

03067

2 ej 6
RECEIVED
MAY 21 1978

COMPOSICION, DISTRIBUCION Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES
DE MACROINVERTEBRADOS EPIBENTICOS DEL SISTEMA LAGUNAR

ALVARADO, VERACRUZ.

JUAN FELIPE GARCIA-MONTES

TESIS DE MAESTRIA

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES
UNIDAD ACADÉMICA DE LOS CICLOS
PROFESIONALES Y POSGRADO

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA
ESPECIALIZACION, MAESTRIA Y DOCTORADO
EN CIENCIAS DEL MAR

1978

NO SE CON
FALLA DE ORDEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

CONTENIDO

	Pag.
RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
OBJETIVOS	5
AREA DE ESTUDIO	5
MATERIAL Y METODOS	8
RESULTADOS	
Composición Faunística	18
Descripción de la Comunidad	
Abundancia y Frecuencia	40
Asociaciones Faunísticas	
Análisis de Ordenación (DCA)	47
Correlaciones y Regresiones múltiples por pasos de los ejes de ordenación con las variables ambientales	48
Análisis de Clasificación (TWINSpan)	49
Parámetros Comunitarios	
Riqueza Específica	67
Diversidad y Equitatividad	68
DISCUSION	77

	Pag.
CONCLUSIONES	93
LITERATURA CITADA	96
ANEXO I	114
ANEXO II	119
AGRADECIMIENTOS	124

INDICE DE FIGURAS

		Pag.
Fig. 1	Localización del área de estudio y ubicación de las localidades de muestreo.	10
Fig. 2	Fluctuaciones espacio-temporales de los valores de densidad.	42
Fig. 3	Variación espacio-temporal de la densidad en las especies numéricamente dominantes.	43
Fig. 4	Relación diversidad-dominancia.	45
Fig. 5	Gráfico de Cuadrante.	46
Fig. 6	Diagramas de dispersión de los ejes de ordenación y del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de las especies y localidades de estudio.	50
Fig. 8	Dendrogramas del Análisis Indicador de Especies de	53-
a 10	dos vías (TWINSpan) de las localidades de estudio.	55
Fig. 11	Ubicación de los habitats estuarinos definidos por los análisis de ordenación "DCA" y clasificación "TWINSpan".	58
Fig. 12	Dendrograma global del Análisis Indicador de Especies de dos vías (TWINSpan) de las localidades de estudio.	60
Fig. 13	Dendrogramas del Análisis Indicador de Especies de	63-
a 15	dos vías (TWINSpan) de las especies del área de estudio.	65

- Fig. 16 Dendrograma global del Análisis Indicador de Especies de dos vías (TWINSpan) de las especies del área de estudio. 66
- Fig. 17 Variación espacio-temporal de los valores de riqueza específica ($\log_2 S$), en el sistema lagunar Alvarado, Ver. 69
- Fig. 18 Variación espacio-temporal de los valores de diversidad (H'), en el sistema lagunar Alvarado, Ver. 71
- Fig. 19 Variación espacio-temporal de los valores de equitatividad (J'), en el sistema lagunar Alvarado, Ver. 73
- Fig. 20 Diagramas de dispersión entre: a. Diversidad (H') - 75-
y 21 \log_2 Riqueza de especies y b. Diversidad (H') - 76
Equitatividad (J'), del sistema lagunar Alvarado,
Ver.

RESUMEN

El estudio anual de las comunidades de macroinvertebrados epibénticos del sistema Lagunar Alvarado, Ver., en 10 localidades con sustratos provistos y carentes de vegetación sumergida produjo un total de 35,456 individuos pertenecientes a dos familias de poliquetos, cuatro de moluscos, 26 de crustáceos y una de insectos.

Se estimó la densidad, frecuencia y distribución espacio-temporal de cada componente faunístico. Seis taxa de peracáridos, un molusco, un poliqueto y un camarón caridéo fueron las especies numéricamente dominantes (96 % de la abundancia total), que se consideraron características de las comunidades de macroinvertebrados.

A partir de los análisis de ordenación y clasificación se identificó a la salinidad, temperatura y porcentaje de carbonatos como las variables más importantes que determinan la ecoclina observada en el sistema.

Se identificaron tres ambientes y dos zonas de transición en donde la salinidad, temperatura, tipo de sustrato y heterogeneidad estructural del habitat determinaron los biotopos estuarinos. Se reconocieron seis asociaciones faunísticas entre las que destacaron los crustáceos peracáridos y decápodos que son regulados por las fluctuaciones de salinidad y temperatura. Así mismo, el reclutamiento y la sucesión estacional de las especies numéricamente dominantes tienen una influencia pronunciada sobre los cambios estructurales en la composición de estas comunidades. De acuerdo con la teoría del continuo, se observó que la composición y distribución de las asociaciones faunísticas respondieron al gradiente ambiental de salinidad, temperatura y porcentaje de carbonatos con cambios graduales a través de los ambientes polihalinos > eurihalinos > mesohalinos > oligohalinos.

La diversidad comunitaria es regulada por la abundancia y biomasa de *Ruppia maritima*, que a su vez son controladas por las variaciones ambientales, por lo que la diversidad es una función de la heterogeneidad del habitat. La persistencia en la composición de especies en el ambiente estudiado indica que la estructura comunitaria es predecible y resiliente, con una estabilidad promovida por la diversidad de habitats producidos por la abundancia de algas rojas y verdes filamentosas en la época de lluvias (julio-septiembre), y la interacción de los factores biológicos (depredación y competencia) con el ambiente.

INTRODUCCION

Las áreas estuarinas del Golfo de México representan ambientes donde la interacción ecológica entre la flora marina y paludal con las comunidades asociadas de organismos invertebrados y vertebrados, han originado ecosistemas complejos caracterizados por su riqueza específica, diversidad y producción. En estas áreas de baja profundidad, la producción planctónica de las aguas adyacentes y el detrito que aporta la vegetación sumergida y marginal se suman por procesos de mezcla y turbulencia, originando una trama trófica compleja que permite una alta producción secundaria béntica (Fenchel, 1970; Holm, 1978; Mann, 1982).

Entre los habitats reconocibles en el ambiente estuarino, las praderas de vegetación sumergida destacan por su alta tasa de productividad y su efecto estabilizador sobre el flujo de agua y los sedimentos. Así mismo, son áreas de crianza con altas densidades y diversidad de invertebrados y peces. (O'Gower y Wacasey, 1967; Wood et al., 1969; Abele, 1974; Heck, 1977; Heck y Wetstone, 1977; Orth, 1978; Young y Young, 1978; Heck y Orth, 1980; Stoner, 1980; Yañez-Arancibia et al., 1980; Livingston, 1982; Graham-Lewis y Stoner, 1983; Livingston, 1984; Orth, et al., 1984).

Los ambientes con fondos desprovistos de cobertura vegetal por el contrario, se caracterizan por su diversidad específica reducida y su menor capacidad de amortiguamiento a perturbaciones físicas

que disminuyen su estabilidad (O'Gower y Wacasey, 1967; Taylor y Lewis, 1970; Abele, 1974; Orth, 1978).

