

ASOCIACIÓN TRÓFICA DE PECES DISTRIBUIDOS EN VEGETACIÓN ACUÁTICA SUMERGIDA EN LAGUNA DE TÉRMINOS, SUR DEL GOLFO DE MÉXICO

Trophic association of fish distributed in submerged aquatic vegetation in Laguna de Términos, southern Gulf of Mexico

E Guevara ✉, AJ Sánchez, C Rosas, M Mascaró, R Brito

EG (RB) DES Ciencias Naturales y Exactas, UNACAR Calle 56 No. 4. Ave Concordia. Ciudad del Carmen 24118 Campeche, México. eguevara@pampano.unacar.mx (AJS) Lab. Hidrobiología. DACBiol, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Tabasco, México (CR)(MM) Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Facultad de Ciencias, UNAM, Sisal, Yucatán, México

Artículo recibido: 14 de septiembre de 2006, **aceptado:** 12 de octubre de 2007

RESUMEN. La ecología trófica de cuatro especies de peces dominantes (*Sphoeroides testudineus*, *Cathorops melanopus*, *Archosargus rhomboidalis* y *Cichlasoma urophthalmus*) en una zona de vegetación acuática sumergida (*Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii*) fue analizada en la Laguna de Términos, en el sur del Golfo de México. El diseño de muestreo incluyó la variación espacial entre sustratos con vegetación y sin vegetación y la variación temporal en una escala circadiana y estacional. Los peces fueron muestreados mensualmente durante un año. La composición de la dieta de cada especie se determinó mediante el análisis de los estómagos de 1 003 individuos. Los índices de importancia relativa (IIR) y de diversidad de dieta (B_s) fueron calculados. El grado de interacción de las dietas entre especies se analizó mediante un índice de similitud para lo cual se utilizaron las proporciones en peso de los componentes tróficos. Las dietas cambiaron en relación al desarrollo ontogénico de las especies con una tendencia hacia mayor especificidad en los peces de talla mayor. Al aumentar la talla, *S. testudineus* consumió más pelecípodos, *C. melanopus* incrementó el consumo de peces y pelecípodos, y *A. rhomboidalis* y *C. urophthalmus* aumentaron el consumo de materia vegetal. Los resultados del índice de similitud mostraron diferentes patrones alimenticios según la talla de los peces. En los peces pequeños, las agrupaciones tróficas reflejaron un comportamiento generalista, mientras que los peces de tallas intermedias y grandes tuvieron una dieta más selectiva. Las especies *S. testudineus* y *C. melanopus* fueron clasificados como omnívoros mientras que *A. rhomboidalis* y *C. urophthalmus* quedaron como herbívoros. Las variaciones diarias de la alimentación de *C. melanopus*, *A. rhomboidalis* y *C. urophthalmus*, estuvieron relacionadas a la actividad nocturna de los crustáceos y a la disponibilidad de juveniles de peces fundamentalmente de *Eucinostomus gula*, debido a su elevada abundancia en el área de estudio. Para la especie *S. testudineus* no se comprobaron diferencias evidentes en su dieta diaria, ya que las frecuencias de los grupos tróficos resultaron similares de día y de noche.

Palabras clave: Peces, ecología trófica, pastos marinos, Laguna de Términos.

ABSTRACT. The trophic ecology of four dominant fish species (*Sphoeroides testudineus*, *Cathorops melanopus*, *Archosargus rhomboidalis* and *Cichlasoma urophthalmus*) from an area with submerged aquatic vegetation (*Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* and *Halodule wrightii*) was analysed in Laguna de Términos, southern Gulf of Mexico. The sampling design included the spatial variation between substrates with and without vegetation, and the temporal variation at the circadian and seasonal scales. Fish were sampled monthly throughout a year. The diet of each species was determined through the analysis of 1003 individuals. Indices for relative importance (IRI) and diet diversity (B_s) were calculated. A similarity index was calculated to analyse the interaction of the diets among the species, considering the proportion of the weight of each trophic item. The diets shifted in relation to the ontogenetic development of the species, with a tendency towards a greater specificity in the larger fish. As the fish increased in size, *S. testudineus* ate more pelecypods, *C. melanopus* ate more fish and pelecypods, and *A. rhomboidalis* and *C. urophthalmus* ate more plant matter. The results of the similarity index revealed different feeding patterns in relation to the size of the fish. The trophic groups in small fish showed a generalist feeding behaviour, whereas the medium and large fish presented a more selective diet. The species *S. testudineus* and *C. melanopus* were classified as omnivorous, while *A. rhomboidalis* and *C. urophthalmus* were classed as herbivorous. The daily variations in the feeding of *C. melanopus*, *A. rhomboidalis*

and *C. urophthalmus* were related to the nocturnal activity of the crustaceans and to the availability of juvenile fish, particularly of *Eucinostomus gula* due to its high abundance in the study area. No evident differences in daily diet were recorded for *S. testudineus*, as the frequency of trophic groups was similar between day and night.

Key words: Fish, trophic ecology, seagrasses, Laguna de Términos.

INTRODUCCIÓN

Los llamados gremios, definidos como grupos de especies que explotan los mismos recursos con estrategias similares (Adams 1985; Torruco & González 1994) permiten dividir a una comunidad en unidades funcionales. De ellos se esperan grados altos de interacción ecológica, la dinámica de estos gremios tróficos influye de manera determinante en la estructura y funcionamiento de las comunidades (Torruco & González 1994). Un gran número de especies coexistentes que utilizan recursos comunes y que pueden relacionarse por su afinidad en la utilización de éstos, forman asociaciones o gremios como resultado de esta sobreposición trófica (Ludwing & Reynolds 1988).

El conocimiento acerca del uso espacial y temporal del hábitat permite inferir las relaciones ecológicas entre los organismos, esto se refleja en la composición de sus dietas, que permite establecer diferentes niveles tróficos y la evaluación de un hábitat determinado (Sánchez *et al.* 1996). La adquisición de conocimientos de los hábitos alimenticios de las especies facilita entender la forma en que se desarrollan sus ciclos de vida (Wootton 1990; Saucedo-Lozano *et al.* 1999; Bocanegra-Castillo *et al.* 2000).

El análisis de los patrones tróficos proporciona información valiosa para comprender las interacciones y procesos que influyen en los cambios temporales de las comunidades. A pesar de la aparente importancia de la heterogeneidad temporal en la estructura y el funcionamiento de las comunidades de peces, pocos trabajos en los sistemas tropicales de Latinoamérica han incorporado esta variabilidad en sus estudios de la estructura trófica (Raz-Guzman & Sánchez 1996). La importancia de establecer un método para definir los gremios tróficos que incluya las variaciones ontogénicas en la dieta resulta obvia debido a que el uso de análisis inadecuados reflejará una falta de precisión en la interpretación tanto a nivel de gremio como de comunidad y reduce la habilidad para detectar y comprender los cambios

temporales. Esto sugiere que los estadios de vida deben ser tratados como entidades separadas a pesar de la identidad taxonómica, en contraste con la práctica tradicional de señalar a las especies taxonómicas como unidades ecológicas funcionales (Wilson & Sheaves 2001).

La importancia de los pastos marinos dentro de los estuarios como refugio de organismos, estabilizadores de sedimentos y en la creación de microhábitats ha sido frecuentemente registrada en el planeta (como ejemplos Duffy *et al.* 2003; Short *et al.* 2006; Jorgensen *et al.* 2007; Valentine *et al.* 2007). De ahí que frecuentemente se hayan realizado investigaciones en función del conocimiento de estas áreas de alta productividad e importancia ecológica, cuyo interés fundamental ha estado determinado por la importancia económica, al considerarse zonas de crianza natural y protección de larvas y juveniles que en su fase adulta forman parte de pesquerías comerciales.

Algunas especies de peces pueden modificar sus estrategias alimenticias de acuerdo a diferentes condiciones, bien sean adversas o no, esto permite utilizarlos como indicadores ambientales en el reconocimiento de posibles alteraciones del hábitat, información de utilidad para proponer recomendaciones de restablecimiento del mismo, así como, recomendaciones para la conservación y aprovechamiento de los recursos del área.

El objetivo de este trabajo fue el reconocimiento de las asociaciones tróficas de los peces dominantes en un área de vegetación sumergida de la Laguna de Términos en escalas temporales (circadiana y estacional) y en una escala espacial (con vegetación y sin vegetación).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

En la porción norte de la Laguna de Términos, Campeche, México, se presenta una persistente influencia marina, lo que mantiene valores elevados de salinidad y transparencia. En esta área se localiza El

Cayo (Figura 1), que comprende una extensión aproximada de 52 900 m² y una profundidad promedio menor a 1m (Sánchez 1994), la vegetación sumergida presente se distribuye por parches y está compuesta por pastos marinos, dominados por la fanerógama *Thalassia testudinum* y en menor densidad por los pastos marinos *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme* y macroalgas como *Phaeophyceae* y *Rhodophyceae*. La vegetación circundante está formada por árboles de mangle. Los sedimentos predominantes son arenosos y limosos (Sánchez 1994).

