sitios 1 y 2 con respecto a los sitios 5 y 6. Esto se puede explicar por la localización de las estaciones dentro de la laguna; las primeras, al estar más cerca de la boca de la laguna, reciben un aporte mayor de agua salada proveniente del mar. Los sitios 5 y 6 se encuentran en la parte central de la laguna caracterizada por ser una zona de mezcla que recibe, además del aporte de agua salada, agua dulce proveniente de emanaciones subterráneas y del ojo de agua. Aunque es posible observar una mayor salinidad en los sitios 1 y 2 no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$), lo mismo fue reportado por Bonilla-Gómez (2014).

Por otro lado, puesto que la laguna es somera, no se encontraron diferencias espaciales significativas de la temperatura del agua entre sitios ($p > 0.05$).

La variación de la profundidad entre sitios se puede explicar por los diferentes aportes de agua que existen dentro de la laguna y la localización de los sitios con respecto a ellas. Los valores reportados por Bonilla-Gómez (2014) son similares a los reportados aquí, a excepción del sitio 6 ya que la profundidad reportada para este trabajo es menor.

ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES RESIDENTES

Los peces estuarinos presentan un patrón de variación cíclica en sus abundancias y composición, quizá debido a que en las lagunas costeras convergen peces de agua dulce y marinos que despliegan patrones de migración, por lo que también es posible encontrar distintos estadios de las especies a lo largo de un ciclo (Arceo-Carranza, 2009). En este sentido los peces residentes de la Carbonera mostraron una variación en sus abundancias y composición de tallas a lo largo de todo el ciclo de muestreo, e incluso hay especies que no presentaron ningún organismo colectado durante alguna de las temporadas, tal es el caso de *Mugil curema* en la temporada de nortes.

Al igual que lo reportado por Bonilla-Gómez (2014), la mayoría de las especies residentes de la Carbonera presentaron abundancias mayores durante la temporada de secas, sin embargo, *E. gula* presentó mayor abundancia durante la temporada de lluvias.

También es posible observar una clara variación de las abundancias en las categorías de talla a lo largo de las temporadas. Por ejemplo, *Achirus lineatus* no presentó individuos de la categoría III durante nortes y secas y la talla más grande reportada fue de 11.38 cm durante la temporada de lluvias. Si se contrasta esta talla con la máxima reportada de 23 cm para la zona norte de la península de Yucatán por Gallardo-Torres *et al.* (2014) puede concluirse que individuos adultos son escasos, inclusive ausentes, en la zona de la Carbonera. En el caso de *Chriodorus atherinoides* no se presentaron individuos de la categoría II durante lluvias y durante nortes no se registraron individuos de las categorías

I y III. Comparando la talla máxima reportada de 16.4 cm (Gallardo-Torres *et al.*, 2014) en este caso se registraron tallas mayores siendo la máxima de 22 cm.

Para *Cyprinodon artifrons*, a pesar de ser la especie con la abundancia más baja a lo largo del ciclo de muestreo, fue posible obtener individuos de cada categoría de talla, sin embargo, en la temporada de nortes no se registraron organismos de las categorías I ni II, y durante secas solo se registraron organismos de la categoría I. En cuanto a la talla máxima registrada en este trabajo fue de 3.8 cm, mientras la talla máxima reportada es de 6 cm (Gallardo-Torres *et al.*, 2014).

Respecto a *Eucinostomus argenteus*, todas las categorías de talla estuvieron presentes a lo largo del ciclo de muestreo, sin embargo, durante la temporada de nortes la categoría III presentó pocos organismos. La talla máxima registrada fue de 12.76 cm frente a la máxima reportada de 38 cm (Gallardo-Torres *et al.*, 2014) por lo que se puede inferir que la mayor parte de los organismos que viven en esta zona son juveniles y tallas más pequeñas.

Eucinostomus gula presentó una abundancia mayor respecto a las demás especies a lo largo de todo el ciclo de muestreo, sin embargo, en las tres temporadas se registraron siempre mayores abundancias de la categoría II. La talla máxima registrada fue de 11.2 cm durante la temporada de secas frente a la talla máxima reportada de 23 cm (Gallardo-Torres *et al.*, 2014). Al igual que con *E. argenteus* es posible inferir que los estadios que habitan comúnmente la laguna son los juveniles. Lo anterior puede corresponder a la explicación que hace Arceo-Carranza (2009) sobre la presencia de tallas pequeñas de *E. gula* y *E. argenteus* en la Boca de Dzilam. Estas especies utilizan principalmente las lagunas costeras como zona de crianza, lo que es congruente con lo observado en este trabajo sobre la proporción entre las categorías de tallas.

Floridichthys polyommus presentó un patrón similar al de *E. gula* en la variación de las abundancias de las categorías de talla a lo largo del ciclo de muestreo. En este caso la talla máxima registrada fue de 10.24 cm frente a la reportada de 11 cm (Gallardo-Torres *et al.*, 2014) en este caso, contrario a lo observado con *E. gula* y *E. argenteus*, es posible inferir que podemos encontrar una amplia gama de los diferentes estadios de *F. polyommus* considerando, además, la posibilidad de que esta especie desarrolla una gran parte o toda su vida en la laguna.

Fundulus persimilis no presentó organismos de las categorías II y III durante la temporada de lluvias y la categoría III estuvo nuevamente ausente durante nortes. La talla máxima reportada en esta especie varía entre sexos, en el caso de los machos es de 7.8 cm y para las hembras de 10.8 cm (Gallardo-Torres *et al.*, 2014). Dado que en este trabajo no se realizó una distinción entre sexos no es posible aseverar a qué sexo pertenece la talla máxima registrada, a pesar de este inconveniente la talla registrada en este trabajo es mayor a la reportada siendo de 12.96 cm.

Para *Lagodon rhomboides* las categorías I y II estuvieron ausentes en la temporada de nortes y fue en la temporada de secas cuándo se observó un significativo aumento de la abundancia de las tres categorías. En esta especie la talla máxima registrada fue de 13 cm frente a la máxima reportada de 40 cm (Gallardo-Torres *et al.*, 2014) en este caso, al igual que con otras especies, podemos inferir que los organismos juveniles y de tallas tempranas son los que hacen uso de esta zona.

En el caso de *Mugil curema* durante la temporada de nortes no se presentaron organismos de las tres categorías de talla, mientras que en temporada de lluvias no se registraron individuos de la categoría I, y fue durante la temporada de secas en dónde se presentaron las tres categorías y además se observó un aumento en las abundancias. Respecto a la talla máxima registrada esta fue de 15.12 cm. frente a la máxima reportada de 91 cm (Gallardo-Torres *et al.*, 2014) que corresponde con lo reportado por Gallardo-Torres *et al.* (2014) sobre la tendencia de los organismos juveniles de esta especie a habitar zonas costeras como lagunas y estuarios.

Del mismo modo, *Mugil trichodon* presentó un comportamiento similar al de *M. curema* a lo largo del ciclo de muestreo, sin embargo, si se presentaron registros de esta especie durante la temporada de nortes, aunque en abundancias muy bajas. La talla máxima registrada en esta especie fue de 17.3 cm comparada con la máxima reportada de 46 cm (Froese y Pauly, 2019).

En el caso de *Sphoeroides testudineus* las tres categorías de talla estuvieron presentes durante todo el ciclo de muestreo, y al igual que *E. gula* fue la categoría II la de mayor abundancia durante las tres temporadas. En esta especie la talla máxima registrada fue de 36 cm siendo mayor respecto a la máxima reportada de 30 cm (Gallardo-Torres *et al.*, 2014). En este sentido, podemos inferir que esta especie también vive una gran parte de su vida dentro de la laguna.

Por su parte, *Strongylura notata* presentó organismos de la categoría I solo en la temporada de lluvias, mientras que en nortes y secas solo presentó organismos de las categorías II y III. La talla máxima registrada fue de 49 cm, que es mayor respecto a la talla máxima reportada de 41 cm (Gallardo-Torres *et al.*, 2014).

Synodus foetens no presentó individuos de la categoría III durante nortes y, al igual que con *E. gula* y *S. testudineus*, la categoría II fue mayor durante las tres temporadas. En este caso la talla máxima registrada fue de 21.5 cm, menor a la reportada de 48.3 cm. (Gallardo-Torres *et al.*, 2014) lo que puede indicar una mayor proporción de organismos juveniles de *S. foetens* habitando la laguna.

Por otro lado, una mayor abundancia de especies en temporada de secas puede ser explicada por las temporadas de reproducción que éstas presentan, debido a que las lagunas son importantes zonas de crianza las especies entran para tener una mayor protección y evitar la competencia o depredación. Por ejemplo, Chávez-Herrera (1993) observó que durante los meses de mayo y junio se presentó un aumento en las tallas de juveniles de *Mugil curema*, lo que se puede relacionar con lo registrado en la Carbonera durante los meses de secas, cuando la mayoría de los organismos capturados pertenecen a tallas juveniles, por debajo de las tallas de madurez reportadas (alrededor de 20 cm) (Arceo-Carranza y Chiappa-Carrara, 2015). Además, se sabe que el desove se realiza en el mar principalmente durante los meses de noviembre-diciembre, lo que podría explicar la ausencia de esta especie durante la temporada de nortes.

RELACIÓN DE LAS VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS Y ABUNDANCIA DE ESPECIES.

En las lagunas costeras se ha observado que las variables ambientales como salinidad, temperatura, turbidez y oxígeno disuelto tienen un efecto importante sobre los patrones de distribución de las especies de peces (Vega-Cendejas y Hernández de Santillana, 2004).

Para el caso de la península de Yucatán se han realizado estudios en los que se ha registrado que las condiciones ambientales afectan a la distribución de las especies (Vega-Cendejas y Hernández de Santillana, 2004; Arceo-Carranza y Vega-Cendejas., 2009) independientemente de sus interacciones interespecíficas. Para el caso de la Carbonera, en estudios anteriores se han reportado a la salinidad y la temperatura como las variables que tienen un efecto sobre la distribución de las especies temporalmente (Bonilla-Gómez, 2014). Además, otros componentes como la vegetación y tipo de sedimento tienen un efecto sobre la disponibilidad de alimento y ofrecen un área de protección contra depredadores (Arceo-Carranza, *et al.*, 2010).

También es importante tener en mente que las lagunas costeras presentan una variación temporal en su estructura y condiciones ambientales y muchas de las distribuciones de las especies pueden estar relacionadas con esta variación. En este sentido, la laguna de la Carbonera no mostró un gradiente espacial salino o de temperatura, como es el caso de otras lagunas costeras de la península como Ría Lagartos (Vega-Cendejas y Hernández de Santillana, 2004), pero fue evidente la variación temporal tanto de las variables ambientales como de la distribución y densidad de las especies, incluyendo diferencias en las densidades de las categorías de talla a lo largo de las temporadas lo que puede interpretarse también como un efecto del comportamiento reproductivo de las especies. Estas variaciones temporales de los parámetros fisicoquímicos pueden ser mejor explicados por las propias condiciones ambientales que difieren entre temporadas, como cambios en la temperatura ambiente, presencia/ausencia de precipitaciones y la presencia de vientos fuertes y huracanes durante la temporada de nortes. Además, es bueno notar que la laguna es una zona de transición que se encuentra influenciada tanto por la parte marina como por las infiltraciones de agua dulce (Heerera-Silveira, 2006).

Si bien, como se mencionó anteriormente, la laguna de la Carbonera no presenta un gradiente de las variables fisicoquímicas o ambientales es posible observar que existe una heterogeneidad de ambientes dentro de la misma, evidenciada por la presencia de petenes, manglares, pastos sumergidos y suelos principalmente lodosos (Bonilla-Gómez, 2014). En este sentido, la laguna ofrece una gran gama de microhábitats que pueden ser explotados por las diferentes especies, no solo las residentes. Esto también puede ser reflejado por los diferentes grupos tróficos que se encontraron entre las especies residentes, lo que tiene repercusiones en la transferencia de energía dentro de la laguna, ya que como se reportó para la Laguna de Celestún (Arceo-Carranza, *et al.*, 2010) se observaron diferencias significativas entre la composición de especies de dos zonas de vegetación distintas dentro de la laguna.