La estructura comunitaria en estos ambientes estuarinos es compleja debido a las estrategias adaptativas de sus componentes faunísticos y a un ambiente físico dinámico (Hooks et al., 1976; Stoner, 1980; Yañez-Arancibia et al., 1980; Livingston, 1982; Chester et al., 1983; Escobar, 1984). Existen evidencias de que las poblaciones de estos componentes son regulados entre sí, por procesos de competencia (trófica/espacial), depredación y el efecto de las variaciones ambientales sobre estos procesos (Peterson, 1979; Heck y Orth, 1980; Gore et al., 1981; Carreño-López, 1982; Flint y Young, 1983; Graham-Lewis y Stoner, 1983; Escobar, 1984). Debido a esto, la determinación de las especies dominantes y la función que desempeñan, contribuyen a reconocer las fluctuaciones espacio-temporales de los parámetros comunitarios.

En Ecología Béntica han sido utilizados dos criterios para simplificar y extraer información de la colección de muestras multiespecíficas, en vista de la evidencia de eventos y parámetros complejos observados en estos sistemas.

El primero comprende dos estrategias de estudio: la clasificación en el espacio multidimensional de: i) las localidades de estudio, con base en sus contenidos bióticos; ii) y de especies de acuerdo a su distribución dentro de una serie de localidades a partir de algún criterio matemático; y la ordenación, que es el arreglo de localidades y especies en un espacio de baja dimensionalidad en

el que las localidades y especies similares, se encuentren cercanas entre sí y distintas de entidades diferentes (Lie y Kelley, 1970; Field, 1971; Stephenson et al., 1972; Boesch, 1973, 1977; Moore, 1973, 1974; Wenner y Boesch, 1979; Wenner y Read, 1982; Escobar, 1984; Vázquez-Bader, 1988). Aunque la clasificación y ordenación son estrategias distintas en sus fundamentos teóricos, en la práctica se ha comprobado que estas técnicas no son incompatibles, es así que los resultados de una ordenación pueden servir para comprender y mejorar los de una clasificación (Zavala, 1986).

El segundo criterio consiste en el análisis de la "estructura comunitaria", en la cual la importancia en la distribución de especies (evaluada de manera usual por la abundancia) es de interés primario. Esta incluye aspectos de la diversidad de especies y sus componentes; dominancia, constancia y periodicidad (Lie y Kisker, 1970, Hooks et al., 1976; Heck y Wetstone, 1977; Stoner, 1980; 1983).

En el presente estudio se aplican ambos criterios con el fin de describir la composición, estructura comunitaria y dinámica espacio-temporal de los complejos faunísticos en el sistema lagunar Alvarado, Veracruz.

OBJETIVOS

- Elaborar una lista faunística de macroinvertebrados epibénticos del sistema lagunar Alvarado, Ver.
- Describir la complejidad y distribución de la fauna epibéntica y sus cambios en composición ocurridos espacial y temporalmente a lo/largo del gradiente ambiental estuarino.
- Examinar estos patrones de cambio con respecto a otros sistemas tropicales y subtropicales del Golfo de México.
- Describir los cambios de la estructura y composición de las asociaciones de macroinvertebrados epibénticos con respecto a los factores ambientales (Sal % y Temp°C), texturales y de biomasa de vegetación sumergida

AREA DE ESTUDIO

El sistema lagunar de Alvarado, se ubica en la región central del Estado de Veracruz entre los 95°44' y 95°57' de longitud oeste y 18°44' y 18°52' de latitud norte, y abarca un área de 86,609 km² (Fig. 1). Este sistema corresponde al tipo de lagunas con erosión diferencial, bocas de río inundadas, barrera física presente, forma y batimetría usualmente modificada por lagunas deltáicas y formación de sublagunas. La energía proveniente tanto de mareas como fluvial y salinidad es usualmente baja (Lankford, 1977).

El sistema tiene una longitud aproximada de 26 km desde la punta oeste de la Isla Vives hasta el extremo noroeste de la Laguna

Camaronera; su forma es alargada con el eje principal paralelo a la costa. Se conecta al mar mediante una sola boca de 400 metros de longitud, situada en su extremo sur. Actualmente hay un canal artificial (2 m de diámetro), que conecta a Laguna Camaronera directamente con el mar a través de la porción más estrecha de la barra.

El sistema lagunar comprende un cuerpo de agua central que se comunica mediante la boca de Tragadero hacia el sur con la laguna de Tlalixcoyan en la que desembocan los Ríos Blanco y Camarón; hacia el noroeste, se localiza la Laguna de Buen País, la cual se comunica mediante un estrecho canal con la Laguna Camaronera.

El complejo lagunar es somero, con una profundidad promedio de 2.5 m. En la boca principal y en el canal suplementado se observan canales de mayor profundidad (25 m), así como deltas de marea los cuales aunados al aporte fluvial y a la composición de los sedimentos, indican el patrón de circulación en la laguna y las zonas de mayor influencia marina y dulce.

La distribución de la temperatura y principalmente la salinidad, son determinadas por los aportes fluviales; estos producen temperaturas y salinidades bajas en especial en el sur de la laguna en donde se registran condiciones oligohalinas durante las épocas de lluvias y nortes (junio a febrero; Anexo I, Tablas 1 y 2). Las corrientes que se generan por el río Papaloapan que desemboca cerca de la boca del sistema, así como los aportes fluviales en el área sureste de la laguna, crean una barrera hidrodinámica que impide en forma parcial la entrada de aguas

neríticas, por lo que la mayoría de ellas surcan el litoral interior paralelo a la barra hasta surgir frente a Punta Grande, registrando en esta área salinidades altas de 18 y 22 ‰ en abril y mayo respectivamente (Anexo I, Tabla 2). Estas corrientes influyen aún en el subsistema de Laguna Camaronera, que no obstante ser un área relativamente aislada y con una boca artificial que provee una entrada constante de aguas neríticas, se registran salinidades de hasta 3 ‰ en la época de lluvias. Este subsistema registra condiciones polihalinas durante el período de estío (marzo a mayo; Anexo I, Tabla 2).

Un factor importante de ser tomado en cuenta es la topografía y batimetría del sistema que determinan el mayor calentamiento de las aguas de zonas someras, lo que produce mayor temperatura en las riveras y canales. El canal central de la laguna actúa como una barrera para la distribución de la salinidad.

El sistema lagunar presenta en términos generales dos caracterizaciones sedimentarias. La primera incluye sedimentos limo-arcillosos con un alto contenido de materia orgánica en especial en el extremo noroeste de Laguna Camaronera y la parte central de la barra de Laguna de Alvarado (Punta Grande y Punta Arbolillo). La segunda comprende sedimentos arenosos pobres en materia orgánica en el resto del sistema. La cantidad de carbonatos en el sedimento es baja en todo el sistema, con excepción de las áreas ubicadas frente al pueblo de Alvarado y Punta Grande en las que se encuentran bancos de ostión.