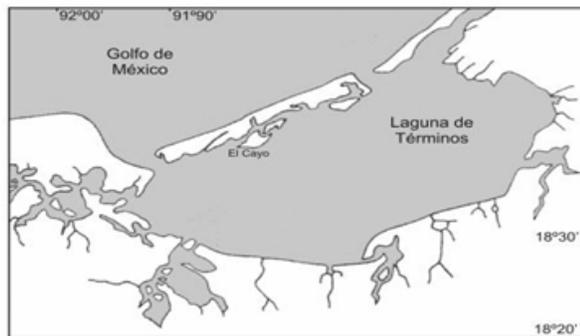


Figura 1. Área de estudio.
Figure 1. Study area.

En esta zona se registran durante todo el año densidades elevadas de macrocrustáceos, en particular camarones carideos y peneidos, cangrejos anomuros y braquiuros y peces (Vargas-Maldonado *et al.* 1981; Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez 1983; Raz-Guzman *et al.* 1986; Raz-Guzman & Sánchez 1992; Sánchez *et al.* 1996; Sánchez 1997; Sánchez & Raz-Guzman 1997; Raz-Guzman *et al.* 2004; Barba *et al.* 2005; Ramos-Miranda *et al.* 2005).

Yáñez-Arancibia & Day (1982) y Yáñez-Arancibia *et al.* (1983) sugirieron para la laguna tres periodos climáticos en relación con la precipitación, descarga de los ríos, frecuencia de vientos y temperatura ambiente. Estas épocas climáticas son: época de secas de febrero a mayo; época de lluvias persistentes en la tarde y noche durante los meses de junio a octubre y la época de nortes con lluvias ocasionales y fuertes vientos del norte, de octubre a enero.

Muestreo

Los peces utilizados en esta investigación se recolectaron en la localidad El Cayo, mediante un diseño de muestreo que incluyó la variación espacial entre substratos con vegetación y desprovistos

de ésta y la variación temporal en escala circadiana (iluminación y oscuridad) y estacional (secas, lluvias y nortes). Mensualmente se efectuaron ocho recolectas de la siguiente forma: 1) zona con fondos de vegetación sumergida y en condiciones de iluminación (VI, 06:00 y 12:00 hr), 2) zona de vegetación y en condiciones de oscuridad (VO, 19:00 y 24:00 hr), 3) zona sin vegetación y en condiciones de iluminación (SVI, 06:00 y 12:00 hr), 4) zona sin vegetación y en condiciones de oscuridad (SVO, 19:00 y 24:00 hr). En total resultaron 96 recolectas de peces de las cuales 50 % fueron diurnas y 50 % nocturnas, desde el mes de septiembre de 1997 hasta el mes de agosto de 1998, para incluir las tres épocas del año, secas, lluvias y nortes. Las recolectas se realizaron mediante una red de arrastre de prueba camaronesa de 5 m de largo, 2.5 m de abertura de trabajo y luz de malla de 1.25 cm, equipada con tablas de 0.8 por 0.5 m y operada durante 10 minutos por una lancha a una velocidad de 0.5 m s⁻¹, cubriendo un área de arrastre aproximada de 1500 m².

Análisis de las recolectas

En los individuos capturados se midió la longitud total en mm (LT) de todos los especímenes de las cuatro especies seleccionadas: *Spherooides testudineus*, *Cathorops melanopus*, *Archosargus rhomboidalis* y *Cichlasoma urophthalmus*. Estas cuatro especies fueron elegidas en base a su abundancia numérica y frecuencia de aparición.

Posteriormente, se revisaron 400 estómagos de *S. testudineus*, 200 de *C. melanopus*, 250 de *A. rhomboidalis* y 153 de *C. urophthalmus*. Los componentes alimenticios encontrados fueron separados e identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible bajo un microscopio estereoscópico. El análisis del contenido estomacal se realizó mediante los métodos numérico, frecuencial y gravimétrico. Para la identificación de los organismos y fragmentos de éstos se utilizaron los trabajos de Jordan & Evermann (1896-1900), Bohlke & Chaplin (1968), Chace 1972; Shipp (1974), Castro-Aguirre (1978), Brusca (1980), García Cubas (1981), Reséndez (1981a; 1981b), Williams (1984); Allen (1985), Guitart (1985), Raz-Guzman *et al.* (1986), Raz-Guzman & Sánchez (1992) y Pérez-Farfante & Kensley (1997).

El índice de importancia relativa de Pinkas *et*

al. (1971) fue calculado mediante la expresión: $IIR = (N + G) F$, donde N es el porcentaje numérico, G es el porcentaje gravimétrico y F es el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia. El índice de amplitud o diversidad de dieta (Levins 1968; Evans 1983) se estimó mediante la expresión: $B = (\sum pi^2)^{-1}$, en donde pi es la proporción en peso de una categoría trófica con relación al total y el valor de B varía desde 1 hasta n , siendo n el número de categorías tróficas encontradas en los estómagos. En el caso de que la dieta de una especie esté compuesta por proporciones iguales de cada categoría o grupo trófico, entonces $B = n$. Este índice se calculó para diferentes clases de tallas y para las diferentes épocas del año, secas, lluvias y nortes.

Para la normalización de los valores de B obtenidos se utilizó la siguiente expresión:

$$Bs = B - 1/n - 1$$

Esta normalización fue necesaria porque los valores de n (número de categorías tróficas) no fueron iguales para todas las tallas (Evans 1983).

El grado de utilización de los recursos alimenticios que pueden ser comunes a las especies estudiadas por coexistir en un mismo hábitat se evaluó cuantitativamente con el grado de interacción trófica entre las especies a través de la sobreposición de sus dietas mediante el índice de similitud de Morisita (1959), para lo cual se empleó la proporción en peso de los componentes tróficos. Con los valores calculados se construyó un diagrama de afinidad entre las especies de acuerdo a sus dietas utilizando el programa STATISTICA 5 (Romesburg 1990).

El índice de Morisita (1959) se definió mediante la siguiente expresión: $2 \sum (X_i Y_i) / \sum (X_i^2 + Y_i^2)$, en donde X_i y Y_i son las proporciones i de las especies X y Y . El valor del índice varía desde 0 cuando no hay elementos en común, hasta 1 cuando los elementos son comunes y en iguales proporciones.

RESULTADOS

Spherooides testudineus

Distribución y preferencia de hábitat. El total de individuos recolectados de esta especie fue de 765 (Tabla 1), de los cuales 119 (16% del total) se capturaron sobre la vegetación y en condiciones

de iluminación, 302 (39%) sobre la vegetación y en condiciones de oscuridad, 160 (21%) en zonas sin vegetación durante el día y 184 (24%) en fondos desprovistos de vegetación y en condiciones de oscuridad.

Composición de la dieta. El 62% de los estómagos tuvieron algún alimento. Estos se encontraron en similares proporciones tanto sobre vegetación como en fondos desprovistos de la misma.

La presencia de pelecípodos, materia orgánica no identificada y gasterópodos se incrementó a medida que los individuos de esta especie aumentaron de talla. En cambio se observó la disminución de restos de crustáceos, anfípodos, foraminíferos, nemátodos y restos vegetales (Figura 2).

La estructura de la dieta estuvo compuesta por los mismos grupos tróficos en las cuatro condiciones de muestreo (VI, VO, SVI, SVO) y sus proporciones en peso y número variaron sin un patrón determinado. Los pelecípodos resultaron el grupo trófico de mayor importancia con un valor del IIR de 11669 (Tabla 2).

Los peces mayores (>200 mm de LT) y de tallas intermedias (101- 200 mm de LT) presentaron valores bajos del índice de diversidad de dieta (<0.3), mientras que en los individuos pequeños (30-100 mm de LT) se obtuvieron los valores más altos (>0.3) (Figura 3).

Cathorops melanopus

Distribución y preferencia de hábitat. Del total de 436 individuos recolectados, 17 (4%) se capturaron en la condición de muestreo VI, 26 individuos (6%) en VO, 92 (21%) en SVI y 301 (69%) en SVO (Tabla 1).

Composición de la dieta. El 61% de los estómagos contuvieron alimentos, de estos el 43% provenían de peces capturados en zonas sin vegetación durante la noche.