Por otro lado, sería importante observar la dinámica de las especies migratorias, frecuentes y ocasionales que habitan la laguna en algún momento de su vida y que pueden influenciar la dinámica poblacional de las especies residentes permanentes. Además, al considerar a las demás especies se podría obtener un panorama más amplio

sobre la diversidad funcional que existe en la laguna a lo largo de las temporadas, pues se ha observado que la dinámica de las especies migratorias ofrece información importante sobre ciertos impactos en los ecosistemas al alterarse las condiciones en donde desarrollan una parte de su vida como puede ser reproducción o alimentación (Agostinho, *et al*, 2004).

Para el caso de este trabajo, el RDA mostró que la abundancia de las especies residentes presenta una mayor asociación con el pH y la salinidad; esto concuerda con otros trabajos en los que el primer eje es representado por la salinidad (Vega-Cendejas y Hernández de Santillana, 2004; Gallardo-Torres *et al*, 2012; Bonilla-Gómez *et al*, 2013a; Bonilla-Gómez *et al*, 2013b)

En el caso del pH, se han observado valores similares en otras lagunas costeras y es posible que estos valores se deban a la degradación de la materia orgánica y la remoción de sedimento que tiene como efecto la remineralización (López-Ortega *et al*, 2012).

Achirus lineatus se presentó con mayor abundancia durante la temporada de lluvias y en la estación 6. En el RDA presentó una mayor asociación con los dos primeros ejes, sin embargo, se relacionó de manera negativa por lo que es posible que tenga preferencia por sitios con temperaturas mayores y pH bajo y que se puede observar durante la temporada de lluvias y en la estación 6 (Figura 6). De forma contraria, *C. atherinoides* y *S. notata* estuvieron relacionados con la temperatura y, al igual que los reportados por Vega-Cendejas y Hernández de Santillana (2004) en la laguna hipersalina Río Lagartos. También en la laguna de Bocas de Dzilam, *Mugil trichodon* mostró una relación entre su distribución y la temperatura (Arceo-Carranza, 2009).

Cyprinodon artifrons solo ocurrió en las estaciones 2 y 6, sitios en los que ocurrieron las profundidades más bajas, lo que es congruente con lo reportado en la literatura sobre la preferencia de las especies de la familia Cyprinodontidae por aguas someras (Poot-Salazar *et al*, 2005). Anteriormente, se registraron valores altos de abundancia de *C. artifrons* en las zonas costeras asociadas con los aportes de agua dulce (Arceo-Carranza, 2009). Se ha sugerido que estos propician el aumento de la materia orgánica en la zona brindando recursos alimenticios a la especie dado su rol trófico como herbívoro fitoplanctónico. En este trabajo esto puede ser reflejado principalmente en el caso de la estación 6 que se encuentra más cercana a la influencia del agua dulce proveniente del ojo de agua.

Por otro lado, se ha reportado la presencia de *Floridichthys polyommus* en aguas con altas temperaturas (38° C), casi anóxicas y con alta salinidad (Vega-Cendejas *et al*, 1994), por lo que podemos observar que la especie tuvo una mayor abundancia durante la temporada de secas, y en las estaciones 1 y 2 las cuales tienen aportes de agua marina.

Para el caso de *Mugil curema* se ha definido anteriormente como una especie con una fase de vida marina y otra estuarina. En otros estudios (Chávez-Herrera, 1993) en zonas costeras de Sinaloa se observó que la distribución de *M. curema* está asociada a áreas de menor profundidad. Además, al ser una especie eurihalina y euriterma su rango de tolerancia es amplio.

Es importante mencionar que algunas especies no presentaron una relación significativa con las variables ambientales, lo que puede significar que la distribución y densidad de

estas especies se encuentre más influenciada por las interacciones bióticas como depredación y/o competencia, así como su historia de vida y que funciones clave como alimentación y reproducción tengan un mayor efecto. En este sentido sería coherente pensar que estas especies son las eurihalinas/estuarinas y que las variaciones en las variables ambientales no muestran un efecto significativo principalmente como efecto de sus amplios rangos de tolerancia. Ya que en un trabajo previo se observó que *S. testudineus* se distribuye a lo largo de un gradiente salino como causa de su condición eurihalina en Ría Lagartos (Vega-Cendejas y Hernández de Santillana, 2004), lo mismo fue observado en Celestún en donde además presentó una de las abundancias más altas (Vega-Cendejas, 2004). Esta especie también presentó una distribución amplia a lo largo de la Carbonera, aunque es importante recordar que no se registró un gradiente salino o de temperatura, principalmente porque es una laguna somera con una buena mezcla de agua lo que hace difícil la presencia de gradientes o de clinas. Un ejemplo más es *Lagodon rhomboides*, que ha sido catalogada como una especie estuarina dependiente asociada a suelos con vegetación caracterizada por ser consumidor secundario (Canto-Maza y Vega-Cendejas, 2008). En los meses de finales de invierno y principios de primavera migra hacia zonas más profundas para su desove, lo que puede explicar que durante el mes de febrero (correspondiente a la temporada de nortes) su abundancia haya sido menor.

Además, existen estudios anteriores en los que se identificaron rangos de tolerancia amplios entre algunas especies residentes de la Carbonera, tal es el caso del estudio en la laguna Bocas de Dzilam en donde las especies *Mugil trichodon*, *Eucinostomus argenteus*, *E. gula* y *Sphoeroides testudineus* fueron consideradas como especies marinas eurihalinas, mientras que *Fundulus persimilis*, *Floridichthys polyommus* y *Cyprinodon artifrons* como peces estuarinos. Además, se observó que *Strongylura notata* entra a lagunas costeras solo para alimentarse, mientras que *F. persimilis* lo hace para depositar huevos (Arceo-Carranza, 2009).

ASOCIACIÓN EN GRUPOS TRÓFICOS DE LAS ESPECIES RESIDENTES

La clasificación de los grupos tróficos realizada en este trabajo se basó en la propuesta de Elliot *et al.* (2007) que permite la agregación en gremios tróficos entre las especies que utilizan recursos alimenticios similares. En ese trabajo se consideraron detritívoras a las especies que se alimentan de materia en descomposición (animal o vegetal) que se encuentra asociada además con organismos de Bacteria y Fungí. En el caso de los herbívoros incluye a especies que se alimentan de materia vegetal, sin embargo, se toman en cuenta dos subgrupos: fitoplanctónicos y consumidores de macrofitas, cada subgrupo depende de una abundancia mayor en la dieta de los grupos que representan (fitoplancton y macrofitas). Las especies que se consideran zoobentófagas son aquellas que se alimentan predominantemente de invertebrados asociados con el sustrato, incluyendo aquellos organismos que viven sobre el sustrato, justo arriba del sustrato y dentro del sustrato. Por su parte, las especies omnívoras son aquellas que se alimentan de algas filamentosas, macrofitas, epifauna e infauna. Finalmente, los piscívoros componen su dieta preferentemente por el consumo de peces, aunque también pueden incluir el consumo de invertebrados del necton.

De acuerdo con lo observado por Álvarez-Fuentes (2016) *Fundulus persimilis* es un consumidor de segundo grado principalmente con una dieta basada en crustáceos peracáridos. En ese sentido su asociación trófica con *Achirus lineatus* se basa en la preferencia de ambos por ítems correspondientes a Artrópoda.

Sphoeroides testudineus se ha reportado como un depredador voraz de organismos bentónicos, una de las razones de su preferencia por este grupo trófico se debe a la presencia de dientes en forma de placas que les permite fácilmente consumir a los moluscos triturando sus conchas y caparazones quitinosos, además de su hábito de vida bentónico (Chí-Espinola y Vega-Cendejas, 2013). Por su parte, en un estudio realizado en la laguna de Chelem, se mostró que *Lagodon rhomboides* presenta un cambio ontogénico en su dieta ya que organismos de las tallas de entre 4 a 10 cm consumieron preferentemente Fito/zooplancton y micro crustáceos, mientras que el consumo de estos ítems disminuyó en individuos más grandes que consumen macrofitas, micro crustáceos y peces (Canto-Maza y Vega-Cendejas, 2008). Por lo tanto, se le considera una especie omnívora con amplia generalización trófica.

En el caso de *Floridichthys polyommus*, Poot-Salazar *et al.* (2005) reportaron cambios ontogénicos en la alimentación; a medida que aumenta la talla de los organismos aumentó la preferencia por micro crustáceos y fitoplancton y se presentó una disminución en el consumo de detritus.

S. foetens se alimenta de especies tanto bentónicas como pelágicas, además en estudios anteriores se observó que existe una preferencia por presas más grandes conforme aumenta la talla puesto que, a lo largo de la ontogenia, aumenta la apertura bucal (Cruz-Escalona *et al.*, 2005). Habita fondos arenosos y los prefiere pues puede esconderse para después capturar a sus presas. Puesto que es piscívoro tiene una influencia mayor sobre niveles tróficos altos en comparación con especies por ejemplo omnívoras o herbívoras. se ha observado que individuos de *E. gulas* presentes en el sustrato bentónico son consumidos por *S. foetens* (Cruz-Escalona, *et al.*, 2005).

Es importante mencionar que muchos de los estudios de la dieta de los peces se restringen a ciertas tallas, por ejemplo, juveniles o adultos, lo que resulta en una simplificación de la complejidad de las relaciones tróficas. Por ello es importante contar con estudios de la dieta incluyendo a individuos de todas las tallas, por ejemplo, Funes *et al.*, (2014) realizaron un estudio de la trofodinámica de cuatro especies en el sur del Golfo San Matías Argentina, en ese trabajo reportan que existe una relación entre el cambio de tamaño corporal y el nivel trófico por lo que consideran importante contemplar la identidad de las especies dentro de los estudios de cadena trófica estructurados por talla.

Aunque comúnmente se reconoce que existen cambios ontogénicos en la dieta es importante realizar estudios con la resolución necesaria para detectar cómo y a qué edad se producen esos cambios. Rudolf *et al.* (2014) mencionan que al reducir la complejidad trofodinámica se pierde mucha información valiosa y, como en el caso de este trabajo, puede ser de gran relevancia para entender cómo una especie explota un sitio y en qué estadios el rol funcional de las especies juega un papel importante en la comunidad que habitan.

MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

En el gráfico del ACP respecto a las coordenadas de forma de las especies se observó una clara separación entre grupos. La especie que mostró una distancia mayor respecto a las otras fue *Achirus lineatus*, algo que podría esperarse puesto que además de presentar una forma característica de los peces planos también su particular forma redonda y la disposición de sus aletas dorsal y anal le ofrecen un cuerpo claramente diferente de las demás especies.

Por su parte, el grupo conformado por *S. foetens*, *M. trichodon* y *M. curema* tiene una forma más o menos fusiforme. *S. notata* y *C. atherinoides* presentan cuerpos más bien elongados, mientras que *F. persimilis* y *S. testudineus* tienden a una forma oblonga. Hay dos grupos que presentan un cuerpo oval, el primero conformado por *L. rhomboides*, *E. gula* y *E. argenteus*; el segundo grupo conformado por *F. polyommus* y *C. artifrons* presenta un cuerpo más corto y alto, principalmente en la parte anterior del cuerpo. Esta clasificación de formas se basa en la propuesta de Farré *et al.* (2013) quienes evaluaron la diversidad funcional de una comunidad mediante análisis de morfometría geométrica y también concluyeron que cada uno de los índices morfológicos están relacionados con alguna dimensión del espacio de biodiversidad.

En este caso del análisis de componentes principales (ACP) fue posible observar morfogrupos con formas similares. Este análisis de ordenación fue el más apropiado para los fines de este trabajo, pues en el ACP se hace una ordenación de las muestras basada en la variación general tomando en cuenta la varianza de cada uno de los individuos. Esto lo diferencia de otros análisis como el análisis de variables canónicas (AVC) o el análisis de componentes principales por grupos (pgACP) en los que se busca maximizar la varianza entre grupos y disminuir la varianza dentro de los grupos (Zelditch *et al.*, 2004). En ese sentido el ACP resultó ser más apropiado puesto que nos interesaba conocer no solo la distribución de las variaciones de forma entre especies, sino también dentro de ellas.