Información detallada sobre los aspectos de geología, química, física y varios temas biológicos en el sistema lagunar de Alvarado han sido tratados por los siguientes autores: Villalobos et al. (1966), Margalef (1969), Signoret (1969) Villalobos et al. (1969), Resendez-Medina (1970), Guadarrama (1974), Phleger y Lankford (1974), Sevilla y Chee-Barragán (1974), Villalobos et al. (1975), Flores-Coto y Méndez-Vargas (1982); Flores-Coto (1985), Lanza de la y Tovilla (1988), Raz-Guzmán et al. (1988).

MATERIAL Y METODOS

La selección de 10 localidades (Fig. 1) para la obtención del material de estudio se efectuó mediante un muestreo prospectivo realizado en febrero de 1986, en el sistema lagunar de Alvarado. Se utilizó como criterio de selección la presencia o ausencia de vegetación sumergida así como los rasgos fisiográficos del sistema, tales como los puntos de influencia fluvial y marítima. La frecuencia y estrategia de muestreo se describen en la Tabla 3 del Anexo I. El material se obtuvo mediante el uso combinado de una red de aro de 70 cm de diámetro a una altura que fluctuó entre 70 y 100 cm dependiendo del nivel de marea y la profundidad de las estaciones de muestreo; y el empleo de un muestreador de succión que consiste de una bomba de 4 Hp de potencia impulsada por gasolina, la cual bombea agua, sedimentos y organismos a través de una manguera de 5.0 cm de diámetro. La abertura de malla de la red y bolsa de colecta fue de 600μ m. El mecanismo es una modificación del sistema empleado por Stoner et al.

(1983). Este sistema de succión se ha desarrollado para usarse en habitats cubiertos de vegetación acuática (Brook, 1979, Stoner et al., 1983), que brinda las ventajas de proveer una buena estimación de la densidad y composición de especies, por lo que se consideró el más adecuado dados los propósitos del estudio y las condiciones heterogeneas del medio.

Se obtuvieron tres replicas al azar por muestreo que cubrieron un área total aproximada de 1 m^2 . El tiempo de muestreo se ajustó a 2 min por réplica siguiendo la recomendación de Brook (1979).

En cada localidad, se determinó la salinidad y temperatura de fondo (Anexo I, Tablas 1 y 2). Todas las colectas se efectuaron durante períodos de iluminación y de máximas mareas. El material colectado fue fijado con formol al 4% para su posterior identificación.

ANALISIS DE SEDIMENTOS Y VEGETACION SUMERGIDA.

La información específica y detallada sobre la obtención y procesamiento para la descripción del tipo de sustrato y la biomasa de la vegetación sumergida (Ruppia maritima), en el sistema lagunar Alvarado, Veracruz son ofrecidas por Raz-Guzmán et al. (1988) y Lanza de la y Tovilla (1988) respectivamente. De manera general se determinó la textura en tres fracciones: grava, arena y limo-arcilla; el contenido de materia orgánica total y de carbonatos (Dean, 1974; Shackley, 1975), a partir de la obtención de nucleos. La vegetación fue colectada por medio de un cuadrante de 30 cm^2 y se cuantificó a partir de la metodología recomendada

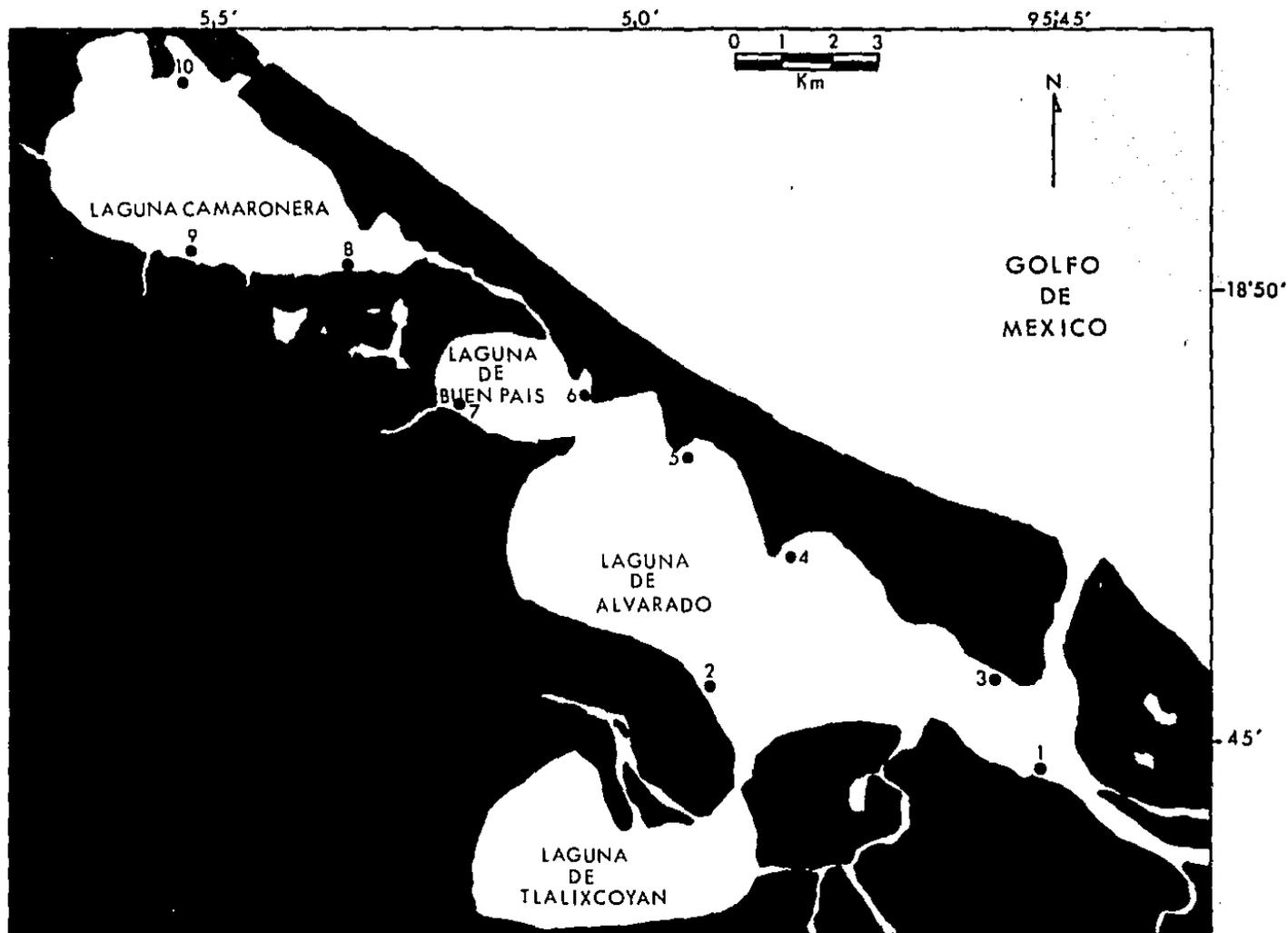


Fig. 1 Localización del área de estudio y ubicación de las localidades de muestreo.

por Zieman (1974) e Ibarra (1985), con la extrapolación del peso seco de las muestras a un metro cuadrado.