El alimento de los peces pequeños (91-140 mm de LT) consistió en materia orgánica no identificada, pelecípodos, ostrácodos, copépodos harpacticoides e isópodos (Figura 4). En la dieta de los peces de talla intermedia (141-200 mm de LT) y grandes (>200 mm de LT) dominaron en peso los

Tabla 1. Número de individuos (No.) y distribución espacio-temporal de cuatro especies de peces asociados con *Thalassia testudinum*.
Table 1. Number of individuals (No.) and spatial-temporal distribution of four fish species associated with *Thalassia testudinum*.

especies	vegetación				sin vegetación				total
	iluminación		oscuridad		iluminación		oscuridad		
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	
<i>Sphoeroides testudineus</i>	119	15.56	302	302	160	20.92	184	24.05	765
<i>Cathorops melanopus</i>	17	3.9	26	5.96	92	21.1	301	69.04	436
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	138	43.53	133	41.9	9	5.99	27	8.52	317
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	69	45.10	76	49.67	3	1.96	5	3.27	153

Tabla 2. Valores del índice de importancia relativa (IIR) de Pinkas *et al.* (1971) para los diferentes grupos tróficos de cada las cuatro especies de peces asociados con *Thalassia testudinum*.

Table 2. Values of the index of relative importance (IRI) of Pinkas *et al.* (1971) for different trophic groups of each of the four fish species associated with *Thalassia testudinum*.

<i>Sphoeroides testudineus</i>		<i>Cathorops melanopus</i>		<i>Archosargus rhomboidalis</i>		<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	
Grupos tróficos	IIR	Grupos tróficos	IIR	Grupos tróficos	IIR	Grupos tróficos	IIR
Pelecípodos	11669.2	Grupos tróficos	10441.5	Materia vegetal	12146.7	Restos de vegetales	11247.2
Materia orgánica	3541.2	Pelecípodos	6128.7	Anfípodos	5825.7	Materia orgánica	5931.5
Gasterópodos	1751.4	Ostrácodos	473.9	Restos de bivalvos	212.4	Poliquetos	566.9
Restos de crustáceos	423	Copépodos	429.8	Detrito	361.5	Anfípodos	98.2
Anfípodos	33.9	Isópodos	508.3	Poliquetos	115.1	Isópodos	109.8
Foraminíferos	19.4	Nemátodos	9.2	Ostrácodos	59.6	Restos de moluscos	187.3
Nematodos	11.9	Restos de crustáceos	491.5	Nemátodos	2.8	Restos de crustáceos	59.4
Restos de vegetales	45.2	Poliquetos	9.3	Restos de crustáceos	2.0	Restos de esponjas	28.9
		Foraminíferos	11.1				
		Restos de vegetales	9.6				
		Escamas	12.3				

Tabla 3. Valores del índice de similitud de Morisita (1959) en tres clases de tallas para las cuatro especies de peces asociados con *Thalassia testudinum*.

Table 3. Values of the similarity index of Morisita (1959) for three size classes of the four fish species associated with *Thalassia testudinum*.

	Tallas pequeñas (30-100 mm de LT)			
	<i>Sphoeroides testudineus</i>	<i>Cathorops melanopus</i>	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	<i>Archosargus rhomboidalis</i>
<i>S. testudineus</i>	1.00	0.71	0.30	0.35
<i>C. melanopus</i>	0.71	1.00	0.98	0.31
<i>C. urophthalmus</i>	0.30	0.98	1.00	0.61
<i>A. rhomboidalis</i>	0.35	0.31	0.61	1.00
	Tallas medianas (101 - 200 mm de LT)			
<i>S. testudineus</i>	1.00	0.83	0.30	0.09
<i>C. melanopus</i>	0.83	1.00	0.54	0.09
<i>C. urophthalmus</i>	0.30	0.54	1.00	0.72
<i>A. rhomboidalis</i>	0.09	0.09	0.72	1.00
	Tallas grandes (> 200mm de LT)			
<i>S. testudineus</i>	1.00	0.85	0.26	0.15
<i>C. melanopus</i>	0.85	1.00	0.40	0.19
<i>C. urophthalmus</i>	0.26	0.40	1.00	0.68
<i>A. rhomboidalis</i>	0.15	0.19	0.68	1.00

pelecípodos y hubo un aumento de restos de peces. Además, en todos los intervalos de talla se observó la presencia de poliquetos, foraminíferos, restos vegetales, nemátodos y restos de crustáceos no identificados agrupados en la categoría otros.

Los restos de peces fueron principalmente encontrados en los estómagos de individuos captura-

dos de día (frecuencia de ocurrencia de 52 %). La materia orgánica (10 441) y los pelecípodos (6128) registraron los valores máximos del IIR (Tabla 2). Los valores máximos del índice de diversidad de dieta ($B_s > 0.18$) se calcularon en los peces pequeños (91-140 mm de LT). Mientras que, en los peces medianos (141-200 mm de LT) y grandes (>200 mm

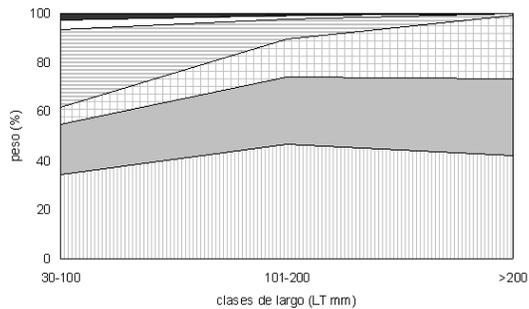


Figura 2. Composición de la dieta de *Sphaeroides testudineus* de acuerdo al desarrollo ontogénico. ▨ pelecípodos; ▩ materia orgánica; ▤ gasterópodos; ▥ restos de crustáceos; □ anfípodos; ■ otros (foraminíferos, nemátodos y restos vegetales).

Figure 2. Diet composition of *Sphaeroides testudineus* in accordance with ontogenetic development. ▨ pelecypods; ▩ organic matter; ▤ gastropods; ▥ crustacean remains; □ amphipods; ■ others (foraminifera, nematods and vegetable remains).

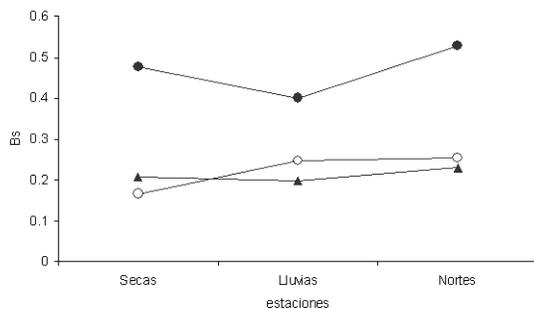


Figura 3. Índice de diversidad de dieta (B_s) en tres clases de talla (LT mm) de *Sphaeroides testudineus* en tres épocas del año. Círculos negros 30-100 mm; círculos blancos 101-200 mm; triángulos >200 mm.

Figure 3. Index of diet diversity (B_s) for three length classes (TL mm) of *Sphaeroides testudineus* in three seasons of the year. Black circles 30-100 mm; white circles 101-200 mm; triangles >200 mm.

de LT) se obtuvieron valores menores de 0.17 y 0.1, respectivamente (Figura 5).

Archosargus rhomboidalis

Distribución y preferencia de hábitat. El número total de individuos recolectados fue 317, de los cuales 138 (44 %) se capturaron en condiciones VI, 133 (42 %) en condiciones VO, 19 individuos (6 %) en SVI y 27 (9 %) en SVO (Tabla 1).

Composición de la dieta. El 52 % de los estóma-

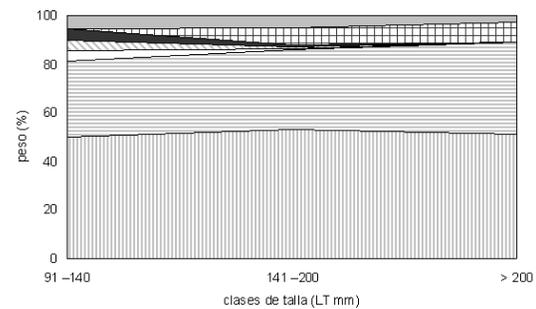


Figura 4. Composición de la dieta de *Cathorops melanopus* de acuerdo al desarrollo ontogénico. ▨ materia orgánica; ▩ pelecípodos; □ ostrácodos; ▥ copépodos; ■ isópodos; ▤ restos de peces; ▥ otros (nemátodos, restos de crustáceos, poliquetos, foraminíferos y restos vegetales).

Figure 4. Diet composition of *Cathorops melanopus* in accordance with ontogenetic development. ▨ organic matter; ▩ pelecypods; □ ostracods; ▥ copepods; ■ isopods; ▤ fish remains; ▥ others (nematods, crustaceans remains, polychaeta, foraminifers and vegetable remains).