Como mencionan Fonseca y Ganade (2001) definir el criterio de clasificación entre formas es uno de los pasos más importantes en diversidad funcional; por ello, cuándo se realizó la ordenación de la variación de las formas entre especies de forma general, el nivel de discriminación consideró a las especies como grupos independientes. En cambio, cuándo se evaluaron las diferencias de forma entre los grupos tróficos y se consideraron como grupos independientes a las categorías de tallas de cada especie la discriminación se volvió más específica, sin embargo, no fue posible observar diferencias en la forma dentro de las especies en su totalidad, esto puede ser debido al tipo de datos que se tenían y al rango de tallas presentes que en ciertas especies no abarcaron todo el espectro de tallas. Un caso contrario es el trabajo de Gutiérrez-Oliva (2012) en dónde evaluó la existencia de diferencias morfométricas en tres especies de *Eucinostomus* y obtuvo dos morfogrupos a nivel especie, además, en este caso existían 7 clases de talla por especie y cada una de las clases mostró puntajes diferentes en el ACP lo que se infiere como un cambio morfométrico a lo largo de la ontogenia.

A pesar de que en el gráfico de ACP no se observó una separación de las clases de tallas por especie con el MANOVA fue posible observar que existen diferencias significativas entre las formas de las especies, esto podría interpretarse también como la presencia de una amplia variedad de formas que logran utilizar los recursos en la Carbonera. Puesto que solo se trata de las especies residentes, sería interesante conocer cuánta variación más se suma al incluir a todas las especies (ocasionales, frecuentes y raras) que habitan la laguna. El uso de la morfometría geométrica para evaluar cambios ontogénicos en la dieta de especies de peces ha brindado información importante, como en el caso de Piet (1998) al evaluar la eco morfología a lo largo de la ontogenia de nueve especies, en este caso se observó que los cambios morfológicos de las especies brindaban información sobre el cambio en su dieta ya que la abertura de la boca estuvo altamente relacionada con el tamaño corporal de los organismos; además, mediante las relaciones funcionales (morfometría-dieta) fue posible establecer nichos potenciales de cada clase de talla de las nueve especies.

Algo que es importante de resaltar es que solamente *E. gula* y *E. argenteus* se mantuvieron en el mismo morfo-grupo y grupo trófico, esto posiblemente se puede explicar por su cercanía taxonómica. Sin embargo, las otras especies mostraron asociaciones completamente diferentes entre su grupo trófico y morfo-grupo general. Un ejemplo es *Floridichthys polyommus*, que formó parte de un morfo-grupo diferente al de *E. gula* y *E. argenteus*, mientras que las tres formaron un grupo trófico (detritívoros). En ese sentido es interesante recordar que *E. gula* y *F. polyommus* mostraron un comportamiento similar en relación con las variaciones en la distribución espacial a lo largo de las temporadas. Por ello, las diferencias en las formas podrían indicar que ambas especies presentan estrategias para reducir la competencia entre ellas y se puede recordar también que *E. gula* fue una especie dominante durante la temporada de lluvias y nortes, mientras que la abundancia de todas las categorías de talla disminuyó en la temporada de secas, cuando la abundancia de todas las categorías de talla de *F. polyommus* aumentó. Por ello, la fluctuación en la abundancia de las especies también puede explicar una disminución en la competencia de ambas especies, sin embargo, también es importante considerar la amplitud en la dieta de las especies, como en el caso de Flores-Ortega, *et al*, (2013) que al evaluar la distribución y hábitos alimenticios de cinco especies de lenguados en el Pacífico Central Mexicano concluyeron que una de las

estrategias que disminuyen la competencia intra e interespecífica de los lenguados es el cambio en la dieta de acuerdo a la disponibilidad de presas por lo que no se registraron superposiciones entre las dietas de las cinco especies y entre clases de talla. Otro caso importante es la disparidad morfológica que presentan las especies de peces loro del Indo-pacífico en su estructura bucal que ha permitido evitar una traslape en los nichos de las especies (Nicholson y Clements, 2021).

La relación de la forma y el nivel trófico de los peces ha sido estudiada y se ha observado que presentan características relacionadas a sus hábitos alimenticios. Por ejemplo, Costa y Cataudella (2007) observaron que los peces carnívoros presentan una abertura bucal grande, un cuerpo elongado y un pedúnculo caudal largo y estrecho. Estas características pueden ser observadas claramente en *S. notata*, que tiene un cuerpo alargado. De igual modo, en la porción central del cuerpo de *S. foetens* se observa el mismo comportamiento. Los omnívoros se caracterizaron por tener cuerpos altos y un pedúnculo caudal más corto y alto; estas características son visible en *L. rhomboides* que posee un cuerpo oval alto. Asimismo, *S. testudineus* también presenta un cuerpo más ancho en la zona central del cuerpo y un claro estrechamiento en su pedúnculo caudal. Con *C. atherinoides* estas características no son tan visibles puesto que su cuerpo es más elongado respecto a la forma de las dos especies anteriores, sin embargo, comparada con la especie con la que conforma el morfo-grupo general (*S. notata*) es posible observar que presenta un cuerpo más ancho y su pedúnculo caudal es más estrecho. Por último, se observó que las especies herbívoras presentaron una abertura bucal menor: *M. curema* (HV-M), *M. trichodon* y *C. artifrons* (HV-P).

A pesar de que es posible observar ciertas características de forma distintivas entre los grupos tróficos esto no significa que todos los organismos con cierto tipo de dieta deban ajustar su forma a lo descrito anteriormente ya que estos rasgos morfológicos solo son un indicio de la manera en que las especies pueden hacer uso de los recursos de la zona donde habitan. Sin embargo, debemos recordar que las formas de las especies responden a muchas otras variables, desde sus características taxonómicas, el efecto de las variables ambientales, así como los efectos de la evolución, sin embargo, los análisis de morfometría geométrica han sido herramientas útiles para comparar la diversidad entre ensamblajes de especies cuándo la información ecológica es mínima o nula (Farré, *et al.*, 2013).

AGRUPAMIENTO EN GRUPOS FUNCIONALES DE LAS ESPECIES RESIDENTES DE LA CARBONERA.

Los resultados mostraron una formación de al menos dos grupos funcionales en cada grupo trófico (excepto en los herbívoros de macrofitas). De manera similar, Aguilera-Medrano y Calderón-Aguilera (2015) identificaron 19 grupos funcionales a partir de las diferencias morfológicas de 6 grupos tróficos y definieron que el uso de la morfometría geométrica y la composición de la dieta de las especies fueron eficaces para evaluar la diversidad de grupos funcionales dentro de una comunidad.

En el caso de los grupos funcionales obtenidos en este trabajo, es importante mencionar que la mayoría de estos está formada por una especie residente (Tabla 15), incluyendo algunas que son endémicas de la península de Yucatán. Respecto a la especie que formaron grupos funcionales distintos entre sus categorías de talla es importante resaltar que esta división se realizó entre la primera categoría de talla y las dos consecutivas (II y III). Es posible que la variación morfológica entre los individuos más pequeños y los de mayor talla sea significativa y resulte en la formación de grupos funcionales distintos, como en estudios más específicos, tal es el caso de Gutiérrez-Oliva (2012) en donde se observó una diferencia morfológica entre tallas de especies de *Eucinostomus*.

En ese sentido sería importante contar con la información de las dietas de la especie a lo largo de su ontogenia, ya que se sabe que pueden ocurrir cambios en la dieta, como en el caso de *Diapterus rhombeus* y *Eucinostomus gula* en la laguna de Términos (Pineda-Peralta, et al, 2016) en donde las tallas más pequeñas de *D. rhombeus* presentaron una dieta distinta de las tallas más grandes resaltando así una relevancia en la competencia intraespecífica, por su parte *E. gula* no presentó diferencias significativas en la dieta entre tallas presentando una relevancia mayor en la competencia interespecífica .

De los 13 grupos funcionales obtenidos, solo uno está formado por dos especies (C1) que pertenecen al mismo grupo trófico, por lo que podría interpretarse como una similitud en el rol funcional de ambas. Sin embargo, esto no sucedió en los demás grupos funcionales, por lo que se propone prestar especial atención a las especies residentes de la Carbonera puesto que pueden estar desarrollando un papel funcional importante en la dinámica de la comunidad. Además, dentro de las especies residentes se encontraron algunas de importancia comercial como *M. curema*, de importancia económica local como *E. gula* y *E. argenteus*; así como especies endémicas de la zona de la península de Yucatán como lo es *F. persimilis* (Álvarez-Fuentes 2016).

Las especies residentes presentaron una variación de formas considerable, en este sentido es posible que el efecto de un rango amplio de formas entre especies haya eclipsado las diferencias de forma entre las clases de talla dentro de las especies, por lo que incluir los datos de las pendientes alométricas puede aportar mayor información sobre la variación intraespecífica de la forma de las especies. Petchey et al., (2008) analizaron la estructura de una red trófica mediante un modelo de forrajeo óptimo y variables alométricas de forrajeo, dichos análisis mostraron que el modelo predecía arriba del 65% de las relaciones de una red trófica, además, concluyeron que el comportamiento individual de los organismos determina la composición individual de la dieta y que la estructura de una red trófica es el resultado de la suma de esos comportamientos individuales.

Sin embargo, también podemos observar que tomando en cuenta la variación de la forma de las especies a lo largo de las tres clases de tallas respecto a la variación interespecífica es posible observar que la competencia intraespecífica puede ser menor respecto a la competencia interespecífica, este patrón fue observado por Piet (1998) en una comunidad tropical de nueve especies. Esto puede ser evaluado por medio del traslape de nichos funcionales lo que podría aportar mayor información sobre la función de la comunidad íctica en general, como en el caso de Palacio-Núñez *et al.*, (2010) que evaluaron el traslape espacial de una comunidad íctica dulceacuícola en Río Verde San Luis Potosí, dentro de los hallazgos es relevante mencionar que se definió un traslape entre los nichos de especies endémicas respecto a especies introducidas dejando como evidencia el efecto de la introducción de especies a esa zona ya que algunas especies endémicas se encontraban en peligro de extinción probablemente debido a la fuerte competencia entre especies endémicas e introducidas.

Tomando en cuenta lo anterior, es relevante analizar la redundancia funcional dentro de los grupos funcionales formados, principalmente porque, como se mencionó anteriormente, en la Carbonera existen especies de importancia económica, local y especies endémicas sobre las que se debe poner especial atención y en caso de presentar una redundancia funcional baja dentro de los grupos podríamos inferir que la comunidad íctica es sensible ante la pérdida de alguna de estas especies, y por el contrario si existen varias especies dentro de un grupo funcional puede impedir que la pérdida de alguna de las especies genere consecuencias inmediatas e irreversibles sobre el ecosistema (Tellería, 2013). Además, junto con el análisis de la redundancia funcional sería importante evaluar el nivel de resiliencia que presenta el ecosistema de la Carbonera ya que en los últimos años ha crecido la presión antrópica sobre esta zona desde un aumento en el ecoturismo hasta la planeación de la construcción de zonas habitacionales cercanas. Anteriormente ya se evaluó la resiliencia de la Carbonera mediante la composición específica del ensamblaje de peces (Chiappa-Carrara, *et al.*, 2017), sin embargo, sería importante realizar la evaluación a nivel funcional de la comunidad de peces.

En el caso de este trabajo para los grupos funcionales que están conformados por dos especies se puede inferir que una especie podría sustituir el rol funcional de otra en caso de su pérdida, pero eso no asegura que el sistema sea completamente resiliente ante ciertos impactos, además, es importante resaltar que en este trabajo no se tomaron en cuenta otras funciones clave como reproducción o locomoción que también pueden brindar información importante sobre el rol funcional de las especies.

EVALUACIÓN DE LA ALOMETRÍA EN LAS ESPECIES RESIDENTES.

El efecto del tamaño en los estudios de morfología siempre ha sido un tema de debate, en ese sentido la morfometría geométrica ofrece la posibilidad de eliminar el efecto de la escala sobre la variación en la forma. Es así como podemos visualizar si existe una relación entre la forma y el tamaño, sin que los datos de forma se encuentren sesgados por la escala.