ANALISIS ESTADISTICO.

Se determinaron la frecuencia y abundancia relativa de las especies registradas, con el fin de ubicarlas en terminos del porcentaje de frecuencia de presencia y abundancia (Anexo 2, Tabla 2). Se empleó para este fin la prueba de Olmsted y Tukey para presentar esta información mediante el gráfico de cuadrante (Sokal y Rohlf, 1969). Este método consiste en graficar el porcentaje de frecuencia de aparición de cada especie sobre el eje de la abscisa y el número de individuos ($\text{Log } n+1$) por localidad en el eje de la ordenada. La gráfica se divide en cuatro cuadrantes (Fig. 4) con base en los valores de frecuencia y abundancia y representan a las especies dominantes (cuadrante I); las especies que se registraron en alto número pero en poca frecuencia (cuadrante II); las especies raras u ocasionales (cuadrante III); y finalmente las especies comunes con baja frecuencia (cuadrante IV). Los números que aparecen sobre cada cuadrante, son los asignados para las especies en la Tabla 1; Anexo II, los cuales son utilizados y expresados en los subsecuentes análisis y figuras respectivas.

Previo a la aplicación de los análisis de ordenación y clasificación, los datos fueron reducidos por la eliminación de especies presentes en solo una o dos localidades durante los meses de colecta. Esta reducción de datos fue necesaria debido a

que las especies que se registran en baja frecuencia generalmente no poseen un patrón de distribución definido, y su inclusión provoca la formación de agrupaciones falsas (Boesch, 1977). Así mismo, se efectuó una transformación logarítmica, del número de individuos por especie, con el fin de reducir el peso de las especies más abundantes en relación a las especies raras en la clasificación normal (de localidades) y reducir las diferencias escalares en la clasificación inversa (de especies).

Ordenación (Primera etapa):

El análisis de ordenación fue utilizado con el fin de estudiar la distribución de la fauna epibéntica y sus cambios en composición ocurridos temporal y estacionalmente a lo largo del sistema estuarino.

Los métodos indirectos de ordenación involucran la localización de especies a lo largo de un gradiente o espacio multidimensional donde los ejes representan a estos gradientes (Gauch, 1982; Pielou, 1984). No obstante, los factores ambientales que determinan la distribución cuantitativa de las especies son desconocidos, por lo que se han sugerido distintos métodos que puedan identificar estos gradientes.

En el presente estudio se utilizó como técnica de ordenación el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA), la cual es una modificación de la ordenación por Promedios Recíprocos (PR; Hill, 1979). Este es un método de ordenación de vectores y raíces característicos (eigen-análisis), que presenta una alta

sensibilidad en revelar la correspondencia entre las especies y localidades por medio de una ordenación simultánea de esos componentes en el espacio (Hill, 1979a; Gauch, 1982; Zavala, 1986; Whittaker, 1987). Así mismo, corrige los dos principales problemas que se presentan en los análisis de ordenación por Componentes Principales y Promedios Recíprocos: la no linealidad en el modelo de ordenación lo que crea una distorsión de los ejes ("efecto de arco"), que complica la interpretación de los resultados pues los ejes falsos deben ser diferenciados de los ejes válidos, los cuales pueden estar relegados a dimensiones superiores (Gauch, 1982).

El segundo problema es la compresión de los extremos del primer eje obtenido, con lo cual no se preservan las "distancias ecológicas" en los ejes (las distancias existentes en la ordenación no corresponden con las diferencias en la composición de especies; Zavala, 1986). Por lo que esta técnica (DCA) es más robusta para describir "los gradientes ecológicos" (Hill, 1979a). Esta robustez, libertad de distorsión (tolerancia a la curvilinearidad de los datos ecológicos) y lo manejable en las unidades que corresponden a los ejes del DCA, lo convierten en el método de ordenación más apropiado para la interpretación medioambiental, de los mayores atributos de una comunidad (Hill y Gauch, 1980).

En esta fase del proceso de análisis multivariado, son dos las preguntas que se plantearon: 1) ¿Es el papel hipotético de cada eje del DCA interpretable en términos de la composición de

muestras y especies?; y ii) ¿ Las relaciones descritas entre los ejes del DCA pueden ser tomadas como hipótesis ecológicas causales?. Una de las razones para la utilización del DCA es que los ejes son reescalados, con el objeto de que el recambio de especies (variación en la diversidad β), ocurra con una tasa uniforme a lo largo de la ordenación de especies. Esto tiene como resultado práctico que las distancias existentes en la ordenación corresponden con las diferencias en la composición de especies (Hill, 1979a; Hill y Gauch, 1980). Por lo tanto es posible hacer una interpretación directa de la ordenación de las localidades de estudio en términos de la composición de especies.

Análisis de Correlación y Regresión Múltiple (Segunda etapa).

La segunda etapa en el proceso analítico fue el uso del análisis de correlación múltiple, con el fin de examinar de una manera objetiva las relaciones entre los ejes de ordenación y las variables salinidad, temperatura, tipo de sedimentos (%gravas; %arenas; %limo-arcillas; %carbonatos; %materia orgánica) y biomasa de vegetación sumergida (Ruppia maritima), y así poder determinar cuales de los factores ambientales son los dominantes en la determinación de la distribución de las especies (Chang y Gauch, 1986; Whittaker, 1987). Posteriormente, se utilizó el análisis de regresión múltiple por pasos para obtener una descripción del porcentaje de varianza que es explicado por los factores ambientales y/o biológico dominantes sobre los ejes de ordenación DCA (Gauch, 1982; Chang y Gauch, 1986; Zavala, 1986).

Cabe señalar que las descripciones con ecuaciones lineales de las relaciones monotónicas entre los ejes de ordenación-medioambiente, deben ser consideradas como primeras aproximaciones en vista de que no cumplen del todo con las suposiciones del método (Scott, 1974).

Clasificación (Tercera etapa):

El análisis de clasificación fue utilizado para obtener una distribución de los grupos naturales característicos (Whittaker, 1967; Gauch, 1982), después de analizar los patrones de variación espacio-temporal de la comunidad en estudio a través del gradiente ambiental.

El análisis preliminar de los datos obtenidos, indicó que un gran porcentaje (35 %) de las especies dominantes tuvieron una amplia distribución. Es por esta razón que se requiere la utilización de un análisis de clasificación que no este sesgado hacia la dominancia de ciertas especies, y que incluya criterios tanto cualitativos como cuantitativos (Gauch y Whittaker, 1981; Gauch, 1982).

Varios autores entre ellos Hill, (1979b), Gauch y Whittaker, (1981) y Gauch, (1982) han sugerido que el Análisis Indicador de Especies de dos Vías (TWINSPAN), es una técnica eficiente que reúne los requerimientos expuestos con anterioridad.