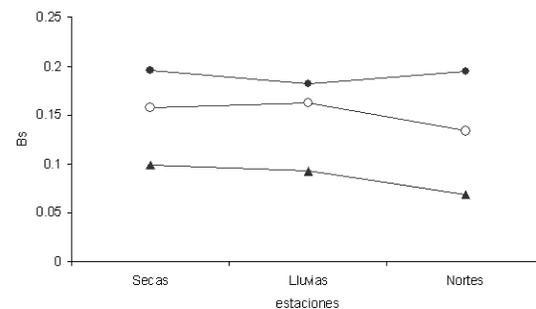


Figura 5. Índice de diversidad de dieta (B_s) en tres clases de talla (LT mm) de *Cathorops melanopus* en tres épocas del año. Círculos negros 91-140 mm; círculos blancos 141-200 mm; triángulos >200 mm.

Figure 5. Index of diet diversity (B_s) for three length classes (TL mm) of *Cathorops melanopus* in three seasons of the year. Black circles 91-140 mm; white circles 141-200 mm; triangles >200 mm.

gos tuvo alimentos, de éstos el 63 % correspondió a organismos capturados en zonas de vegetación durante el día y la noche.

La dieta de los peces de tallas pequeñas (25 - 79 mm de LT) estuvo compuesta principalmente por materia vegetal y además por anfípodos, restos de pelecípodos, materia orgánica no identificada, poliquetos, ostrácodos, nemátodos y restos de crustáceos. Estos tres últimos componentes fueron agrupados en la categoría otros (Figura 6). Excepto la materia vegetal, los demás componentes aparecieron en menores proporciones en los peces de las



Figura 6. Composición de la dieta de *Archosargus rhomboidalis* de acuerdo al desarrollo ontogénico. ■ materia vegetal; ■ anfipodos; ■ pelecípodos; ■ materia orgánica; □ poliquetos; ■ otros (ostrácodos, nemátodos y restos de crustáceos).

Figure 6. Diet composition of *Archosargus rhomboidalis* in accordance with ontogenetic development. ■ vegetable matter; ■ amphipods; ■ pelecypods; ■ organic matter; □ polychaeta; ■ others (ostracods, nematods and crustacean remains).

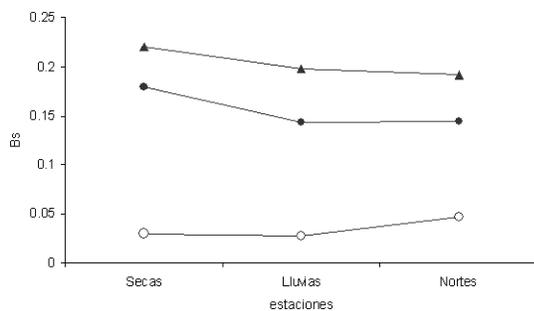


Figura 7. Índice de diversidad de dieta (B_s) en tres clases de talla (LT mm) de *Archosargus rhomboidalis* en tres épocas del año. Círculos negros 25-79 mm; círculos blancos 80-170 mm; triángulos >170 mm.

Figure 7. Index of diet diversity (B_s) for three length classes (TL mm) of *Archosargus rhomboidalis* in three seasons of the year. Black circles 25-79 mm; white circles 80-170 mm; triangles >170 mm.

tallas intermedias (80 - 170 mm de LT). En los peces de tallas grandes (>170 mm de LT), el componente materia orgánica obtuvo mayor peso.

Los peces de tallas intermedias y grandes mostraron un mayor consumo de material vegetal. En los individuos recolectados de noche se encontró una frecuencia de ocurrencia de anfípodos mayor (74%). La categoría materia vegetal tuvo el valor más alto de IIR (12146) y fue seguida por la categoría anfípodos (5825) (Tabla 2).

Los valores calculados de B_s (Figura 7) indican que los individuos de tallas intermedias (80-170 mm de LT) presentaron valores por debajo de 0.05 a diferencia de los peces de tallas pequeñas (25-79

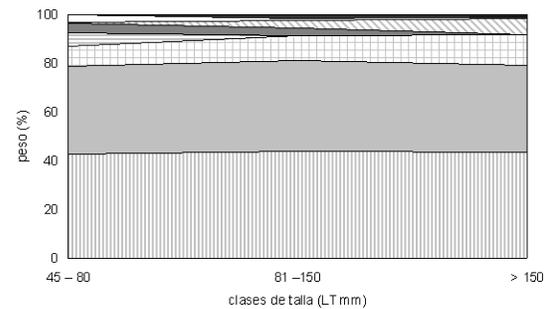


Figura 8. Composición de la dieta de *Cichlasoma urophthalmus* de acuerdo al desarrollo ontogénico. ■ restos vegetales; ■ materia orgánica; ■ poliquetos; ■ anfipodos; ■ isópodos; ■ restos de moluscos; □ restos de crustáceos; ■ restos de esponjas.

Figure 8. Diet composition of *Cichlasoma urophthalmus* in accordance with ontogenetic development. ■ vegetable remains; ■ organic matter; ■ polychaeta; ■ amphipods; ■ isopods; ■ mollusc remains; □ crustaceans remains; ■ sponges remains.

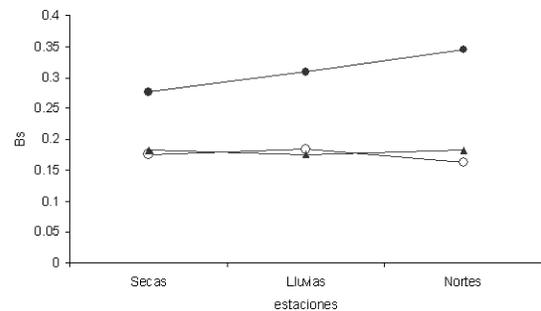


Figura 9. Índice de diversidad de dieta (B_s) en tres clases de talla (LT mm) de *Cichlasoma urophthalmus* en tres épocas del año. Círculos negros 45-80 mm; círculos blancos 81-150 mm; triángulos >150 mm.

Figure 9. Index of diet diversity (B_s) for three length classes (TL mm) of *Cichlasoma urophthalmus* in three seasons of the year. Black circles 45-80 mm; white circles 81-150 mm; triangles >150 mm.

mm de LT), con valores entre 0.15 - 0.18 y de los individuos de tallas grandes (>170 mm de LT), que tuvieron los máximos valores de B_s (>0.2).

Cichlasoma urophthalmus

Distribución y preferencia de hábitat. De un total de 153 especímenes recolectados 69 (45%) se capturaron en condiciones de VI, 76 (50%) en condiciones de VO, 3 (2%) en SVI y 5 (3%) en SVO (Tabla1).

Composición de la dieta. El 58% de los estó-

magos contuvieron alimento, de los cuales el 100 % correspondió a peces recolectados en vegetación acuática sumergida.

Los grupos tróficos dominantes fueron materia vegetal y materia orgánica no identificada (Figura 8). Mediante la revisión directa de los estómagos no se pudo definir la tendencia de la variación de estas dos categorías con respecto al incremento de la talla de esta especie. Para el resto de los componentes tróficos, sí se observaron cambios en las diferentes clases de talla. Los poliquetos ocuparon la mayor proporción en los peces de tallas medias (81 - 150 mm de LT) y grandes (>150 mm de LT). Los anfípodos e isópodos disminuyeron al aumentar la talla de los peces, al igual que los restos de crustáceos. En cambio, la presencia de moluscos y esponjas aumentó en proporción en los individuos de tallas mayores.

Los componentes tróficos anfípodos (55 %) y isópodos (53 %) resultaron más frecuentes en los peces recolectados de noche.

El cálculo del IIR reflejó que los grupos o categorías tróficas principales de esta especie fueron restos vegetales con un valor de 11 247 y materia orgánica con el valor de 5 931 (Tabla 2).

Los valores del índice de diversidad de dieta (Figura 9), muestran que los peces de tallas medias y grandes prácticamente alcanzaron valores similares (<0.2) a través de los meses estudiados. En los individuos de tallas pequeñas se observaron valores mayores a 0.25.

Asociación trófica entre las especies.

Los valores calculados del índice de similitud de Morisita se utilizaron para el análisis del grado de interacción trófica entre las especies estudiadas (Tabla 3). Los diagramas de similitud entre las dietas de las especies para tres clases de tallas mostraron en las tallas pequeñas (Figura 10 A) la formación de un grupo que unió a las especies *C. melanopus* y *C. urophthalmus* a una distancia de 0.52. Ambas especies compartieron como categorías tróficas comunes los restos de crustáceos, isópodos y materia orgánica. Luego, a una mayor distancia (0.9) estas especies fueron relacionadas con la especie *S. testudineus*, debido al consumo de pelecípodos, materia orgánica y restos de crustáceos. Los pelecípodos fueron el alimento común para *C. melanopus*

y *S. testudineus*. Mientras que la materia orgánica y los restos de crustáceos fueron comunes para *C. melanopus*, *C. urophthalmus* y *S. testudineus*. La especie *A. rhomboidalis* se registró separada de las otras tres a una distancia de 0.95. Esta separación es a consecuencia de la presencia de restos vegetales como alimento principal.