En el caso de este trabajo el ANOVA de la regresión lineal entre el tamaño y la variación en la forma mostró diferencias significativas. Al evaluar la covarianza del tamaño y la forma también se obtuvo un valor significativo para el MANCOVA. Finalmente, cuándo se evaluó la diferencia entre las pendientes alométricas de las especies también se registró un valor significativo. Al conocer que existe una diferencia entre las pendientes de las relaciones alométricas es posible inferir que los cambios en el tamaño de cada una de las especies residentes de este sistema lagunar tienen magnitudes diferentes (Zelditch *et al.*, 2004).

En general, los resultados de las diferentes pruebas estadísticas mostraron una tendencia en las especies a un crecimiento alométrico y no isométrico, sin embargo, durante los análisis de morfometría geométrica entre los grupos tróficos solo una especie mostró diferencias entre sus categorías de tallas, para las especies restantes no se observaron diferencias significativas entre las categorías de talla, a excepción de *M. curema* que mostró una diferencia entre la categoría I y III, pero no fueron suficientes las diferencias para conformar grupos funcionales distintos. Sin embargo, como mencionan Klingenberg y Froese (1991) algunos análisis como el ACP asumen que el patrón alométrico de las especies es el mismo, por lo que al incluir los datos de alometría de 17 especies marinas de peces observaron que las pendientes alométricas fueron distintas incluso entre especies taxonómicamente cercanas. Esto resalta la importancia de incluir este tipo de datos dentro del análisis de una comunidad que se evalúa a lo largo o parte de la ontogenia de las especies como es el caso de este trabajo.

Por otro lado, hay que recordar que ciertas especies residentes en la Carbonera solo presentan tallas juveniles o de edades tempranas, en ese sentido, sería importante evaluar la variación de la forma a lo largo de la ontogenia completa. Esto también podría brindar mayor información sobre el papel funcional de las especies dentro de diferentes sistemas (por ejemplo, dentro de una laguna costera y dentro de la zona marina), pues en trabajos previos se ha observado que la composición de los grupos funcionales tiene relación con los distintos hábitats que explotan las especies (Aguilar-Medrano y Arias-González, 2018).

CONCLUSIONES

Las tallas obtenidas de las especies residentes de la Carbonera pertenecen a estadios juveniles principalmente lo que refleja el papel de la laguna como zona de crianza y refugio para as especies.

Se observó una variación temporal de la salinidad y temperatura del agua a lo largo de un ciclo de muestreo, solo se observó una variación espacial de la profundidad. La variación de los parámetros fisicoquímicos está relacionada con el efecto de los patrones climáticas y atmosféricos que se presentan en la zona de la Península de Yucatán.

La abundancia y distribución de las especies cambió a lo largo de las tres temporadas siendo en secas en dónde se presentó una abundancia mayor de la mayoría de las especies, mientras que en lluvias la especie dominante fue *Eucinostomus gula*.

Se definió que la salinidad, el pH y la temperatura tienen una relación con la abundancia de las especies, lo que concuerda con la mayoría de los trabajos realizados en la Península de Yucatán y que resalta el efecto de estas variables sobre la mayoría de las comunidades ícticas de zonas costeras del territorio.

Con base en la información bibliográfica disponible sobre la dieta de las especies se construyeron seis grupos tróficos: zoobentofagos, omnívoros, detritívoros, piscívoros, herbívoros de macrofitas y herbívoros de fitoplancton.

La función clave de alimentación es una característica de los hábitos de vida de las especies que no solo aporta la información sobre el nivel trófico de éstas, también muestra las posibles interacciones que existen dentro de una comunidad, incluso revelando las relaciones depredador-presa o de competencia entre especies.

La clasificación en grupos funcionales basada en la dieta y la forma de las especies de peces ha resultado ser una combinación efectiva. La morfometría geométrica, además, ofrece la ventaja de poder visualizar directamente los cambios de forma en cada grupo. Disponer de información sobre los hábitos alimenticios de las especies resulta de primordial importancia para llevar a cabo la clasificación.

En este trabajo, se obtuvieron trece grupos funcionales correspondientes a las especies de peces residentes de la Carbonera. Se observó que la mayoría de los grupos funcionales se conforman de una sola especie, por lo que se considera importante ampliar esta clasificación abarcando todas las especies que hacen uso de la Carbonera con el fin de evaluar la diversidad de funciones presentes en la comunidad y el nivel de redundancia funcional.

Resalta la importancia de incluir organismos de diferentes tamaños puesto que, en los peces, suelen presentarse cambios ontogénicos ya sea en la alimentación, el comportamiento o la distribución. En este trabajo no fue posible asignar cada categoría de talla a un grupo trófico debido a que no existe la información suficiente que indique los hábitos alimenticios de las especies a lo largo de su ontogenia. Es así como se resalta la importancia de realizar estudios sobre la biología de las especies, ya que aportan información que puede ser integrada en los estudios sobre la ecología de una comunidad.

La evaluación de la diversidad de funciones dentro de una comunidad aporta un panorama de la dinámica de las especies y su papel dentro de ella, en ese sentido esta aproximación puede ser una herramienta útil y eficaz en el proceso de desarrollar planes de manejo de las especies o planes de conservación de la zona.

Finalmente, es importante resaltar que la Carbonera es una laguna costera que alberga a una gran comunidad no solo de peces, sino de aves, invertebrados, organismos planctónicos y bentónicos que habitan en algún momento de su vida la laguna, por lo que se resalta su importancia ecológica.

REFERENCIAS

1. Adams, D. C., Rohlf F. J. y Slice D. E. (2004), Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution", *Revista italiana de zoología*, 71 (1), 5-16.
2. Adams, D. C., y Otárola-Castillo, E. (2013). *geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data*. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4), 393-399.
3. Aguilar-Martínez P., (2015), Variación estacional de parámetros ambientales e hidrológicos de la laguna Chacmochuch, Quintana Roo, Tesis de maestría, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Posgrado en Ciencias del Agua, Yucatán, México
4. Aguilar-Medrano, R., y Calderon-Aguilera, L. E. (2016). Redundancy and diversity of functional reef fish groups of the Mexican Eastern Pacific. *Marine ecology*, 37(1), 119-133.
5. Aguilar-Medrano, R., y Arias-González, J. E. (2018). Functional reef fish groups of the Mexican Caribbean: implications of habitat complexity. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(4), 1138-1153.
6. Aguilar-Medrano R., J. Durand, V. Cruz-Escalona y P. Moyle. (2019) Fish functional groups in the San Francisco Estuary: Understanding new fish assemblages in a highly altered estuarine ecosystem, *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 227, 106331.
7. Agostinho A. A., L. C. Gomes, S. Veríssimo y E. K. Okada, (2004), Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Parana River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment, *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 14, 11-19.
8. Álvarez Fuentes, C. J., (2016), Hábitos alimentarios de *Fundulus persimilis* Milles 1955 y *Fundulus grandissimus* Hubbs 1936 en la costa norte de Yucatán, México, UNAM, recurso en línea, 74 pp.
9. Arceo-Carranza, D. y Ma. E., Vega-Cendejas (2009), Spatial and temporal characterization of fish assemblages in a tropical coastal system influenced by freshwater inputs: northwestern Yucatán peninsula, *Revista de Biología Tropical*, 57:1-2, 89-103.
10. Arceo-Carranza D., Ma. E. Vega-Cendejas, J.L. Montero-Muñoz y M. J. Hernández de Santillana, (2010), Influencia del hábitat en las asociaciones nictimerales de peces en una laguna costera tropical, *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 823-837.
11. Arceo-Carranza D. y Chiappa-Carrara X., (2015), Feeding ecology of juvenile marine fish in a shallow coastal lagoon of southeastern Mexico, *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 43(4): 621-631,
12. Bellwood, D.R., P. C. Wainwright, C.J. Fulton y A.S. Hoey, (2006), Functional versatility supports coral reefs biodiversity, *Proceedings. Biological Sciences/ The Royal Society*, 273, 101-107.
13. Bonilla-Gómez, J.L., M. Badillo- Alemán, A. Gallardo-Torres y X. Chiappa-Carrara, (2013a), Temporal variation, growth and natural mortality of two species of mojarras (Perciformes: Gerreidae) from a tropical coastal lagoon: La Carbonera, Yucatán, México, *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 5, 57-67.
14. Bonilla-Gómez, J.L., M. Badillo-Alemán, K. López, A. Gallardo-Torres, C. Galindo, D. Arceo y X. Chiappa-Carrara, (2013b), Environmental influences on the abundance of dominant fishes in a very shallow tropical coastal lagoon in northwestern Yucatán peninsula México, *Marine Science Research & Development*, 3:1, 118-128.
15. Bonilla - Gómez, J.L, M. Badillo - Alemán, A. Gallardo - Torres y X. Chiappa - Carrara, (2014). Relación longitud-peso, parámetros de crecimiento y mortalidad para el medio pico de cabeza dura *Chriodorus atherinoides* Goode & Bean, 1882 (Beloniformes: Hemiramphidae) de la península de Yucatan, Mexico. *Revista de Ictiología Aplicada* , 30 (1), 208-209.
16. Bonilla Gómez, J. L., (2014), Distribución espacio-temporal y estructura trófica de peces costeros en relación a la dinámica ambiental en la Laguna de la Carbonera, península de Yucatán, UNAM, recurso en línea, 126 pp.

17. Bookstein, F. (1992). Preliminaries. In *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology* (pp. 20-54). Cambridge: Cambridge University Press.
doi:10.1017/CBO9780511573064.003
18. Canto-Maza, G. Walter y M. E. Vega-Cendejas, (2008) Hábitos alimenticios del pez Lagodon rombooides (Perciformes: Sparidae) en la laguna costera de Chelem, Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical* , 56 (4), 1837-1846. Recuperado el 18 de marzo de 2020, de http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442008000400020&lng=en&tlng=es.
19. Chao, L., M. G. Castro, N. N. Fadré, F.M.S. da Silv, R.J. Albieri y L. Villwock de Miranda, (2015). *Mugil trichodon* (errata version published in 2016). The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T192945A103975683. Disponible en: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20152.RLTS.T192945A2180537.en>.
20. Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7: 241–253.
21. Chavez Herrera, D., (1993). Aspectos biológicos de *Mugil curema* Cuvier Valenciennes, *Mugil Cephalus* Lineo y *Mugil Hospes* Jordan y Culver; en dos lagunas costeras del Sur de Sinaloa. Licenciatura en Biología Marina. Thesis, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, B. C. S., México 63 h.
22. Chi-Espínola, A. A. y Ma. E. Vega-Cendejas (2016), Food resources of *Eucinostomus* (Perciformes: Gerreidae) in a hyperhaline lagoon: Yucatan Peninsula, Mexico, *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, vol. 51, núm. 2, pp. 395-406.
23. F. X. Chiappa-Carrara, C. Enríquez, I. Mariño-Tapia, M. Badillo- Alemán, A. Gallardo-Torres, C. Yañez Arenas, E. Marin-Coria, L. Arena, P. Guadarrama, K. López-Aguilar y S. Capella, - (2017), Monitoreo Ambiental de largo plazo, herramienta para evaluar la resiliencia de sistemas coterros, Caracterización Multidisciplinaria de la zona costera de Sisal Yucatán, LANRESC, Yucatán, México.
24. Chumba-Segura, L., R. Barrientos-Medina, S. Hernandez-Betancourt R. y Medina-Gonzalez, (2015). "Coleccion Ictiologica Regional de la Coleccion Zoologica de la Universidad Autonoma de Yucatan". En L. F. Del Moral-Flores, A. J. Ramirez-Villalobos, J. A. Martinez-Perez, A. F. Gonzalez-Acosta y J. Franco-Lopez (Eds.). Colecciones ictiologicas de Latinoamerica (pp. 273-293). Mexico: Facultad de Estudios Superiores Iztacala, unam/Sociedad Ictiologica Mexicana, A. C.
25. Cordova-Tapia, F. y L. Zambrano (2015), La diversidad funcional en la ecología de comunidades, *Ecosistemas*, 24:3, 78-87.
26. Córdoba-Tapia, F., y L. Zambrano, (2016). Fish functional groups in a tropical wetland of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Neotropical Ichthyology*, 14(2).
27. Córdoba Tapia, F. (2016), Diversidad funcional y ensamblaje de las comunidades de peces en humedales tropicales, UNAM, recurso en línea, 60 pp.
28. Costa, C y S. Cataudella, (2007). Relationship between shape and trophic ecology of selected species of Sparids of the Caprolace coastal lagoon (Central Tyrrhenian sea). *Environ.Biol. Fish*, 78: 115-123.
29. Cruz-Escalona V. H., M. S. Peterson, L. Campos-Dávila y M. Zetina-Rejón (2005). Feeding habits and trophic morphology of inshore lizardfish (*Synodus foetens*) on the central continental shelf off Veracruz. Gulf of México. *J. Appl. Ichthyol.* 21: 525-530.
30. Díaz, S., M. Cabido, (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
31. Dimitriadis, C., A. Evagelopoulos, D. Koutsoubas, (2012), Functional diversity and redundancy of soft bottom communities in brackish waters areas: local vs regional effects, *Journal of experimental marine biology and ecology*, 426-427, 53-59.
32. Dumay, O., P. S. Tari, J. A. Tomasini y D. Mouillot, (2004). Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* 64: 970-983.
33. Espinosa- Pérez, H. (2014), Biodiversidad de peces en México, *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 450-459.