Este análisis, es una técnica politética divisiva, en la cual los datos se ordenan previamente por medio de la técnica de Promedios Recíprocos (PR). A partir de este punto, las especies que

caracterizan los extremos de los ejes de la ordenación son acentuados con el fin de dividir las muestras en dos grupos por el rompimiento en la línea media de los ejes del PR. El paso siguiente es el refinamiento de la división de la muestra por medio de una reclasificación usando aquellas especies que tienen un valor indicador máximo. De esta manera el proceso se repite en los dos grupos para dar cuatro y así sucesivamente hasta que cada conglomerado tiene un número mínimo de miembros que puedan ser divididos. Finalmente se produce una clasificación de especies y los conglomerados de especies y muestras (localidades) son usadas para producir una matriz de datos re-ordenada.

De manera general, esta técnica de clasificación es una de las mejores alternativas, especialmente cuando la matriz de datos es compleja, anómala (errores de muestreo, diferencias y cambios drásticos en la abundancia de las especies; y cambios en la localización sesgada de las muestras) y poco conocida, características estas de la mayoría de los datos ecológicos en una etapa primaria de evaluación y conocimiento (Hill, 1979b; Gauch y Whittaker, 1981).

El programa TWINSpan produce una jerarquía con valores enteros que expresan similitudes relativas de agrupación, no obstante, los niveles en los cuales se unen los conglomerados son calculados como la distancia promedio entre todos los pares de muestras dentro de un conglomerado (usando todos los pares de miembros); y entre los conglomerados (usando todos los pares con un miembro de cada agrupación). Las distancias en el espacio

original de las especies son no-lineales y no-monotónicas, y carecen de un escalamiento natural o estandar, es por eso que en los diagramas de agrupación se utilizó en el presente estudio un escalamiento en unidades de desviación estandar (D.E.), las cuales localizan muestras y especies en el espacio euclidiano.

Estructura Comunitaria.

La comparación de la composición de las comunidades epibénticas reconocidas en los análisis de clasificación y ordenación, requirió el cálculo de los siguientes índices:

- a) Diversidad (H') en Bits por individuo (Shannon-Wiener, 1943).
- b) Equitatividad (J' ; Pielou, 1975).
- c) Riqueza de especies ($\text{Log}_2 S$; Pielou, 1975).

Tanto los valores de riqueza de especies ($\text{Log}_2 S$), así como la equitatividad (J') fueron graficados contra los valores de diversidad (H'). Los índices de correlación para las relaciones $\text{Log}_2 S-H'$ y $J'-H'$ fueron estimados para establecer el factor dominante sobre la H' , en las áreas con presencia y ausencia de vegetación sumergida.

RESULTADOS

Se identificaron un total de 41 especies, las cuales se agruparon en 4 Phyla (Anexo II, Tabla 1). Los crustaceos mostraron la mayor riqueza de especies y abundancia. En el Phyla Mollusca, fueron reconocidas cinco especies, en los Crustacea 33 especies y 2 de Insecta. Los poliquetos fueron considerados a nivel familia (Nereidae y Pilargiidae; ver Tabla 1 del Anexo II), en vista de su frecuencia y abundancia a pesar de ser especies de infauna.

COMPOSICION FAUNISTICA.

PHYLUM ANNELIDA

Clase Polychaeta

Orden Phyllodocida

Familia Pilargiidae

OBSERVACIONES: Los organismos pertenecientes a esta familia resultaron dominantes, con una abundancia y frecuencia altas (300 inds.; 0.8%). Estos organismos estuvieron distribuidos a lo largo del sistema lagunar, con una mayor abundancia registrada en el margen interno de la barra sobre sustratos limo-arcillosos y arenosos con concha fragmentada y altas concentraciones de carbonatos (68%), con características eurihalinas y estenotópicas.

Familia Nereidae

OBSERVACIONES: Los organismos de esta familia fueron considerados como dominantes de alta abundancia y frecuencia constante (716 inds.; 2%), los cuales presentaron características mesohalinas. Estos organismos estuvieron distribuidos en todo el sistema lagunar, y su preferencia estuvo sobre sustratos arenosos y limo-arcillosos, con baja (1.4 a 4.1 %) concentración de materia orgánica. Estos organismos registraron un máximo de abundancia durante la temporada de lluvias (agosto), con 210 individuos (Fig. 3).

PHYLUM MOLLUSCA

Clase Gastropoda

Orden Archaeogastropoda

Familia Neritidae

Neritina virginea (Linnaeus, 1758)

HABITAT: Especie marina limnívora (microfaga) que habita lagunas costeras, muy frecuentemente hallada sobre fondos limo-arenosos con presencia de vegetación sumergida (Abbott, 1974; García-Cubas, 1981).

OBSERVACIONES: N. virginea, fue una especie dominante con abundancia y frecuencia constantes (253 inds.; 0.7 %). Esta especie se distribuyó a lo largo del sistema lagunar, con máximos de abundancia registrados en octubre y enero sobre el margen

interno de la barra, en sustratos arenosos y de concha fragmentada y presencia de vegetación sumergida.

Neritina reclivata (Say, 1822)

HABITAT: Especie limnívora (micrófaga) de aguas salobres, común de zonas pantanosas entre rizomas de vegetación sumergida (Abbott, 1974; García-Cubas, 1981).

OBSERVACIONES: N. reclivata, fue una especie dominante con abundancia alta y frecuencia constante (2220 inds.; 6.2 %), de características eurihalinas y estenotópicas. Esta especie estuvo distribuida en todo el sistema lagunar, con una constancia en su abundancia. N. reclivata presentó tres máximos de abundancia durante el periodo de estudio, el primero en la época de transición de estío a lluvias (junio) con 390 individuos, el segundo se registró durante el inicio de la temporada de nortes con 324 individuos y el tercero a finales de esta temporada (enero) con 419 individuos (Fig. 3)

Orden Mesogastropoda

Familia Cerithiidae

Seila adamsi (H. C. Lea, 1845)

HABITAT: Especie limnívora (fitófaga) común en aguas someras sobre fondos limo-arenosos, adherida a la vegetación sumergida (Abbott, 1974; García-Cubas, 1981).

OBSERVACIONES: S. adamsi, fue considerada como una especie estacional (83 inds.; 0.2 %), con características mesohalinas y estenotópicas. Esta especie estuvo distribuida exclusivamente en la laguna de Alvarado, con una mayor abundancia registrada en el margen interno de la barra, sobre fondos limo-arcillosos y arenosos, con presencia de conchas de ostión y de vegetación sumergida.

Clase Pelecypoda

Orden Mytiloida

Familia Mytilidae

Mytilus edulis (Linnaeus, 1758)

HABITAT: Especie limnívora (filtradora), común en aguas someras de bahías y lagunas costeras asociada a sedimentos de arena y grava (Abbott, 1974; García-Cubas, 1981).

OBSERVACIONES: M. edulis, fue una especie dominante, con abundancia y frecuencia constantes (134 inds.; 0.8 %), de características mesohalinas y estenotópicas. Esta especie estuvo restringida a la laguna de Alvarado, y su preferencia recayó en sustratos arenosos con contenido de grava, entre rizomas de vegetación sumergida. M. edulis registró una abundancia mayor en el margen interno de la barra en el mes de enero con 45 individuos.