Las similitudes entre las dietas de los peces de tallas intermedias dieron como resultado la formación de dos grupos, las especies *S. testudineus* y *C. melanopus*, quienes se unieron a una distancia de 0.37, por la presencia de pelecípodos como alimento común y las especies *C. urophthalmus* y *A. rhomboidalis* que se unieron a una mayor distancia 0.76, por el consumo de materia vegetal (Figura 10 B).

Para los peces de tallas grandes, las uniones resultaron similares a la de los peces de tallas medianas, ya que se formaron las mismas agrupaciones entre especies, *S. testudineus* y *C. melanopus* presentaron un primer grupo y *C. urophthalmus* y *A. rhomboidalis* un segundo grupo, ambas uniones a distancias menores (0.3 y 0.58, respectivamente) que en el caso de los peces de tallas intermedias (Figura 10 C).

DISCUSIÓN

Las especies *S. testudineus*, *C. melanopus*, *A. rhomboidalis* y *C. urophthalmus* presentaron un amplio espectro alimenticio, lo cual es reflejo de flexibilidad al hacer uso del alimento disponible, respondiendo a la capacidad de adaptación típica de especies estuarinas. Los peces, en contraste con la mayoría de otros grupos faunísticos, presentan gran plasticidad trófica y muestran diferentes hábitos alimenticios en relación con la disponibilidad del alimento y ontogénicamente como respuesta a sus requerimientos fisiológicos y nutricionales (Wootton 1990; Poot-Salazar et al. 2005). Las relaciones tróficas de los peces en los estuarios se caracterizan por la flexibilidad de hábitos alimenticios, omnivoría, repartición de recursos entre varias especies y cadenas tróficas basadas en el consumo de detritos y algas (Miller & Dunn 1980).

Los peces estudiados en este trabajo se distribuyeron asociados con vegetación acuática sumergida. Allen et al. (2006) refirieron la eficiente utili-

zación por parte de la ictiofauna de la oferta energética que proporcionan las praderas de *Thalassia testudinum*. Ellos destacaron el que la alimentación es primordial para la selección del hábitat por los peces y constituye un aspecto importante de su actividad diaria.

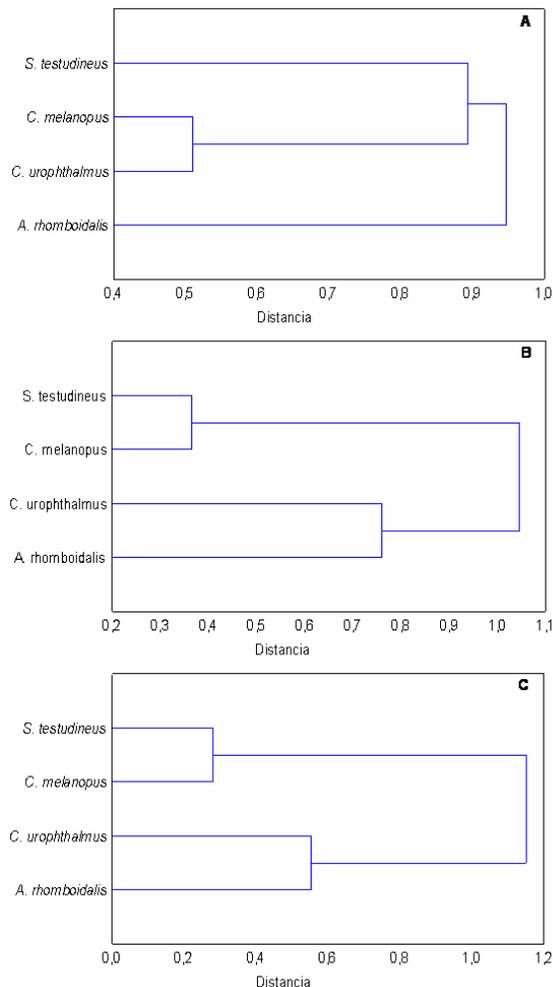


Figura 10. Diagrama de similitud en tres clases de talla de las especies estudiadas. A=30-100 mm LT, B=101-200 mm LT, C=>200mm LT.

Figure 10. Cluster analysis for three size classes of the studied species. A small, B medium, C large.

Las cuatro especies estudiadas presentaron cambios tróficos a través su desarrollo ontogénico y mostraron una tendencia hacia una especificidad en sus dietas conforme su talla se incrementó. La especie *S. testudineus* aumentó el consumo de pelecípodos, mientras que *C. melanopus* incrementó el consumo de peces y pelecípodos. En *A. rhomboidalis* y *C. urophthalmus*, las modificaciones consistieron en aumentar la presencia de peso de materia

vegetal.

Los estómagos de los peces de tallas medianas y grandes de *A. rhomboidalis* y *C. urophthalmus*, estuvieron llenos de materia vegetal. La vegetación acuática sumergida del área de estudio está compuesta por pastos marinos, dominados por la fanerógama *T. testudinum* y su estructura funciona como hábitat de una diversidad de especies epífitas, por lo que pudiera considerarse que estos peces estuvieran utilizando los organismos epibiontes como fuente de alimento, lo cual coincide con la propuesta de Raz-Guzman & Sánchez (1996) para el área de estudio.

Las hojas de *T. testudinum* sirven de sustrato a muchos organismos epibiontes que suelen ser consumidos por un gran número de invertebrados y peces. Para los peces herbívoros su alimentación aparentemente depende de la ruptura de las paredes celulares de los vegetales que consumen (Allen *et al.* 2006). Los peces herbívoros distribuidos en vegetación acuática sumergida pastorean principalmente sus epífitas, las cuales constituyen su principal alimento (Barrios & Díaz 2005). Estos peces utilizan una pequeña fracción de las hojas de *T. testudinum* como alimento (Thayer *et al.* 1984), ya que el aprovechamiento directo de la hoja de esta fanerógama es deficiente por la presencia de celulosa, la cual es poco digerible (Vera 1993).

Yamamuro (1999) a través del estudio de las variaciones de los isótopos de carbono y nitrógeno, destacó la importancia de las epífitas como la mayor contribución de los pastos marinos a las cadenas tróficas. Sin embargo, Unsworth *et al.* (2007a) señalaron que los peces de la familia Scaridae no sólo transportaron el carbono a través de la trama trófica por el consumo directo de los pastos, si no que también realizaron una importante contribución a la cadena del detrito por la exportación y subsiguiente descomposición del material proveniente de los pastos.

El análisis de la similitud entre las dietas de las especies estudiadas, mostró diferencias de acuerdo a las tallas de los individuos. Las asociaciones tróficas en el caso de los peces pequeños reflejaron un consumo generalista en las primeras etapas de su desarrollo ontogénico. Los especímenes de tallas menores de *C. melanopus* y *C. urophthalmus* mostraron similitudes en sus dietas, las cuales estuvieron

dadas por el consumo de isópodos, restos de crustáceos y materia orgánica. La mayoría de los peces estuarinos, principalmente en sus etapas juveniles, son generalistas tróficos que explotan los recursos alimenticios en una amplia gama de hábitat y presentan cierta flexibilidad en los hábitos alimenticios (Miller & Dunn 1980), lo cual promueve que muchos recursos se compartan con otras especies (Lowe-McConnell 1987).

En los peces de tallas medianas y grandes se detectó la tendencia hacia una especificidad en la obtención de los recursos alimentarios de forma más selectiva. En este caso se asociaron *S. testudineus* y *C. melanopus*, debido al consumo de pelecípodos y se unieron las especies *A. rhomboidalis* y *C. urophthalmus*, de acuerdo a la presencia de materia vegetal como categoría trófica principal. Según Tresierra & Culquichicom (1995) muchos peces en sus edades tempranas son omnívoros, pero conforme van creciendo sus preferencias alimenticias cambian y algunos se vuelven muy selectivos. Los cambios ontogénicos en la dieta permiten la repartición de los recursos con otras especies, y de esta forma se producen mayores tasas de crecimiento entre ellas al reducir la competencia interespecífica (García-Berthou & Moreno-Amich 2000; Poot-Salazar et al. 2005).

El análisis de los hábitos alimenticios de las cuatro especies estudiadas evidenció la coexistencia de estas poblaciones, ya que utilizaron la vegetación acuática sumergida como sitio de alimentación. Esta coexistencia tiene consecuentemente un efecto sobre la demás fauna asociada con la vegetación y sobre la vegetación misma, que ha sido comúnmente registrada como fuente directa o indirectamente de alimento. Según Allen et al. (2006), los epibiontes e invertebrados móviles, principalmente los ramoneadores, asociados con las hojas de *T. testudinum*, y en general con pastos marinos, desempeñan un papel crucial en la dieta de los peces debido al flujo de energía que esto implica en la estructura trófica de una comunidad dada (Barba et al. 2000; Duffy et al., 2003; 2005; Jorgensen et al. 2007). La presencia de hábitat con estructuras físicas emergentes como son los pastos marinos incrementan la abundancia y diversidad de invertebrados, que son alimento de peces juveniles y adultos (Rosales-Casián 2004; Johnson & Heck, 2006).