34. Farré M., V. M. Tuset, F. Maynou, L. Recasens y A. Lombarte, (2013). Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages. *Ecological Indicators*. 29: 159-166.
35. Flores-Ortega J.R., E. Godínez-Domínguez, G. González-Sansón, J. A. Rojo-Vázquez, A. C. López-Prado y M. Y. Morales-Jauregui, (2013), Abundancia, distribución, hábitos alimentarios e interacciones tróficas de cinco especies de lenguados (Pleuronectiformes) en el Pacífico central mexicano, *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 41 (3), 423-439.
36. Flores Rivero, Marco Antonio (2020), Análisis de la estructura y función de las comunidades ícticas en humedales con impacto antrópico en la costa norte de Yucatán, UNAM, recurso en línea, 119 pp.
37. Froese, R. y D. Pauly. Editores (2019). FishBase. Publicación electrónica de la World Wide Web. Disponible en: www.fishbase.org
38. Fonseca C.R. y G. Ganade (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*. 89: 118-125
39. Funes M., A.L. Liberoff y D. E. Galván, (2014), Cambios tamaño-dependientes en la dieta de peces marinos y su estudio mediante análisis de isótopos estables, *Ecología Austral*, 24, 118-126.
40. Gallardo-Torres, A., M. Badillo- Alemán, C. Galindo-de Santiago, J. Loera-Pérez, R. Rioja-Nieto y X. Chiappa-Carrara, (2012), Listado taxonómico de los peces de la laguna boca de la Carbonera, Yucatán: un primer paso para el manejo y la evaluación de los recursos costeros del norte de Yucatán, p. 270-288 In: Recursos Acuáticos Costeros del Sureste. Vol. 2. A. J. Sánchez, X. Chiappa-Carrara, y R. Bríto-Pérez (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
41. Gallardo-Torres A., Badillo-Alemán M., Santiago C., Loera J. Galano T. y Chiappa-Carrara X. (2014). Catálogo de peces de la costa norte de Yucatán. 2ª edición.
42. Gallardo-Torres A., Badillo-Aleman, M., Gutierrez-Oliva, H. & Chiappa-Carrara, X. (2016). "Coleccion Ictiologica Regional de Referencia (cirr),UMDI Sisal". En L. F. Del Moral-Flores, A. J. Ramirez-Villalobos, J. A. Martinez-Perez, A. F. Gonzalez-Acosta y J. Franco-Lopez (Eds.). Colecciones ictiologicas de Latinoamerica (pp. 358-369). Mexico: Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM/Sociedad Ictiologica Mexicana, A. C.
43. Gaston, K.J. (1996) *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science, Oxford.
44. Gunz, P., y Mitteroecker, P. (2013). Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian journal of mammalogy*, 24(1), 103-109.
45. Gutierrez- Oliva H. I., (2012), Caracterización morfométrica del género *Eucinostomus* Baird and Girard en Baird, 1855 (Percoidei: Gerreidae) en la laguna de la Carbonera, Yucatán, tesis de maestría, UNAM.
46. Herrera Silveira J.A., j. Ramírez-Ramírez, (1998), Salinity and nutrients in the coastal lagoons of Yucatan, México, *Verh.Internat. Verein.Limnol.*, 26, 1473-1478.
47. Herrera-Silveira J.A., (2006), Lagunas costeras de Yucatán (SE, México): investigación, diagnóstico y manejo, *Sociedad Venezolana de Ecología*, 19(2), 94-108.
48. Herrera- Silveira J. A. y S. M. Morales-Ojeda, (2010), Subtropical Karstic Coastal Lagoon Assessment, Southeast México: The Yucatán Peninsula Case, en: Kennish J. M. y Pearl H. W. (Eds.), *Coastal Lagoons: critical habitats of environmental change* (pp. 17-32). Taylor & Francias group, EUA.
49. INEGI (2001), Anuario estadístico del estado de Yucatán, México. 616 pp.
50. Kennish, J. M. y H. W. Paerl, (2010), *Coastal Lagoons: critical habitats of environmental change*, en: Kennish J. M. y Pearl H. W. (Eds.), *Coastal Lagoons: critical habitats of environmental change* (pp. 17-32). Taylor & Francias group, EUA.
51. Klingenberg C. P. y R. Froese (1991), A Multivariate Comparison of Allometric Growth Patterns, *Syst. Zool.*, 40 (4), 410-419

52. Lamothe K., K. Alofs, D. Jackson y K. Somers. (2018), Functional diversity and redundancy of freshwater fish communities across biogeographic and environmental gradients, *Diversity and Distributions* (24), 1612-1626.
53. López-Ortega M., G. Pulido-Flores, A. Serrano-Solís, J. C. Gaytán-Oyarzún, W. S. Monks-Sheets y M. A. López-Jiménez, (2012). Evaluación estacional de las variables fisicoquímicas del agua de la laguna de Tampamachoco, Veracruz, México. *Revista Científica UDO Agrícola*. 12(3): 713-719.
54. Magurran, A. E., (1988), *Ecological diversity and its measurement*, Springer, 1a edición.
55. Mao Z., X. Gu, Y. Cao, J. Luo, Q. Zeng, H. Chen y E. Jeppesen (2021), How does fish functional diversity respond to environmental changes in two large shallow lakes? *Science of the Total Environment* (73), 142.158.
56. Méndez-Chávez, E. (1999), Contribución al conocimiento de la biología del pez sol *Achirus lineatus* (Soleidae) de Tecolutla, Veracruz, Tesis Digital, UNAM.
57. Mexicano-Cíntora, G. (1999). Crecimiento y reproducción de la mojarra, *Eucinostomus gula* de Celestún, Yucatán, México.
58. Mouchet, M.A., S. Villeger, N. W. H. Mason y D. Moulliot, (2010), Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assemblages' rules, *Functional ecology*, 24:4, 867-876.
59. Nicholson, G. M. y K. D. Clements, (2021), Ecomorphological divergence and trophic resource partitioning in 15 syntopic Indo-Pacific parrotfishes (Labridae: Scarini), *Biological Journal of the Linnean Society*, 132, 590-611
60. Palacio-Núñez J., G. Olmos-Oropeza, J.R. Verdú, E. Galante, O. C. Rosas-Rosas, J.F. Martínez-Montoya, y J. Enríquez, (2010), Traslape espacial de la comunidad de peces dulceacuícolas diurnos en el sistema de humedal Media Luna, Río Verde, S.L.P., México, *Hidrobiología*, 20 (1), 21-30.
61. Palacios-Sánchez, S. E., y Ma. E. Vega-Cendejas, (2010). Cambios alimenticios en tres especies de Spherooides (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) posterior al huracán Isidoro en Bocana de la Carbonera, Sureste del Golfo de México. *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 1223-1235.
62. Petchey, O. L., A. P. Beckerman, J. O. Riede, y P. H. Warren, (2008), Size, foraging, and food web structure, *PNAS*, 105 (11), 4191-4196.
63. Pirela-Ochoa E, L Troccoli y I Hernández-Ávila. (2008). Hidrografía y cambios en la comunidad del microfitorplancton de la Bahía de Charagato, Isla de Cubagua, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela Universidad de Oriente* 47(1):3-16.
64. Piet G. J., (1998), Eco morphology of a size-structured tropical freshwater fish community, *Environmental Biology of Fishes*, 51, 67-86.
65. Pineda-Peralta, A., J. Ramos-Miranda, M. Castillo-Rivera, F. Arreguín-Sánchez, (2016), Cambios en la dieta de dos especies de mojarras (Gerreidae) en la Laguna de Términos, Campeche, México, *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51 (2), 385-394.
66. Poot-Salazar, A. V., W. G. Canto-Meza y M. E. Vega-Cendejas, (2005), Hábitos alimenticios de *Floridichthys polyommus* Hubbs, 1936 (Pisces: Cyprinodontidae) en dos sistemas lagunares costeros, *Hidrobiológica* 15 (2 Especial): 183-194.
67. R Core Team (2019), R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
68. Red Universitaria de Observatorios Atmosféricos de La Universidad Nacional Autónoma de México (RUOA), 2020, recurso en línea, disponible en: <https://www.ruoa.unam.mx/index.php?page=home>
69. Reiss, J., J. R. Brida, J. M. Montoya y G. Woodward, (2009), Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research, *Trends in Ecology & Evolution*, 24:9, 505-514.

70. Robertson, D.R., E. A. Peña, J. M. Posada y R. Claro, (2019). Peces Costeros del Gran Caribe: sistema de Información en línea. Version 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.
71. Rojas P., S. Castro, I. Vila, F. Jaksic, (2020), Exotic species modify the functional diversity patterns of freshwater fish assemblages in continental Chile: Examining historical and geographical patterns, *Global Ecology and Conservation* (24), e01355.
72. Rosenfeld, J. S. (2002), Functional redundancy in ecology and conservation, *Oikos*, 2:1, 156-162.
73. Rudolf V.H.W., N. L. Rasmussen, C. J. Dibble, B. G. Van Allen, (2014). Resolving the roles of body size and species identity in driving functional diversity. *Proc. R. Soc. B* 281:20133203.
74. Tellería, J. L., (2013), Pérdida de biodiversidad. Causas y consecuencias de la desaparición de las especies, *Memorias R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 13.
75. Tribot, A.-S., N. Mouquet, S. Villéger, M. Raymond, F. Hoff, P. Boissery, F. Holon y J. Deter, (2016), Taxonomic and functional diversity increase the aesthetic value of coralligenous reefs, *Scientific reports*, 6, 1-12.
76. Trujillo A. P. y H. V. Thurman, (2011), The coastal ocean, in: *Essentials of Oceanography* (pp. 313-343), Trujillo A. P. y Thurman H. V. (Eds.), Pearson education, 10th edition, EUA.
77. Toussaint, A., N. Charpin, S. Brosse y S. Villéger, (2016), Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread, *Scientific reports* vol. 6.
78. Vega-Cendejas Ma. E., (2004), Ictiofauna de la Reserva de la Biosfera Celestún, Yucatán: una contribución al conocimiento de su biodiversidad, *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología*, 75 (1), 193-206.
79. Vega-Cendejas M. E. y M. Hernández de Santillana, (2004). Fish community structure and dynamics in a coastal hypersaline lagoon: Río Lagartos, Yucatán, México. *Estuarine, Coastal and Shelf science*. 60: 285-299.
80. Villéger, S., J. Ramos- Miranda, D. Flores-Hernández y D. Mouillot, (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degraded, *Ecological Society of America*. 20:6 1512-1522.
81. Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel y E. Garnier, (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
82. Wang, C., Z. Jiang, B. Zhou, B. Dai, y Z. Song (2019). A functional group approach reveals important fish recruitments driven by flood pulses in floodplain ecosystem, *Ecological Indicators*, 99, 130-139.
83. Webster, M. A. R. K., y H. D. Sheets, (2010). A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. *The paleontological society papers*, 16, 163-188.
84. Zamudio, J. E., E. E. Herrera-Collazos, y J. A. Maldonado-Ocampo, (2015). Protocolo para la medición de rasgos funcionales en peces dulceacuícolas, en: *La Ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*, Salgado-Negrete (eds.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), 180-212.
85. Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets y W. L. Fink, (2004). *Geometric Morphometrics for Biologist: A primer*. Academic Press, 1a edición.