Orden Veneroidea

Familia Mactridae

Rangia cuneata (Gray, 1831)

HABITAT: Especie limnívora (saprófaga) estuarina, común en aguas someras con influencia de ríos en fondos de arena y limo-arcilla (Abbott, 1974; García-Cubas, 1981).

OBSERVACIONES: R. cuneata se consideró una especie estacional de características eurihalinas y estenotópicas, con abundancia y frecuencia bajas (40 inds.; 0.11 %). Esta especie estuvo restringida al margen interno de la barra de Alvarado, sobre sustratos arenosos con baja concentración de materia orgánica y cubiertos por vegetación sumergida.

PHYLLUM ARTHROPODA

Super-Clase Crustacea

Clase Malacostraca

Orden Mysidacea

Familia Mysidae

Mysidopsis almyra (Bowman, 1964)

HABITAT: Especie omnívora de aguas estuarinas someras en fondos cubiertos por vegetación sumergida, común en aguas mesohalinas (Stuck et al., 1979).

OBSERVACIONES: M. almyra fue considerada una especie rara de abundancia y frecuencias reducidas (33 inds.; 0.1 %), con características eurihalinas y estenotópicas. Esta especie estuvo restringida al margen interno de la barra con solo tres registros en laguna Camaronera, en sustratos arenosos y limo-arcillosos con bajo contenido de materia orgánica (4 %).

Taphromysis louisianae (Banner, 1953)

HABITAT: Especie omnívora de aguas estuarinas, común en charcas de agua dulce (Stuck et al., 1979).

OBSERVACIONES: T. louisinae, fue una especie rara de abundancia constante y frecuencia reducida (70 inds.; 0.2 %), con características eurihalinas. Esta especie estuvo restringida a la Laguna de Alvarado, sobre sustratos limo-arcillosos, con presencia de conchas de ostión en fondos cubiertos por vegetación sumergida.

Orden Amphipoda

Familia Aoridae

Grandidierella bonieroides (Stephenson, 1948)

HABITAT: Especie tubícola filtradora, común de aguas estuarinas asociada a vegetación sumergida (Bousfield, 1973)

OBSERVACIONES: G. bonieroides, fue una especie dominante de abundancia y frecuencia altas (2011 inds.; 5.67 %), con

características eurihalinas. Esta especie se distribuyó a lo largo del sistema lagunar, con una preferencia marcada en el área cubierta por vegetación sumergida y manchones de algas rofitas, sobre sustratos de arena y limo-arcilla con presencia de conchas de ostión. Esta especie presentó dos máximos de abundancia, el primero durante las épocas de estío e inicio de lluvias (mayo-julio) con 1,021 individuos, y el segundo a finales de la temporada de nortes (enero-febrero) con 605 individuos (Fig 3).

Familia Corophiidae

Corophium simile (Shoemaker, 1934)

HABITAT: Especie tubícola filtradora, común en aguas someras sobre sustratos de arena y limo-arenosos (Bousfield, 1973).

OBSERVACIONES: C. simile, fue una especie dominante de gran abundancia y frecuencia constante (2836 inds.; 7.99 %). Esta especie presentó características eurihalinas y su distribución abarcó los tres subsistemas, con una preferencia sobre sustratos arenosos y de limo y arcilla con presencia de rizomas de vegetación sumergida y algas verdes filamentosas. Esta especie presentó un pulso de reclutamiento importante a finales de la época de nortes (enero), donde alcanzó el 78 % de su abundancia total con 2,225 individuos (Fig. 3).

Familia Gammaridae

Gammarus mucronatus (Say, 1818)

HABITAT: Especie omnívora, común de estuarios sobre sustratos de limo-arcilla, con presencia de vegetación sumergida (Bousfield, 1973).

OBSERVACIONES: G. mucronatus, fue una especie dominante de abundancia y frecuencia constantes (2025 inds.; 5.7 %). Se distribuye en todo el sistema lagunar, con máximos registros de abundancia (960 inds.), en ambientes con características mesohalinas. Los registros de la especie en Laguna Camaronera se presentaron en los meses de nortes cuando las condiciones de este sistema se volvieron mesohalinas. G. mucronatus, presentó al igual que G. bonieroides dos registros máximos de abundancia el primero durante la temporada de transición entre las épocas de estío a lluvias (junio y julio) y el segundo a finales de la época de nortes (enero y febrero) con 552 y 1,058 individuos, respectivamente (Fig. 3).

Familia Haustoriidae

Haustorius sp. (Muller, 1775)

HABITAT: Género con especies limnivoras intermareales, comunes sobre sustratos arenosos y limo-arenosos (Bousfield, 1973).

OBSERVACIONES: Haustorius sp., fue un organismo raro de abundancia y frecuencia bajas (28 inds.; 0.06 %). La distribución de estos organismos se restringió a la Laguna de Alvarado y solo se le registró en el periodo de estío sobre sustratos de limo y arcilla y con presencia de vegetación sumergida y algas verdes filamentosas.

Familia Hyalellidae

Hyalella azteca (Saussure, 1857)

HABITAT: Especie limnívora común de lagunas y ríos de agua dulce que desembocan en el mar; en fondos de arena cubiertos con vegetación acuática y algas (Bousfield, 1973).

OBSERVACIONES: H. azteca fue una especie rara de características estenotópicas con abundancia y frecuencia bajas (46 inds.; 0.12 %). La distribución de esta especie registró una mayor frecuencia en la Laguna de Buen País.

Familia Photidae (Bousfield, 1973)

OBSERVACIONES: Estos organismos se consideraron ocasionales con características euritópicas (36 inds.; 0.1 %). Su distribución abarcó los tres subsistemas lagunares y su preferencia se ubicó sobre sedimentos limo-arenosos, entre rizomas de vegetación sumergida.

Familia Stenothoidae

Metopella nasuta (Boeck, 1861)

HABITAT: Especie detritófaga, común en fondos de limo-arcilla (Bousfield, 1973).

OBSERVACIONES: M. nasuta fue una especie de baja abundancia y frecuencia estacional (54 inds.; 0.15 %), y presentó características estenotópicas y eurihalinas. Su distribución incluyó el margen interno de la barra de Alvarado sobre sustratos limo-arenosos con presencia de conchas de ostión y manchones de Ruppia maritima.

Orden Isopoda

Familia Sphaeromatidae

Cassidinea lunifrons (Richardson, 1905)

HABITAT: Especie detritófaga de aguas someras, común en fondos arenosos con vegetación sumergida (Schultz, 1969).

OBSERVACIONES: C. lunifrons fue una especie dominante de alta abundancia y frecuencia constante (928 inds.; 2.6 %), y presentó características euritópicas y eurihalinas. Su distribución abarcó los tres subsistemas lagunares con máximos de abundancia registrados en localidades con presencia de vegetación sumergida sobre sustratos de tipo limo-arenosos. Esta especie presentó tres máximos de abundancia, el primero en el mes de junio con 151

individuos, el segundo a finales de la temporada de lluvias (octubre) con 230 individuos y el tercero a finales del período de nortes (enero y febrero) con 272 individuos (Fig 3).