El valor de las praderas de fanerógamas como fuente de alimento está dado por su disponibilidad, distribución, abundancia, morfología, producción y composición química. Por lo anterior, los peces utilizan la vegetación acuática sumergida como sitios de alimentación debido a la alta disponibilidad de presas (Allen et al. 2006). La estructura y densidad de los pastos influyen en que constituyan áreas de crianza de muchas especies de peces (Acosta et al. 2007). Tuckey & Dehaven (2006) mencionaron que el incremento de la biomasa de los pastos marinos trae como resultado una mayor abundancia y diversidad entre las agrupaciones de peces asociados a la vegetación.

En la literatura existen pocos registros sobre la ecología trófica de las especies objeto de este trabajo. Targett (1978) y Mallard-Colmenero et al. (1982) refirieron que la composición de la dieta de *S. testudineus* fue muy amplia, ya que estuvo constituida por materia orgánica de origen diverso, moluscos, restos de crustáceos, huevos de invertebrados, tanaidáceos y restos vegetales. La dieta de esta especie varió mínimamente de acuerdo a la localidad y periodos climáticos. Los resultados de ambas publicaciones son similares a los de este estudio.

Lara-Domínguez et al. (1981), Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez (1988), Vega-Cendejas (1990), Vega-Cendejas et al. (1994) y Kobelkowsky & Castillo-Rivera (1995) describieron, a semejanza de lo encontrado en este trabajo, tres etapas en la ontogenia de *C. melanopus* con una especialización en el consumo de pequeños crustáceos, una generalización trófica y una tendencia al mayor consumo de peces.

La especie *A. rhomboidalis* ha registrado marcadas variaciones alimentarias de acuerdo a su crecimiento (Vaughan 1978; Chavance et al. 1986; Vega-Cendejas 1993). En este trabajo se detectó que la materia vegetal fue el principal alimento en tres grupos de tallas analizados y en general tienen similitudes con los resultados de Vega-Cendejas (1993) quien afirmó que *A. rhomboidalis* es una especie herbívora que puede explotar otros recursos de acuerdo a su disponibilidad.

En este estudio, materia vegetal fue el principal componente en la dieta de *C. urophthalmus*. Caso-Chávez et al. (1986) mencionaron el amplio espectro de la dieta de *C. urophthalmus* en la Laguna

de Términos, donde la materia vegetal fue especial importancia, y coincidió en general con los resultados de Chávez-López *et al.* (2005) para la laguna de Alvarado. En contraste, Martínez-Palacios & Ross (1988) refirieron que los peces de tallas grandes de *C. urophthalmus* en la laguna de Celestún fueron carnívoros, ya que se alimentaron fundamentalmente de pequeños invertebrados (camarones palmonidos y peneidos) con pocas algas o pastos. Mientras en el sur de la Florida, Bergmann & Motta (2005) describieron que esta especie se alimentó fundamentalmente de peces y algas filamentosas, con algunos cambios ontogénicos en su dieta. En este estudio, *S. testudineus* y *C. melanopus* se consideraron omnívoros, mientras que *A. rhomboidalis* y *C. urophthalmus* se definieron como herbívoros en base a la variación ontogénica de su dieta.

Las variaciones de la alimentación entre las horas de iluminación y oscuridad de *C. melanopus*, *A. rhomboidalis* y *C. urophthalmus* se relacionaron a la actividad nocturna de los crustáceos y a la disponibilidad de juveniles de peces. Varios autores han destacado la marcada actividad nocturna de muchas especies de crustáceos (Greening & Livingston 1982; Sánchez 1994; 1997). En el pargo *Lutjanus griseus* se registró un incremento en la abundancia de estos peces durante la noche, la cual se relacionó a la mayor actividad nocturna de los crustáceos que forman un componente alimenticio dominante (Guevara *et al.* 2007). Los parches de *Thalassia testudinum* han sido comúnmente registrados como sitios de alimentación, protección y crianza para numerosas especies de peces en estado juvenil y para un gran número de especies de peces que dependen de estos ecosistemas de forma cíclica o temporal para completar sus ciclos vitales (Sheridan & Minello 2003; Allen *et al.* 2004; Peña *et al.* 2004).

La especie *Eucinostomus gula*, perteneciente a la familia Gerreidae, destacó por su elevada abundancia numérica y biomasa a lo largo de todo el año en el área de estudio y su presencia se restringió a tallas juveniles (Reséndez 1981b; Aguirre-León & Yañez-Arancibia 1986). También, esta especie fue registrada como dominante para Laguna de Términos (Ayala-Pérez *et al.* 2003; Sosa *et al.* 2005).

Unsworth *et al.* (2007b) señalaron que los cambios diarios en las agrupaciones de peces en los pastos marinos están principalmente estructuradas

por la disponibilidad de alimento, lo que coincidió con Ángel & Ojeda (2001), quienes manifestaron que la caracterización trófica de un conjunto de peces en una localidad dada está determinada por la disponibilidad de la presa y la complejidad estructural del hábitat donde se encuentren.

El grado de interacción a través de la sobreposición de los recursos comunes utilizados, permite evaluar cuantitativamente el grado de utilización de los mismos recursos alimentarios que individuos de una o más especies comparten al coexistir en un mismo hábitat (Saucedo-Lozano *et al.* 1999). Los altos valores de sobreposición de dietas no son evidencia que permita concluir que hay competencia por alimento (Pianka 1976). Pereira *et al.* (2004), al estudiar los hábitos alimenticios de nueve especies de peces concluyeron que la dieta estuvo altamente influida por los recursos disponibles y que las estrategias de alimentación utilizadas por los generalistas y especialistas pudieron evitar la competencia. La competencia interespecífica se minimiza cuando la densidad, abundancia y distribución de la presas es elevada, lo cual favorece la coexistencia de especies de peces en un área determinada (Arenas-Granados & Acero, 1992).

Durante todos los meses de este estudio se obtuvieron los mismos componentes en los estómagos de las cuatro especies analizadas, lo cual coincide con los registros de la alta diversidad de presas en los parches de pastos marinos que albergan gran abundancia de invertebrados y juveniles de peces durante todo el año en el área de estudio (Vargas-Maldonado *et al.* 1981; Reséndez & Kobelkowsky 1991; Sánchez 1997; Sánchez & Raz-Guzman 1997; Corona *et al.* 2000; Raz-Guzman *et al.* 2004; Barba *et al.* 2005; Ramos-Miranda *et al.* 2005). No obstante la sobreposición de dietas estimada entre las especies de interés de este estudio se considera que la amplia y alta disponibilidad de presas registrada durante todo el año puede minimizar las interacciones de competencia trófica.

En la misma localidad, el pargo *Lutjanus griseus* registró mínima variación estacional en su dieta, ya que solamente se detectaron cambios mínimos en la proporción en número de los grupos tróficos Guevara *et al.* (2007). Estos autores concluyeron que el hecho de que se hayan observado componentes tróficos similares a lo largo de todo un año es

a consecuencia de la persistente influencia marina y la mínima variabilidad en la abundancia y diversidad de las presas asociadas a los parches de vegetación acuática sumergida, los cuales proveen de una base alimenticia para muchas especies de peces durante alguna parte de su ciclo de vida.

En este trabajo se hizo evidente la coexistencia trófica entre cuatro poblaciones de peces distribuidas en un área de vegetación acuática sumergida. Esta coexistencia se reflejó en la formación de asociaciones tróficas, como las integradas por los peces de tallas pequeñas de *C. melanopus* y *C. urophthalmus* debido al consumo de crustáceos y materia orgánica y en el caso de los peces de tallas medianas y grandes, en las asociaciones de *S. testudineus* y *C. melanopus* por la preferencia de pelecípodos y de *A. rhomboidalis* con *C. urophthalmus* por la alta presencia de materia vegetal en sus

tractos digestivos. Las especies utilizaron recursos comunes en los parches de vegetación sumergida, donde encontraron alta disponibilidad de alimento durante todo el año y al utilizar estrategias similares, estas asociaciones resultaron unidades funcionales de la comunidad.

AGRADECIMIENTOS

Al laboratorio de Biología Marina Experimental de la Facultad de Ciencias de la UNAM y la Estación El Carmen del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, por las facilidades para realizar este trabajo. Al Biólogo Hernán Álvarez Guillén y al Sr. Andrés Reda, por la ayuda prestada y la participación en los muestreos. A la Secretaría de Relaciones Exteriores de México, por el soporte económico.