ANEXOS

Anexo I.

Tablas de la categorización de clases de tallas de las especies residentes de La Carbonera tomadas en cuenta para este trabajo.

Clases de talla de *Achirus lineatus*

A	< 5.08
B	5.08 - 8.23
C	> 8.23

Clases de talla de *Chriodorus atherinoides*

A	< 12.94
B	12.94 - 17.47
C	> 17.47

Clases de talla de *Cyprinodon artifrons*

A	< 3
B	3 - 3.4
C	> 3.4

Clases de talla de *Eucinostomus argenteus*

A	< 7.55
B	7.55 - 10.16
C	> 10.16

Clases de talla de *Eucinostomus gula*

A	< 5.77
B	5.77 - 8.78
C	> 8.78

Clases de talla de *Floridichthys polyommus*

A	< 4.76
B	4.76 - 7.50
C	> 7.50

Clases de talla de *Fundulus persimilis*

A	< 9.49
B	9.49 - 11.22
C	> 11.22

...CONTINÚA

Clases de talla de *Lagodon rhomboides*

A	< 7.52
B	7.52 - 10.26
C	> 10.26

Clases de talla de *Mugil curema*

A	< 7.14
B	7.14 - 11.13
C	> 11.13

Clases de talla de *Mugil trichodon*

A	< 7.5
B	7.5 - 12.4
C	> 12.4

Clases de talla de *Sphoeroides testudineus*

A	< 11.44
B	11.44 - 20.22
C	> 20.22

Clases de talla de *Strongylura notata*

A	< 18.71
B	18.71 - 33.85
C	> 33.85

Clases de talla de *Synodus foetens*

A	< 12.05
B	12.05 - 16.77
C	> 16.77

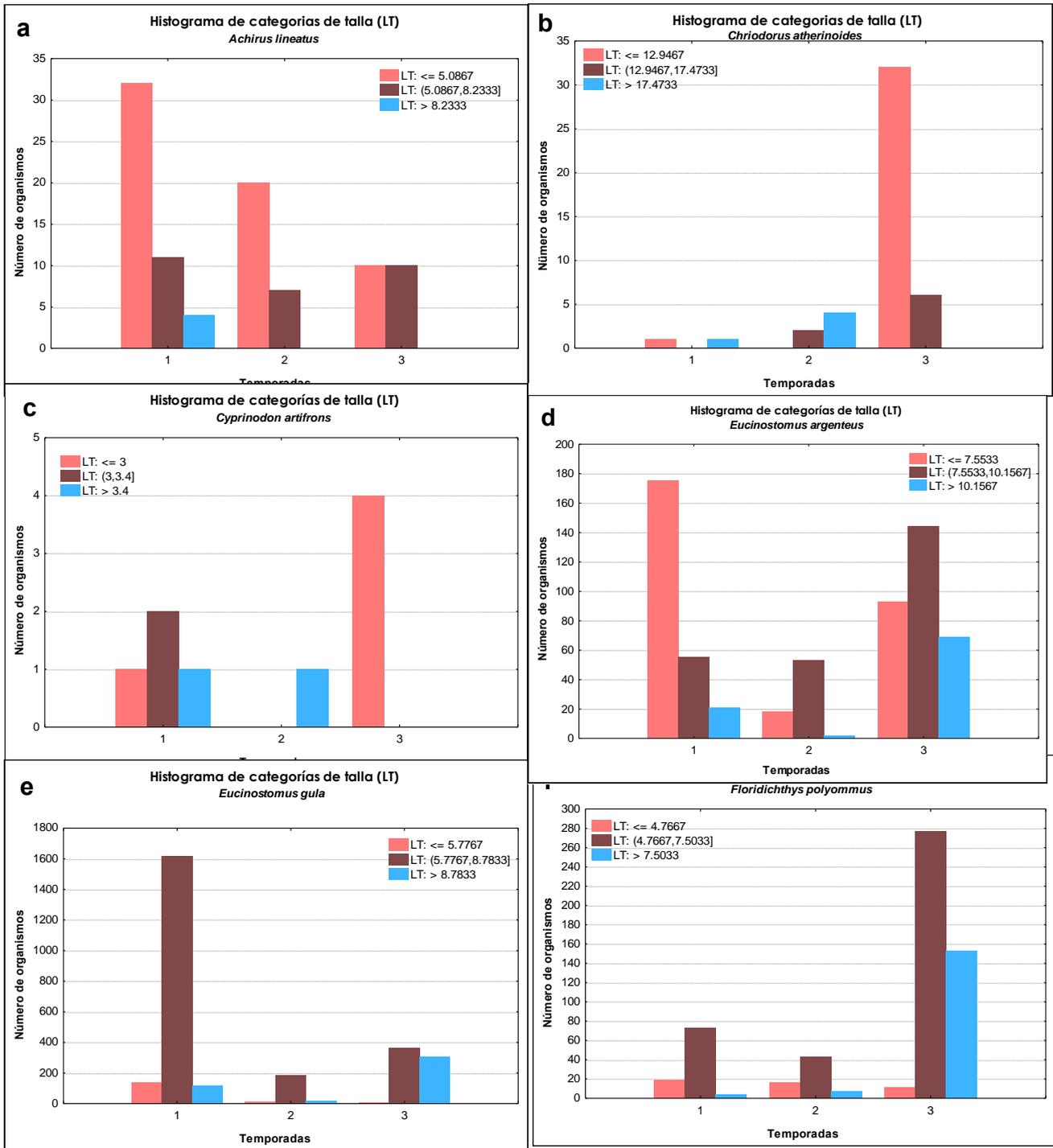


Figura. Abundancia de cada una de las tres categorías de talla de las especies residentes de La Carbonera.
 a) *Achirus lineatus*, b) *Chriodorus atherinoides*, c) *Cyprinodon artifrons*, d) *Eucinostomus argenteus*, e) *Eucinostomus gula*, f) *Floridichthys polyommus*.

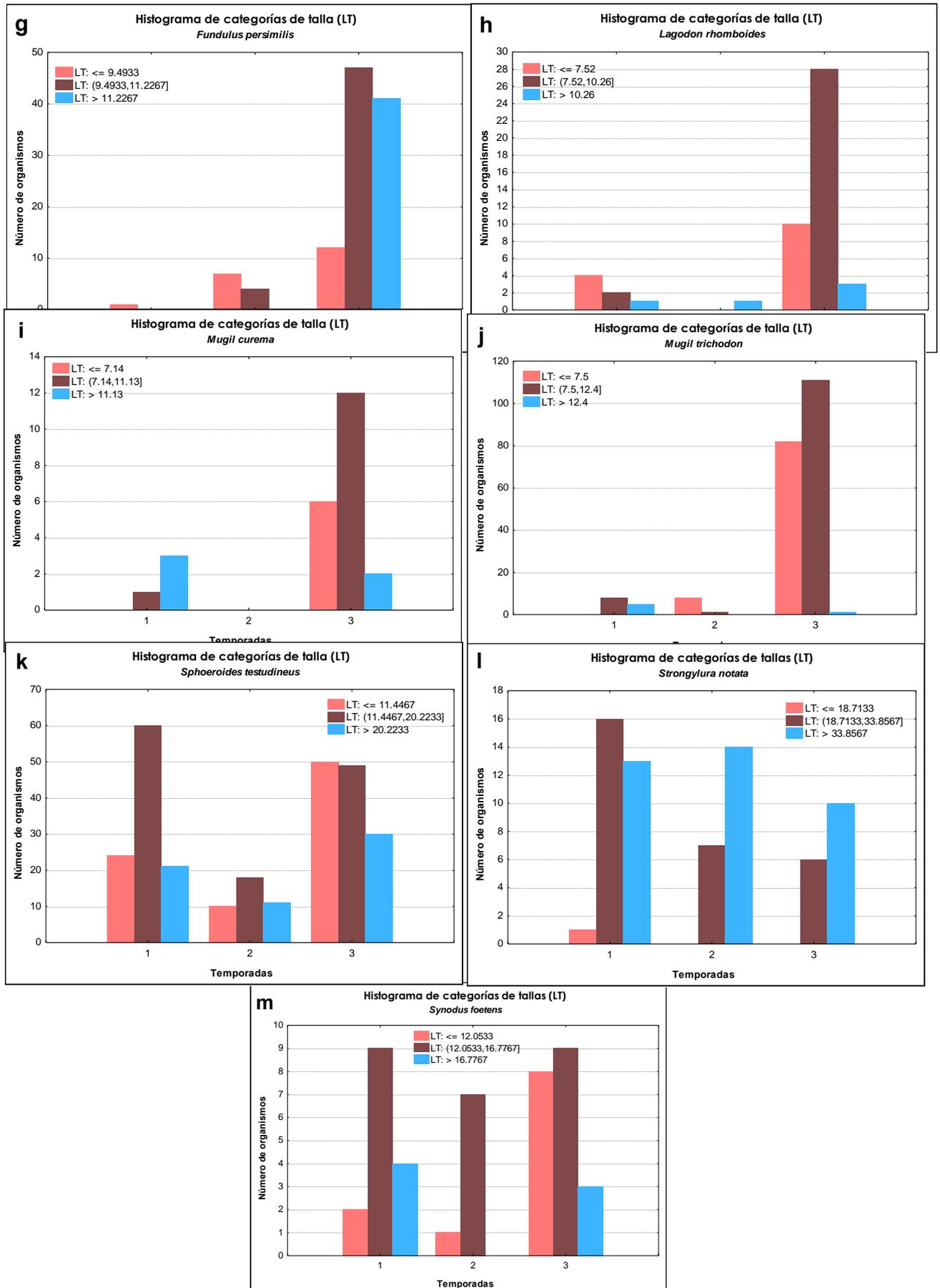


Figura. Categorías de talla de las especies residentes de La Carbonera. g) *Fundulus persimilis*, h) *Lagodon rhomboides*, i) *Mugil curema*, j) *Mugil trichodon*, k) *Sphaeroides testudineus*, l) *Strongylura notata*, m) *Synodus foetens*.

Anexo II.

Tabla. Componentes alimenticios (ítems) que componen las dietas de las especies residentes de La Carbonera tratadas en este trabajo.

ESPECIE	DIETA	REFERENCIA
<i>Achirus lineatus</i>	Detritus (31.14%)	Méndez-Chávez, 1999
	Annelida Polychaeta (29.50%)	
	Artropoda Insecta (14.75%)	
	Crustacea (27.86%)	
	Amphipoda	
	Tanaidacea	
Macrofitas Restos vegetales (6.55%)		
<i>Chriodorus atherinoides</i>	Annelida Polychaeta (2.46%)	Bonilla-Gómez, 2014
	Artropoda Crustácea	
	Decapoda: Grapsidae (0.35%)	
	Isopoda: Sphaeromatidae (4.56%)	
	Tanaidacea: <i>Tanais spp.</i> (44.21%)	
	Amphipoda: <i>Corhophium spp.</i> (1.05%)	
	Mollusca Bivalvia	
	Semelidae (1.75%)	
	Gastropoda: Espitoniidae (1.05%)	
	Peces (no identificados) (4.21%)	
Detritus (no identificado) (0.70%)		
Macrofitas Pasto marino: Cymodoceaceae: <i>Halodule spp.</i> (39.65%)		
<i>Cyprinodon artifrons</i>*	Detritus (46.42)	Flores-Rivero, 2020
	Cyanobacteria Chroococcus (0.04)	
	Oscillatoriaceae (0.05)	
	Bacillariophyceae	
	Phytoplankton <i>Navícula spp.</i> (30.10)	
Pinnularia (5.43)		