Rosinella aries (Richardson, 1905)

HABITAT: Especie marina poco común en estuarios y habitats de poca profundidad (Schultz, 1969).

OBSERVACIONES: R. aries se consideró una especie ocasional de frecuencia y abundancia bajas (3 inds.; 0.01 %). Su distribución se restringió a Laguna Camaronera en el mes de agosto, sobre sustratos de tipo limo-arcilloso.

Orden Tanaidacea

Familia Paratanaidae

Leptochelia savingi (Kroyer, 1842)

HABITAT: Especie detritófaga habitante común de ambientes eurihalinos (Holdich y Jones, 1983).

OBSERVACIONES: L. savingi fue una especie estacional, con valores reducidos de abundancia y frecuencia (86 inds.; 0.2 %), y presentó características estenotópicas. El patrón de distribución de esta especie estuvo restringido a la Laguna de Alvarado, con una dominancia durante julio y enero en el margen interno de la laguna en sustratos arenosos y limo-arcillosos, con vegetación sumergida.

Leptochelia sp. (Dana, 1849)

HABITAT: Especies filtradoras y detritívoras de ambientes estuarinos y marinos (Holdich y Jones, 1983).

OBSERVACIONES: Los individuos de este género fueron considerados componentes raros por sus valores reducidos de abundancia y frecuencia (21 inds.; 0.06 %). Estos organismos, presentaron características euriópticas y eurihalinas con un patrón de distribución que abarcó las Lagunas de Alvarado y Buen País, sobre fondos arenosos y limo-arcillosos con presencia de vegetación sumergida.

Hargeria rapax (Hargen, 1818)

HABITAT: Especie filtradora y detritófaga común de ambientes lodosos de estuarios y lagunas costeras (Holdich y Jones, 1983).

OBSERVACIONES: H. rapax fue considerada una especie dominante, con valores constantes de abundancia y frecuencia (139 inds.; 0.4 %), de características euriópticas y mixohalinas. Esta especie estuvo distribuida en todo el sistema lagunar, sobre fondos limo-arcillosos y arenosos con vegetación sumergida.

Familia Nototanaidae

Teleotanais gerlachi (Lang, 1956)

HABITAT: Especie limnívora de habitats eurihalinos, con presencia de mangle (Holdich y Jones, 1983).

OBSERVACIONES: T. gerlachi fue una especie dominante, dada su alta abundancia y frecuencia (3,963 ids.; 11 %). Esta especie presentó características euritópicas y eurihalinas con un patrón de distribución amplio que abarcó todo el sistema lagunar, sobre fondos limo-arcillosos, arenosos y de concha fragmentada entre rizomas de vegetación sumergida. T. gerlachi registró dos máximos de abundancia durante el período de estudio, el primero se registró a finales de la temporada de estío e inicios de la época de lluvias (mayo-junio) con 934 individuos. El segundo se registró a principios de la temporada de nortes (octubre y noviembre), donde sobrepasó el 50 % de su abundancia total con 1,761 individuos (Fig. 3).

Familia Kalliapseudidae

Discapseudes holthuisi (Băcescu y Gutu, 1975)

HABITAT: Especie omnívora común en lagunas costeras, sobre sustratos lodosos. (Băcescu y Gutu, 1975).

OBSERVACIONES: D. holthuisi fue la especie de mayor abundancia y frecuencia (17,978 inds.; 50.7 %). Esta especie presentó características euritópicas y eurihalinas y su distribución comprendió todo el sistema lagunar; su preferencia se centró sobre fondos arenosos con fragmentos de concha y arena limo-arcillosa, con presencia de vegetación sumergida. D. holthuisi, presentó tres máximos de abundancia, el primero en el período de transición entre las épocas de estío a lluvias

(junio-julio) con 4,304 individuos, el segundo con 3,803 individuos registrados durante la época de nortes (octubre-noviembre) y el tercero a finales de esta temporada con 5,638 individuos (Fig. 3).

Orden Decapoda

Familia Penaeidae

Penaeus (Litopenaeus) setiferus (Linnaeus, 1767)

HABITAT: Especie omnívora facultativa, estuarina, que habita fondos con vegetación sumergida en aguas someras durante su estadio de postlarva epibéntica (Williams, 1984).

OBSERVACIONES: P. setiferus fue una especie constante de abundancia y frecuencia bajas (48 inds.; 0.12 %), con características euriatópicas y eurihalinas. Su distribución abarcó los tres subsistemas y su densidad (1.12 ind./m²) se ubicó sobre sustratos limo-arenosos con presencia de vegetación sumergida.

P. (Farfantepenaeus) aztecus (Ives, 1891)

HABITAT: Especie omnívora facultativa, estuarina y del litoral oceánico, que habita fondos lodosos con vegetación sumergida durante su estadio de postlarva epibéntica y juvenil (Williams, 1984; Raz-Guzmán et al., 1986).

OBSERVACIONES: P. aztecus fue una especie constante de abundancia y frecuencia bajas (54 inds.; 0.15 %) y presentó características estenotópicas y eurihalinas. Su distribución se ubicó en las

localidades de Laguna de Alvarado y Camaronera, sobre sustratos limo-arenosos y limo-arcillosos con densidades de 1.2 ind./m² en localidades con presencia de vegetación sumergida.

Familia Sergestidae

Acetes americanus (Ortman, 1839)

HABITAT: Especie limnívora, de aguas estuarinas someras y aguas oceánicas, alcanza profundidades hasta 40 m (Williams, 1984).

OBSERVACIONES: A. americanus se consideró una especie rara con abundancia y frecuencia bajas (9 inds.; 0.02 %). Su distribución se restringió a Laguna de Alvarado sobre sustratos arenosos y limosos en presencia de rizomas de vegetación sumergida.

Familia Atyidae

Potimirim mexicana (De Saussure, 1857)

HABITAT: Especie limnívora, habitante común de ríos asociada con vegetación acuática. (Chace, 1972).

OBSERVACIONES: P. mexicana se consideró una especie ocasional con frecuencia y abundancia bajas (75 inds.; 0.21 %) y presentó características oligohalinas y estenotópicas. Su patrón de distribución se restringió al subsistema Laguna de Alvarado, sobre sustratos arenosos durante la época de lluvia y principios de la época de nortes (junio-diciembre), en asociación con

Macrobrachium acanthurus y la entrada al subsistema del lírio acuático Eichornia crassipes.

Familia Palaemonidae

Macrobrachium acanthurus (Wiegmann, 1836)

HABITAT: Especie omnívora, que habita ríos costeros, lagunas y estuarios (Chace, 1972).

OBSERVACIONES: M. acanthurus fue una especie dominante con abundancia y frecuencia constantes (141 inds.; 0.4 %), y presentó características estenotópicas y eurihalinas. Su distribución fue amplia con preferencia marcada a sustratos arenosos y limo-arenosos en presencia de vegetación sumergida.