LITERATURA CITADA

- Acosta A, Bartels J, Colvocoresses J, Greenwood MFD (2007) Fish assemblages in seagrass habitats of the Florida Keys, Florida: spatial and temporal characteristics. *Bull. Mar. Sci.* 81(1): 1-19.
- Adams J (1985) The definition and interpretation of guild structure in ecological communities. *J. An. Ecol.* 54: 43-59.
- Aguirre-León A, Yáñez-Arancibia A (1986) Las mojarra de la Laguna de Términos: Taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica (Pisces: Gerridae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 13(1): 369-443.
- Allen GR (1985) Snappers of the world. An annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date. *FAO species catalogue, FAO Fish. Synop.* 6(125): 208 pp.
- Allen T, Jiménez M, Villafranca S (2004) Abundancia y riqueza específica de la ictiofauna asociada con *Thalassia testudinum* en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 52 (4): 973-980.
- Allen T, Jiménez M, Villafranca S (2006) Estructura y categorías tróficas de peces asociados a praderas de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitales, Hydrocharitaceae) en el golfo de Cariaco, Estado de Sucre, Venezuela. *Invest. Mar., Valparaíso.* 34(2): 125-136.
- Ángel A, Ojeda PF (2001) Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the northern Chilean coast: the effect of habitat complexity. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 217: 81-91.
- Arenas-Granados P, Acero A (1992) Organización trófica de las mojarra (Pisces: Gerreidae) de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Caribe Colombiano). *Rev. Biol. Trop.* 40(3): 287-302.
- Ayala-Pérez LA, Ramos Miranda J, Flores Hernández D (2003) La comunidad de peces de la Laguna de Términos: estructura actual comparada. *Rev. Biol. Trop.* 51: 783-794.
- Barba E, Raz-Guzman A, Sánchez AJ (2005) Distribution patterns of caridean shrimps in the Southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana* 78(6): 709-726.
- Barba E, Sánchez AJ, Raz-Guzman A, Gallegos ME (2000) Dieta y tasa de forrajeo del camarón carideo *Hippolyte zostericola* Smith sobre epífitas de *Thalassia testudinum* Banks et Solander ex König. *Hidrobiológica* 10: 139-146.
- Barrios J, Díaz O (2005) Algas epífitas de *Thalassia testudinum* en el parque nacional Mochita, Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 39(1): 1-14.

- Bergmann GT, Motta PJ (2005) Diet and morphology through ontogeny of the nonindigenous Mayan cichlid '*Cichlasoma (Nandopsis) urophthalmus* (Günther 1862) in southern Florida. *Environmental Biology of Fishes*, 72: 205-211.
- Bocanegra-Castillo N, Abitia-Cárdenas LA, Galván-Magaña F (2000) Espectro alimentario de la berrugata californiana *Meticirrhus undulatus* de Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas* 26(4): 659-675.
- Bohlke JE, Chaplin CG (1968) *Fishes of the Bahamas and Adjacent Tropical Waters*. Pennsylvania Livingston Publishing Co. 771 pp.
- Brusca RC (1980) *Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California*. 2 nd Ed. Univ. of Arizona Press, Tucson, Arizona. 153 pp.
- Caso-Chávez M, Yáñez-Arancibia A, Lara-Domínguez AL (1986) Biología, ecología y dinámica de poblaciones de *Cichlasoma urophthalmus* (Günther) en habitat de *Thalassia testudinum* y *Rhizophora mangle*, Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Cichlidae). *Biótica* 11(2): 79-111.
- Castro-Aguirre JL (1978) Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Instituto Nacional de la Pesca, México. Serie Científica No. 19. 298 pp.
- Chace FA (1972) The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology* 98. 164pp.
- Chavance P, Yáñez-Arancibia A, Flores D, Lara-Domínguez AL, Amescua-Linares F (1986) Ecology, biology and population dynamics of *Archosargus rhomboidalis* (Pisces: Sparidae) in a tropical coastal lagoon system, southern Gulf of México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 13(2): 11-30.
- Chávez-López R, Peterson MS, Brown-Peterson NJ, Morales-Gómez AA, Franco-López J (2005) Ecology of the mayan cichlid, *Cichlasoma urophthalmus* Günther, in the Alvarado lagoonal system, Veracruz, Mexico. *Gulf and Caribbean Research* 16(2): 1-10.
- Corona A, Soto LA, Sánchez AJ (2000) Epibenthic amphipods abundance and pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum* predation efficiency in habitats with differential physical complexity. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 253: 33-48.
- Duffy JE, Richardson JP, Canuel EA (2003) Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecol. Letters* 6: 637-645.
- Duffy JE, Richardson JP, France KE (2005) Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecol. Letters* 8: 301-309
- Evans S (1983) Production, predation and food segregation in a marine shallow soft-bottom community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 147-157.
- García-Berthou E, Moreno-Amich R (2000) Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenetic diet shift and seasonal variation. *J. Fish. Biol.* 57: 29-40.
- García-Cubas A (1981) Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). *Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, Publ. Esp.* 5: 1-182.
- Greening HS, Livingston RJ (1982) Diel variation in the structure of seagrass-associated epibenthic macro-invertebrate communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 147-156.
- Guevara E, Álvarez H, Mascaró M, Rosas C, Sánchez AJ (2007) Hábitos alimenticios y ecología trófica del pez *Lutjanus griseus* (Pisces: Lutjanidae) asociado a la vegetación sumergida en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Rev. Biol. Trop.* 55 (3-4): 989-1004.
- Guitart DJ (1985) *Sinopsis de los Peces Marinos de Cuba*. Editorial Científico-Técnica, La Habana, Cuba. 562 pp.
- Johnson MW, Heck KL Jr (2006) Seagrass Patch Characteristics Alter Direct and Indirect Interactions in a Tritrophic Estuarine Food Web. *Estuaries and Coasts* 29 499-510.

- Jordan DS, Evermann BW (1896-1900) The Fishes of North and Middle America. Bull. U.S. Nat. Mus. 2(47): 1-3313.
- Jorgensen P, Ibarra-Obando SE, Carriquiry JD (2007) Top – down and bottom – up stabilizing mechanisms in eelgrass meadows differentially affected by coastal upwelling. Mar. Ecol. Prog. Ser. 333: 81-93.
- Kobelkowsky DA, Castillo-Rivera M (1995) Sistema digestivo y de alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae) del Golfo de México. Hidrobiología 5(1-2): 95-103.
- Lara-Domínguez AL, Yáñez-Arancibia A, Amezcua FL (1981) Biología y ecología del bagre *Arius melanopus* Günther en la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Ariidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 8(1): 267-304.
- Levins R (1968) Evolution in Changing Environments. Monographs in Population Biology No. 2, Princeton Univ. Press. 120pp.
- Lowe-McConnell RH (1987) Ecological Studies in Tropical Fish Communities. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 382pp.
- Ludwing JA, Reynolds JF (1988) Statical Ecology. A primer on methods and computing. John Wiley and Sons. Inc. 337pp.
- Mallard-Colmenero L, Yáñez-Arancibia A, Amescua-Linares F (1982) Taxonomía, diversidad, distribución y abundancia de los tetraodontidos de la Laguna de Términos, sur del Golfo de México. (Pisces: Tetraodontidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 9(1): 161-212.
- Martínez-Palacios CA, Ross LG (1988) The feeding ecology of the central American cichlid *Cichlasoma urophthalmus* (Günther). J. Fish Biol. 33: 665-670.
- Miller JM, Dunn ML (1980) Feeding strategies and patterns of movement of juvenile estuarine fishes. En: Kennedy VS (ed) Estuarine Perspectives. Academic Press Inc., New York: 437-448.
- Morisita M (1959) Measuring interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.) 3: 65-80.
- Peña TA, Jiménez M, Villafranca S (2004) Abundancia y riqueza específica de la ictiofauna asociada con *Thalassia testudinum* en el Golfo de Cariaco, Venezuela Rev. Biol. Trop. 52: 973-980
- Pereira CCGF, Smith WS, Espíndola ELG (2004) Hábitos alimenticios de nueve especies de peces del embalse de Três Irmãos, São Paulo, Brasil. Universidad y Ciencia, Número Especial I: 33-38.
- Pérez-Farfante I, Kensley B (1997) Penaeoid and Sergestoid Shrimps and Prawns of World. Keys and Diagnoses for the Families and Genera. Mem. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris 175: 1-233.
- Pianka ER (1976) Competition and niche theory. En: May RM (ed) Theoretical Ecology, Principles and Applications. WB Saunders, Philadelphia and Toronto: 114-141.
- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson ILK (1971) Food habits of albacore, blue fin tuna, and bonito in California waters. Dept. Fish. and Game Cal. Fish. Bull. 152: 1-105.
- Poot-Salazar AV, Canto WG, Vega ME (2005) Hábitos alimenticios de *Floridichthys polyommus* Hubbs, 1936 (Pisces: Cyprinodontidae) en dos sistemas lagunares costeros. Hidrobiológica. 15 (2): 183-194.
- Ramos-Miranda J, Mouillot D, Flores Hernández D, Sosa-López A, Do Chi T, Ayala-Pérez L (2005) Changes in four complementary facets of fish diversity in a tropical coastal lagoon after 18 years: a functional interpretation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 304: 1-13.
- Raz-Guzman A, Sánchez AJ (1992) Registros adicionales de cangrejos braquiurus (Crustacea: Brachyura) de la Laguna de Términos, Campeche. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool. 63(1): 29-45.
- Raz-Guzman A, Sánchez AJ (1996) Trophic structure related to seagrass habitat complexity. In: J. Kuo, RC Phillips, DI Walker & H Kirkman (eds) Seagrass Biology: Proceedings of an International Seagrass Workshop, Rottneest Island, Western Australia 5-29 January: 241-248
- Raz-Guzman A, Sánchez AJ, Peralta P, Florido R (2004) Zoogeography of Hermit Crabs (Decapoda: Diogenidae, Paguridae) from Four Coastal Lagoons in the Gulf of Mexico. J. Crust. Biol. 24: 625-636.