		<i>Ampphora spp.</i> (3.41)	
		Melosira (2.03)	
		Nitzschia (5.91)	
		Trachyneis (2.25)	
		Dinophyceae	
		Quinqueloculina (1.92)	
		Gymnodinium (0.01)	
	Artropoda		
		Crustacea	
		Hexanaupila: Calanoida (0.60)	
<i>Eucinostomus argenteus</i>	Phytoplankton	Cyanophyceae (3.04%)	Chi-Espinola y Vega-Cendejas, 2016.
		Diatomeas (12.17%)	
	Macrofitas	Pasto marino: <i>Halodule sp</i> (16.02%)	
	Protozoa	Foraminifera (26.77%)	
	Nematoda	Nematodes (23.53%)	
	Annelida	Polychaeta (57%)	
	Echiuridae	Echiurids (1.42%)	
	Mollusca	Bivalva (6.09%)	
		Gasteropoda (5.88%)	
	Artropoda	Crustacea	
		Amphipoda (58.22%)	
		Copepoda (50.71%)	
		Ostracoda (29.82%)	
		Cumacea (1.22%)	
		Mysidacea (2.64%)	
		Tanaidacea (42.6%)	
		Insecata (7.51%)	
		Detritus (42.8%)	
	Detritus		
<i>Eucinostomus gula</i>	Phytoplankton	Cyanophyceae (7.96%)	Chi-Espinola y Vega-Cendejas, 2016.
		Diatomeas (20.37%)	
	Macrofitas	Pasto marino: <i>Halodule sp</i> (37%)	
	Protozoa	Foraminifera (34.89%)	

	Nematoda	Nematodes (20.84%)	
	Annelidae	Polychaeta (72.6%)	
	Echiuridae	Echiurids (9.6%)	
	Mollusca	Bivalva (15.69%)	
		Gasteropoda (6.09%)	
	Artropoda	Crustacea	
		Amphipoda (42.86%)	
		Copepoda (54.57%)	
		Ostracoda (31.38%)	
		Mysidacea (3.04%)	
		Isopoda (4.68%)	
		Tanaidacea (36.3%)	
		Insecta (0.23%)	
	Detritus	Detritus (50.12%)	
<i>Floridichthys polyommus</i>	Phytoplankton (39.4%)	Bacillariophyceae Cyanophyceae	Poot- Salazar <i>et al</i> , 2005
	Macrofitas (21.1%)	Pasto no identificado Algas no identificadas	
	Protozoa (10.4%)	Dinoflagellida Foraminifera Oligotrichida Trofozoítos	
	Porifera (29.5%)	Espículas de esponjas	
	Artropoda (10.3%)	Crustacea Amphipoda Copepoda Ostracoda Tanaidacea	
	Annelida		

	(4.17%)	Poliquetos no identificados	
	Mollusca (13.97%)	Bivalva	
		Gasteropoda	
	Detritus (59.6%)	Detritus	
<i>Fundulus persimilis</i>	Mollusca	Moluscos no identificados (0.33%)	Álvares-Fuentes, 2016
	Artropoda	Crustacea	
		Amphipoda: Corophiidae (23.78%)	
		Tanaiidae: <i>Leptocheilia</i> sp. (36.97%)	
		Crustáceos no identificados (19.87%)	
		Insecta	
		Insectos no identificados (0.33%)	
	Detritus	Detritus (18.73%)	
<i>Lagodon rhomboides</i>	Annelida	Polychaeta (3.65%)	Bonilla-Gómez, 2014
	Artropoda	Crustacea (4.48%)	
		Decapoda	
		Penaidae (0.52%)	
		Portunidae (0.52%)	
		No identificados (38.02%)	
		Tanaiidae: <i>Tanais</i> spp. (3.65%)	
		Amphipoda: Corophiidae (2.08%)	
	Mollusca	Bivalvia (3.13%)	
	Peces	Scianidae (0.52%)	
		Clupeidae (1.04%)	
		Engraulidae (14.58%)	
		Huevos de pez (1.04%)	
	Macrofitas	Pasto marino	
		Cymodoceaceae: <i>Halodule</i> spp (1.04%)	
		Polyphysaceae: <i>Acetabularia</i> spp. (30.2%)	
<i>Mugil curema</i>	Protozoa	Foraminifera (75.17%)	Chavez-Heerera, 1993
	Artropoda	Crustacea	

	Ostracoda (11.72%)
	Huevos de crustáceo (28.96%)
	Restos de crustáceo (5.51%)
	Microcrustáceos (17.93%)
Mollusca	Bivalvia (4.13%)
	Huevos de molusco (4.82%)
Phytoplankton	Diatomeas (3.44%)
Macrofitas	Chlorophyta (70.34%)
	Restos vegetales (64.13%)
	Esporas vegetales (39.31)
Porifera	Esponjas (37.93%)

<i>Mugil trichodon</i>	Phytoplankton	Microalgas	Robertson, <i>et al.</i> , 2019
	Detritus	Detritus	

<i>Spherooides testudineus</i>	Annelida	Polychaeta: Eunicidae: <i>Marphysa spp.</i> (1.47%)	Bonilla-Gómez, 2014
	Artropoda	Crustacea	
		Maxilopoda	
		Balanidae: <i>Balanus spp.</i> (0.55%)	
		Decapoda	
		Paguridae (0.18%)	
		Portunidae (1.29%)	
		Penaidae (4.61%)	
		Gecarcinidae: <i>Cardisoma spp.</i> (5.71%)	
		Isopoda	
		Sphaeromatidae: <i>Sphaeromatinae spp.</i> (1.47%)	
		Tanaidacea	
		Tanaidae: <i>Tanais spp.</i> (9.21%)	
		Amphipoda	
		Corophiidae: <i>Corophium spp.</i> (8.29%)	
		Merostomata	
		Limulidae: <i>Limulus spp.</i> (4.42%)	
	Mollusca	Bivalvia	
		Semelidae: <i>Semele spp.</i> (39.59%)	
		Gastropoda	

		Neritidae: <i>Nerita</i> spp. (5.71%)	
		Epitoniidae: <i>Amaea</i> spp. (11.60%)	
		Melongenidae: <i>Melongena</i> spp. (1.29%)	
		Cypraeidae: <i>Cypraea</i> spp. (0.37%)	
	Peces	Clupeidae	
		<i>Opisthonema oglinum</i> (0.18%)	
		Engraulidae	
		<i>Anchoa</i> spp. (1.10%)	
		Huevos de pez no identificado (0.55%)	
	Macrofitas	Cymodoceaceae: <i>Halodule</i> spp. (2.39%)	
<i>Strongylura notata</i>*	Peces	Clupeidae (1.92)	Arceo Carranza-Chiappa Carrara, 2015
		Belonidae (0.67)	
		Poecilidae (0.67)	
		Cyprinodontidae (4.14)	
		Gerreidae (2.33)	
		Menidinae: <i>Menidia</i> spp. (2.68)	
		No identificados (78.53)	
	Artropoda	Crustacea	
		Decapoda	
		Brachyura (2.68)	
		Penaeidae (1.31)	
		Portunidae (0.64)	
		Amphipoda (0.94)	
		Corophiidae (0.14)	
		Tanaidacea (0.05)	
		Insecta	
		Diptera (0.43)	
	Macrofitas	Pasto marino (0.02)	
<i>Synodus foetens</i>*	Peces	Clupeidae	Arceo Carranza-Chiappa Carrara, 2015
		<i>Opisthonema oglinum</i> (1.38)	
		Cyprinodontidae	
		<i>Floridichthys polyommus</i> (1.94)	
		<i>Fundulus</i> spp. (0.48)	

Gerreidae

Eucinostomus spp. (0.48)

Engraulidae (0.48)

Synodontidae (9.97)

No identificados (68.14)

Artropoda

Crustacea

Decapoda

Penaeidae (8.71)

Copepoda (0.003)

No identificados (0.17)

* Valor dado en Índice de Importancia Relativa (IIR) de los ítems en las dietas de las especies.

Anexo III

Resultados de los análisis Kruskal Wallis para los parámetros físico químicos del agua y del aire registrados en la Carbonera durante el ciclo de muestreo 2018-2019.

SALINIDAD

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; SALINIDAD (%) (Spreadsheet2) Independent (grouping) variable: TEMPORADA Kruskal-Wallis test: $H(2, N=91) = 20.74876$ $p = .0000$

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	32	924.000
2	2	27	1489.000
3	3	32	1773.000

Multiple Comparisons p values (2-tailed); SALINIDAD (%) (Spreadsheet2) Independent (grouping) variable: TEMPORADA Kruskal-Wallis test: $H(2, N=91) = 20.74876$ $p = .0000$

	1 - R:28.875	2 - R:55.148	3 - R:55.406
1		0.000423	0.000176
2	0.000423		1.000000
3	0.000176	1.000000	

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; SALINIDAD (%) (Spreadsheet2) Independent (grouping) variable: ESTACIÓN Kruskal-Wallis test: $H(3, N=91) = 3.609141$ $p = .3069$

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	23	1175.500
2	2	23	1173.500
5	5	22	936.500
6	6	23	900.500

TEMPERATURA

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; TEMPERATURA (°C) (Spreadsheet2) Independent (grouping) variable: TEMPORADA Kruskal-Wallis test: $H(2, N=91) = 24.92021$ $p = .0000$

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	32	1962.000
2	2	27	726.000
3	3	32	1498.000

Multiple Comparisons p values (2-tailed); TEMPERATURA (°C) (Spreadsheet2) Independent (grouping) variable: TEMPORADA Kruskal-Wallis test: $H(2, N=91) = 24.92021$ $p = .0000$

	1 - R:61.313	2 - R:26.889	3 - R:46.813
1		0.000002	0.084307
2	0.000002		0.011686
3	0.084307	0.011686	

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; TEMPERATURA (°C) (Spreadsheet2) Independent (grouping) variable: ESTACIÓN Kruskal-Wallis test: $H(3, N=91) = 1.480849$ $p = .6867$

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	23	971.000
2	2	23	996.500
5	5	22	1061.000
6	6	23	1157.500

OXÍGENO DISUELTO

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; OXIGENO DISUELTO (mg/l) (Spreadsheet2)
Independent (grouping) variable: TEMPORADA Kruskal-Wallis test: H (2, N= 91)
=1.159413 p =.5601

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	32	1601.000
2	2	27	1173.000
3	3	32	1412.000

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; OXIGENO DISUELTO (mg/l) (Spreadsheet2)
Independent (grouping) variable: ESTACIÓN Kruskal-Wallis test: H (3, N= 91)=1.546211
p =.6716

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	23	924.000
2	2	23	1109.000
5	5	22	1071.500
6	6	23	1081.500

pH

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; pH (Spreadsheet2) Independent (grouping) variable:
TEMPORADA Kruskal-Wallis test: H (2, N= 91) =3.445535 p =.1786

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	32	1558.500
2	2	27	1029.500
3	3	32	1598.000

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; pH (Spreadsheet2) Independent (grouping) variable:
ESTACIÓN Kruskal-Wallis test: H (3, N= 91) =.4349874 p =.9329

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	23	1087.000
2	2	23	1091.000
5	5	22	1020.500
6	6	23	987.500

TDS

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; TDS (g/l) (datos ambientales temporada-estacion)
Independent (grouping) variable: TEMPORADA Kruskal-Wallis test: H (2, N= 91)
=20.78057 p =.0000

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	32	924.000
2	2	27	1474.500
3	3	32	1787.500

Multiple Comparisons p values (2-tailed); TDS (g/l) (datos ambientales temporada-estacion) Independent (grouping) variable: TEMPORADA Kruskal-Wallis test: H (2, N= 91) =20.78057 p =.0000

	1 - R:28.875	2 - R:54.611	3 - R:55.859
1		0.000578	0.000131
2	0.000578		1.000000

3	0.000131	1.000000	

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; TDS (g/l) (datos ambientales temporada-estacion)
Independent (grouping) variable: ESTACIÓN Kruskal-Wallis test: H (3, N= 91) =3.144361
p =.3699

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	23	1166.000
2	2	23	1165.000
5	5	22	949.500
6	6	23	905.500

PROFUNDIDAD

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; PROFUNDIDAD (cm) (datos ambientales temporada-estación)
Independent (grouping) variable: TEMPORADA Kruskal-Wallis test: H (2, N= 83) =1.543771 p =.4621

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	24	942.000
2	2	27	1261.000
3	3	32	1283.000

Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks; PROFUNDIDAD (cm) (datos ambientales temporada-estación)
Independent (grouping) variable: ESTACIÓN Kruskal-Wallis test: H (3, N= 83) =35.35780 p =.0000

	Code	Valid - N	Sum of - Ranks
1	1	23	1482.000
2	2	21	694.500
5	5	19	847.000
6	6	20	462.500

Multiple Comparisons p values (2-tailed); PROFUNDIDAD (cm) (datos ambientales temporada-estacion)
Independent (grouping) variable: ESTACIÓN Kruskal-Wallis test: H (3, N= 83) =35.35780 p =.0000

	1 - R:64.435	2 - R:33.071	5 - R:44.579	6 - R:23.125
1		0.000097	0.047283	0.000000
2	0.000097		0.789601	1.000000
5	0.047283	0.789601		0.032787
6	0.000000	1.000000	0.032787	

Anexo IV

Resultados de los análisis ANOVA de dos vías correspondientes a la abundancia de las especies residentes entre temporadas y estaciones.