- Raz-Guzman A, Sánchez AJ, Soto LA, Álvarez F (1986) Catálogo ilustrado de cangrejos *Brachyurus* y *Anomurus* de la Laguna de Términos, Campeche (Crustacea: Brachyura, Anomura). An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool. 57(2): 341-384.
- Reséndez A (1981a) Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. I. Biotica 6(3): 239-291.
- Reséndez A (1981b) Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. II. Biotica 6(4): 345-430.
- Reséndez A, Kobelkowsky A (1991) Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del Golfo de México. Universidad y Ciencia. 8: 91-110.
- Romesburg HC (1990) Cluster analysis for researches. Robert E. Krieger. 334 pp.
- Rosales-Casián JA (2004) Composición, importancia y movimiento de los peces de Bahía de San Quintín, Baja California, México. Ciencias Marinas 30: 109-117.
- Sánchez AJ (1994) Feeding habits of *Lutjanus apodus* (Osteichthyes: Lutjanidae) in Laguna de Términos, Southwest Gulf of Mexico. Rev. Invest. Mar. 15(2): 125-134.
- Sánchez AJ (1997) Habitat preference of *Penaeus (F.) duorarum* (Crustacea: Decapoda) in a tropical coastal lagoon, southwest Gulf of Mexico. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 217: 107-117.
- Sánchez AJ, Raz-Guzman A (1997) Distribution patterns of tropical estuarine brachyuran crabs in the Gulf of Mexico. J. Crust. Biol. 17(4): 173-184.
- Sánchez AJ, Raz-Guzman A, Barba E (1996) Habitat value of seagrasses for decapods in tropical coastal lagoons of the south western Gulf of Mexico: An overview. En: Kuo JR, Phillips C, Walker DI, Kirkman H (eds) Seagrass Biology. Proceedings of an International Workshop. Rottneest Island, Western Australia. The University of Western Australia. 385 pp.
- Saucedo-Lozano M, González-Sansón G, Chiappa-Carrara X (1999) Alimentación natural de los juveniles de *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy, 1922) (Lutjanidae: Perciformes) en la costa de Jalisco y Colima, México. Ciencias Marinas 25(3): 381- 400.
- Sheridan P, Minello TJ (2003) Nekton use of different habitat types in seagrass beds of lower Laguna Madre, Texas. Bull. Mar. Sci., 72: 37-61.
- Shipp RL (1974) The pufferfishes (Tetraodontidae) of the Atlantic. Ocean Gulf. Coast. Res. Lab. Mus. 4. 164 pp.
- Short FT, Koch EW, Creed JC, Magalhães KM, Fernandez E, Gaeckle JL (2006) SeagrassNet monitoring across the Americas: case studies of seagrass decline. Mar. Ecol. 27: 277-289.
- Sosa A, Mouillot D, Chi TD, Ramos-Miranda J (2005) Ecological indicators based on fish biomass distribution along trophic levels: an application to the Terminos coastal lagoon, Mexico ICES Journal of Marine Science. 62: 453-458.
- Targett TE (1978) Food resource partitioning by the pufferfishes *Sphoeroides spengleri* and *Sphoeroides testudineus* from Biscayne Bay, Florida. Mar. Biol. 49(1): 83-91.
- Thayer GW, Bjorndal KA, Ogden JC, Williams SL, Ogden JC, Zieman JC (1984) Role of larger herbivores in seagrass communities. Estuaries. 7(4): 351-376.
- Torruco D, González A (1994) Estructura trófica de la comunidad de peces en el litoral frente a Laguna Verde, Veracruz, México. Avicennia 2: 33-46.
- Tresierra AE, Culquichicom ZG (1995) Manual de Biología Pesquera. Trujillo. México. 227 pp.
- Tuckey TD, Dehaven M (2006) Fish assemblages found in tidal-creek and seagrass habitats in the Suwannee River estuary. Fish. Bull. 104: 102-117.
- Unsworth RKF, Taylor JD, Powell A, Bell JJ, Smith DJ (2007a) The contribution of scarid herbivory to seagrass ecosystem dynamics in the Indo-Pacific. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 74: 53-62.
- Unsworth RKF, Wylie E, Bell JJ, Smith DJ (2007b) Diel trophic structuring of seagrass bed fish assemblages in the Wakatobi Marine National Park, Indonesia. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 72: 81-88.

- Valentine JF, Heck KL Jr., Blackmon D, Goecker ME, Christian J, Kroutil RM, Kirsch KD, Peterson BJ, Beck M, Vanderklift MA (2007) Food web interactions along seagrass – coral reef boundaries: effect of piscivore reductions on cross – habitat energy exchange. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 333: 37-50.
- Vargas-Maldonado I, Yáñez-Arancibia A, Amezcua FL (1981) Ecología y estructura de las comunidades de peces en áreas de *Rhizophora mangle* y *Thalassia testudinum* de la Isla del Carmen, Laguna de Términos, sur del Golfo de México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 8(1): 241-266.
- Vaughan FA (1978) Food habits of the seabream *Archosargus rhomboidalis* (Linnaeus) and comparative growth on plant and animal food. *Mar. Sci.* 28(3): 527-536.
- Vega-Cendejas M (1990) Interacción trófica entre los bagres *Arius melanopus* (Agassiz, 1829) y *Arius felis* (Linnaeus, 1766), en las costas de Celestún, Yucatán, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 17(2): 217-285.
- Vega-Cendejas M (1993) Estudio ecotrófico sobre el sargo *Archosargus rhomboidalis* ¿especie omnívora o herbívora? *Rev. Invest. Mar.* 14(1): 71-81.
- Vega-Cendejas M, Hernández M, Arreguín-Sánchez F (1994) Trophic interrelations in a beach seine fishery from the northwestern coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. *J. Fish Biol.* 44: 647-659.
- Vera B (1993) Contribución al conocimiento de las macroalgas asociadas a las praderas de *Thalassia testudinum* König. *Acta Bot. Venez.* 16 (2-4): 19-28.
- Williams AB (1984) Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the Eastern U.S. Maine to Florida. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 550 pp.
- Wilson JP, Sheaves M (2001) Short-term temporal variations in taxonomic composition and trophic structure of a tropical estuarine fish assemblage. *Mar. Biol.* 139: 787-796.
- Wootton RJ (1990) Ecology of Teleost Fishes. Chapman & Hall, New York. 404 pp.
- Yamamuro M 1999. Importance of epiphytic cyanobacteria as food sources for heterotrophs in a tropical seagrass bed. *Coral Reefs.* 18: 263-271.
- Yáñez-Arancibia A, Day Jr JW (1982) Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the Southern Gulf of Mexico. En: Lasserre P & Postma H (eds) Coastal Lagoons. *Oceanológica Acta Vol. Spec.* 5(4): 462 pp.
- Yáñez-Arancibia A, Lara-Domínguez AL (1983) Dinámica ambiental de la Boca de Estero Pargo y estructura de sus comunidades de peces en cambios estacionales y ciclos de 24-horas. (Laguna de Términos, sur del Golfo de México). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 10(1): 85-116.
- Yáñez-Arancibia A, Lara-Domínguez AL (1988) Ecology of three sea catfishes (Ariidae) in a tropical coastal ecosystem-Southern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Progress. Ser.* 49: 215-230.
- Yáñez-Arancibia A, Lara-Domínguez AL, Chavance P, Flores D (1983) Environmental behavior of Terminos Lagoon ecological system, Campeche, Mexico. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México* 10(1): 137-176.