ABUNDANCIA DE ESPECIES RESIDENTES ENTRE TEMPORADAS.

Univariate Tests of Significance for ABUNDANCIA Log (x+1) (DATOS ESPECIES) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition

	SS	Degr. of - Freedom	MS	F	p
Intercept	108.4262	1	108.4262	687.2287	0.000000
TEMPORADA	4.7113	2	2.3557	14.9307	0.000002
ESPECIE	50.7448	12	4.2287	26.8026	0.000000
TEMPORADA*ESPECIE	6.0841	24	0.2535	1.6068	0.050897
Error	18.4595	117	0.1578		

ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES RESIDENTES POR ESTACION

Univariate Tests of Significance for ABUNDANCIA Log (x+1) (DATOS ESPECIES) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition

	SS	Degr. of - Freedom	MS	F	p
Intercept	108.4262	1	108.4262	565.7145	0.000000
ESTACIÓN	1.5121	3	0.5040	2.6297	0.054058
ESPECIE	50.7448	12	4.2287	22.0634	0.000000
ESTACIÓN*ESPECIE	7.8099	36	0.2169	1.1319	0.308515
Error	19.9329	104	0.1917		

ANOVA DEL ANÁLISIS DE REDUNDANCIA (RDA) PARA EVALUAR LA SIGNIFICANCIA DEL MODELO

	DF	Varianza	F	Pr(>F)
MODELO	6	2.07225	2.9404	0.002**
RESIDUALES	5	0.58729		

Signif. codes: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05 '.' 0.1 '.' 1

Univariate Tests of Significance for Percentage (Spreadsheet5) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition

	SS	Degr. of - Freedom	MS	F	p
Intercept		0			
Categoría trófica	4323.09	4	1080.771	8.757320	0.000008
Ítem	11506.30	10	1150.630	9.323372	0.000000
Categoría trófica*Ítem	39743.76	54	735.996	5.963657	0.000000
Error	9009.18	73	123.413		

LSD test; variable Percentage (Spreadsheet5) Probabilities for Post Hoc Tests Error: Between MS = 123.41, df = 73.000

	Categoría trófica	{1} - 10.926	{2} - 7.9224	{3} - 8.4569	{4} - 21.282	{5} - 22.501	{6} - 7.8710
1	Zoobentivoro		0.443883	0.507055	0.006597	0.014817	0.439212
2	Herbívoro	0.443883		0.853879	0.000016	0.000528	0.987116
3	Omnívoro	0.507055	0.853879		0.000006	0.000459	0.841908
4	Detritívoro	0.006597	0.000016	0.000006		0.751057	0.000019
5	HervívoroM	0.014817	0.000528	0.000459	0.751057		0.000546
6	Piscívoro	0.439212	0.987116	0.841908	0.000019	0.000546	

Anexo V

Tabla 21. Nomenclatura de las especies residentes utilizada en tablas y figuras

Abreviatura	Especie
Al	<i>Achirus lineatus</i>
Ca	<i>Chriodorus atherinoides</i>
Cya	<i>Cyprinodon artifrons</i>
Ea	<i>Eucinostomus argenteus</i>
Eg	<i>Eucinostomus gula</i>
Flp	<i>Floridichthys polyommus</i>
Fp	<i>Fundulus persimilis</i>
Lr	<i>Lagodon rhomboides</i>
Mc	<i>Mugil curema</i>
Mt	<i>Mugil trichodon</i>
St	<i>Sphoeroides testudineus</i>
Sn	<i>Strongylura notata</i>
Sf	<i>Synodus foetens</i>

Anexo VI

Tabla 1. Resultados del Análisis de varianza MANOVA de las diferencias de forma entre los grupos de zoobentófagos. El valor de p es significativo ante las diferencias de forma entre los grupos.

	Df	Pillai approx	F num	Df den	Df	p
ClasesZB	5	2.0006	53.247	15	399	< 2.2e-16 ***
Residual	133					

Signif. Cod: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Tabla 2. Diferencia de los morfo-grupos de zoobentófagos. Se observan los valores de significancia de la prueba de permutaciones pareadas que muestra las diferencias entre los grupos

	<i>Alc1</i>	<i>Alc2</i>	<i>Alc3</i>	<i>Fpc1</i>	<i>Fpc2</i>
<i>Alc2</i>	1.0000				
<i>Alc3</i>	1.0000	1.0000			
<i>Fpc1</i>	0.0015	0.0015	0.0015		
<i>Fpc2</i>	0.0015	0.0015	0.0015	1.0000	
<i>Fpc3</i>	0.0015	0.0015	0.0015	1.0000	1.0000

Tabla 3. Resultados del análisis de varianza MANOVA de las diferencias de forma entre los grupos de omnívoros. El valor de p es significativo ante las diferencias de forma entre los grupos.

	Dff	Pillai approx	F num	Df den	Df	p
ClasesOV	8	2.9075	1013.7	24	774	< 2.2e-16 ***
Residual	258					

Signif. cod: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Tabla 4. Diferencia entre los morfo-grupos de omnívoros. Se observan los valores de significancia de la prueba de permutaciones pareadas que muestra las diferencias entre los grupos

	<i>Cac1</i>	<i>Cac2</i>	<i>Cac3</i>	<i>Lrc1</i>	<i>Lrc2</i>	<i>Lrc3</i>	<i>Stc1</i>	<i>Stc2</i>
<i>Cac2</i>	0.0036							
<i>Cac3</i>	0.0036	1.0000						
<i>Lrc1</i>	0.0036	0.0036	0.0036					
<i>Lrc2</i>	0.0036	0.0036	0.0036	1.0000				
<i>Lrc3</i>	0.0036	0.0036	0.0036	1.0000	1.0000			
<i>Stc1</i>	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036		
<i>Stc2</i>	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	1.0000	
<i>Stc3</i>	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	1.0000	1.0000

Tabla 5. Resultados del Análisis de varianza MANOVA de las diferencias de forma entre los grupos de detritívoros. El valor de p es significativo ante las diferencias de forma entre los dos morfo-grupos formados.

Signif. cod: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05 '.' 0.1 '.' 1

	<i>Df</i>	<i>Pillai approx</i>	<i>F num</i>	<i>Df den</i>	<i>Df</i>	<i>p</i>
ClasesDV	8	1.4598	38.387	24	972	< 2.2e-16 ***
Residual	324					

Tabla 6. Diferencia entre los morfo-grupos de detritívoros. Se observan los valores de significancia de la prueba de permutaciones pareadas que muestra las diferencias entre los morfo-grupos formados.

	<i>Eac1</i>	<i>Eac2</i>	<i>Eac3</i>	<i>Egc1</i>	<i>Egc2</i>	<i>Egc3</i>	<i>Flpc1</i>	<i>Flpc2</i>
Eac2	1.0000							
Eac3	1.0000	1.0000						
Egc1	1.0000	0.8802	1.0000					
Egc2	1.0000	0.8802	1.0000	1.0000				
Egc3	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000			
Flpc1	0.0266	0.0046	0.0066	0.0240	0.0084	0.0036		
Flpc2	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	1.0000	
Flpc3	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	0.0036	1.0000	1.0000

Tabla 7. Resultados del Análisis de varianza MANOVA de las diferencias de forma entre los grupos de herbívoros de macrófitas. El valor de p es significativo ante las diferencias de forma entre los dos morfo-grupos formados.

Signif. cod: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05 '.' 0.1 '.' 1

	<i>Df</i>	<i>Pillai approx</i>	<i>F num</i>	<i>Df den</i>	<i>Df</i>	<i>p</i>
ClasesHVM	2	0.91282	2.6868	10	32	0.01641 *
Residual	19					

Tabla 8. Diferencia entre los morfo-grupos de herbívoros de macrofitas. Se observan los valores de significancia de la prueba de permutaciones pareadas que muestra las diferencias entre las categorías de talla de *M. curema*.

	<i>Mcc1</i>	<i>Mcc2</i>
Mcc2	0.1650	
Mcc3	0.0270	0.3466

Tabla 9. Resultados del Análisis de varianza MANOVA de las diferencias de forma entre los grupos de herbívoros fitoplanctófagos. El valor de p es significativo ante las diferencias de forma entre los dos morfo-grupos formados.

Signif. cod: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05 '.' 0.1 '.' 1

	<i>Df</i>	<i>Pillai approx</i>	<i>F num</i>	<i>Df den</i>	<i>Df</i>	<i>p</i>
ClasesHVP	5	1.4901	19.145	15	291	< 2.2e-16 ***
Residual	97					

Tabla 10. Diferencia entre los morfo-grupos de herbívoros fitoplanctófagos. Se observan los valores de significancia de la prueba de permutaciones pareadas que muestra las diferencias entre los dos morfo-grupos.

	<i>Cyac1</i>	<i>Cyac2</i>	<i>Cyac3</i>	<i>Mtc1</i>	<i>Mtc2</i>
Cyac2	1.0000				
Cyac3	1.0000	1.0000			
Mtc1	0.0015	0.0168	0.0040		
Mtc2	0.0015	0.0040	0.0015	0.9114	
Mtc3	0.0015	0.0120	0.0022	0.9114	1.0000

Tabla 11. Resultados del Análisis de varianza MANOVA de las diferencias de forma entre los grupos de piscívoros. El valor de p es significativo ante las diferencias de forma entre los dos morfo-grupos formados.

Signif. cod: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05 '.' 0.1 '.' 1

	<i>Df</i>	<i>Pillai approx</i>	<i>F num</i>	<i>Df den</i>	<i>Df</i>	<i>p</i>
ClasesPV	5	1.2099	10.138	15	225	< 2.2e-16 ***
Residual	75					

Tabla 12. Diferencia entre los morfo-grupos de piscívoros. Se observan los valores de significancia de la prueba de permutaciones pareadas que muestra las diferencias entre los dos morfo-grupos.

	<i>Sfc1</i>	<i>Sfc2</i>	<i>Sfc3</i>	<i>Snc1</i>	<i>Snc2</i>
Sfc2	1.0000				
Sfc3	1.0000	1.0000			
Snc1	0.0015	0.0015	0.0015		
Snc2	0.0015	0.0015	0.0015	1.0000	
Snc3	0.0015	0.0015	0.0015	1.0000	1.0000

Anexo VII

Tabla 1. Número de fotografías por especie y clase de talla que se utilizaron en los análisis de morfometría geométrica.

Especie	Fotografías por especie	Clase de talla	Fotografías por clase de talla
<i>Achirus lineatus</i>	63	I	38
		II	21
		III	4
<i>Chriodorus atherinoides</i>	46	I	33
		II	8
		III	5
<i>Cyprinodon artifrons</i>	9	I	5
		II	2
		III	2
<i>Eucinostomus gula</i>	112	I	33
		II	40
		III	39
<i>Eucinostomus argenteus</i>	91	I	21
		II	43
		III	27
<i>Floridichthys polyommus</i>	125	II	88
		III	37
<i>Fundulus persimilis</i>	76	I	19
		II	35
		III	22
<i>Lagodon rhomboides</i>	49	I	13
		II	31
		III	5
<i>Mugil curema</i>	22	I	4
		II	13
		III	5
<i>Mugil trichodon</i>	94	I	42
		II	47
		III	5
<i>Sphoeroides testudineus</i>	172	I	53
		II	80
		III	39
<i>Strongylura notata</i>	39	I	7
		II	25
		III	7
<i>Synodus foetens</i>	42	I	11
		II	24
		III	7