Palaemonetes (Palaemonetes) carteri (Gordon, 1935)

HABITAT: Especie omnívora estuarina, de fondos cubiertos por vegetación sumergida y aguas mesohalinas hasta 13 m de profundidad (Chace, 1972).

OBSERVACIONES: P. carteri se consideró una especie ocasional con valores reducidos de abundancia y frecuencia (96 inds.; 0.27 %). Su patrón de distribución se restringió a Laguna de Alvarado sobre sustratos limo-arenosos y arenosos con rizomas de vegetación sumergida.

P. (Palaemonetes) octaviae (Chace, 1972)

HABITAT: Especie detritívora y depredadora facultativa de fondos arenosos y limosos con vegetación sumergida (Chace, 1972).

OBSERVACIONES: P. octaviae fue una especie dominante con valores de abundancia alta y frecuencia constante (550 inds.; 1.55 %) y presentó características euritópicas y eurihalinas. Su distribución abarcó los tres subsistemas lagunares y su preferencia fue sobre sustratos limo-arenosos con presencia de conchas de ostión entre rizomas de vegetación sumergida. P. octaviae registró un máximo de abundancia durante la época de transición de la temporada de estío a lluvias (julio), donde alcanzó el 50 % de su abundancia total con 243 individuos (Fig. 3).

Familia Alpheidae

Alpheus floridanus (Kingsley, 1879)

HABITAT: Especie limnívora y depredadora facultativa, de aguas estuarinas someras, en fondos fangosos (Chace, 1972; Williams, 1984).

OBSERVACIONES: A. floridanus se consideró una especie ocasional con abundancia y frecuencia bajas (18 inds.; 0.05 %) y presentó características oligohalinas y estenotópicas. Su distribución se restringió a Laguna de Alvarado, sobre sustratos arenosos.

Alpheus sp. (Fabricius, 1798)

HABITAT: Especies omnívoras de aguas estuarinas (Chace, 1972; Williams, 1984).

OBSERVACIONES: Alpheus sp. fue una especie rara con solo tres registros en la localidad 3 ubicada en el margen interno de la barra de Alvarado en los meses de agosto y octubre, cuando las condiciones del medio fueron oligohalinas, sobre sustratos arenosos con presencia de conchas de ostión y vegetación sumergida.

Familia Diogenidae

Clibanarius vittatus (Bosc, 1802)

HABITAT: Especie limnívora de fondos areno-lodosos con grava, común en praderas de pastos marinos y rodofitas (Williams, 1984; Raz-Guzmán et al., 1986).

OBSERVACIONES: C. vittatus se consideró una especie rara con solo dos registros en el margen interno de la barra de Alvarado, cuando las condiciones del ambiente fueron mesohalinas, en sustratos de arena entre rizomas de vegetación sumergida.

Familia Portunidae

Callinectes similis (Williams, 1966)

HABITAT: Especie depredadora común desde la zona intermareal hasta 165 m de profundidad, sobre sustratos limo-arenosos y limo-arcillosos (Williams, 1974, 1984; García-Montes et al., en prensa).

OBSERVACIONES: C. similis fue una especie rara con solo dos registros en los meses de abril y agosto de 1986 en condiciones mesohalinas, en el margen interno de la barra de Alvarado y Laguna Camaronera respectivamente. Sus registros correspondieron a organismos juveniles (12-25 cms del ancho del caparazón), sobre sustratos arenosos y limo-arenosos en presencia de vegetación sumergida.

C. rathbunae (Contreras, 1930)

HABITAT: Especie depredadora, común en bahías someras, lagunas costeras y estuarios, sobre sustratos de lodo y arena con detrito y rodofitas (Williams, 1974; Raz-Guzmán et al., 1986).

OBSERVACIONES: C. rathbunae se consideró una especie rara de abundancia y frecuencias constantes (35 inds.; 0.1 %) y presentó características estenohalinas y euritópicas. Los organismos colectados fueron estadios juveniles con un intervalo del ancho del caparazón de 13 a 34 cms. Su distribución fue amplia y abarcó

los subsistemas de Alvarado y Camaronera sobre sustratos limo-arenosos con presencia de vegetación sumergida.

C. *sapidus* (Rathbun, 1896)

HABITAT: Especie depredadora, común desde la zona intermareal hasta 45 m de profundidad, sobre sustratos limo-arcillosos (Williams, 1974, 1984; García-Montes et al., en prensa).

OBSERVACIONES: C. *sapidus* fue una especie rara de frecuencia y abundancia bajas (11 inds.; 0.03 %) y presentó características estenohalinas y euritópicas. Sus registros correspondieron a organismos juveniles con un intervalo del ancho del caparazón de 13 a 35 cms. Su distribución comprendió el margen interno de la barra de Alvarado y Laguna Camaronera sobre sustratos arenosos y limo-arenosos entre rizomas de vegetación sumergida.

Familia Xanthidae

Ritropanopeus *harrisii* (Gould, 1841)

HABITAT: Especie omnívora, común en aguas dulceacuícolas y estuarinas, en arrecifes de ostión, sobre vegetación sumergida (Williams, 1984; Raz-Guzmán et al., 1986).

OBSERVACIONES: R. *harrisii* se consideró una especie dominante de abundancia y frecuencia constantes (153 inds.; 0.44 %). Su distribución abarcó los tres subsistemas lagunares y los organismos presentaron características eurihalinas y euritópicas.

La especie se encontró sobre sustratos limo-arenosos y arenosos con presencia de conchas de ostión entre rizomas de vegetación sumergida.

Eurypanopeus depressus (Smith, 1869)

HABITAT: Especie omnívora, común desde la línea de costa hasta 48 m de profundidad, sobre sustratos cubiertos por vegetación sumergida (Williams, 1984; Raz-Guzmán et al., 1986).

OBSERVACIONES: E. depressus fue una especie rara con solo un registro obtenido sobre el margen interno de la barra de Alvarado (localidad 6), en el mes de mayo bajo condiciones polihalinas.

Dyspanopeus texanus (Stimpson, 1859)

HABITAT: Especie depredadora, común desde la línea de marea baja hasta 51 m de profundidad, sobre sustratos de lodo con grava (Williams, 1984; Raz-Guzmán et al., 1986).

OBSERVACIONES: D. texanus fue una especie ocasional de frecuencia y abundancia bajas (9 inds.; 0.03 %) y presentó características estenohalinas y estenotópicas. Su distribución se restringió al margen interno de la barra de Alvarado sobre sustratos limo-arenosos con presencia de vegetación sumergida.

Familia Grapsidae

Sesarma ricordi (Milne Edwards, 1853)

HABITAT: Especie omnívora semiterrestre, ubicada desde la zona intermareal hasta 50 m de la costa, en playas arenosas y manglar (Williams, 1984; Raz-Guzmán et al., 1986).

OBSERVACIONES: S. ricordi se consideró una especie rara con solo un registro en el mes de noviembre en el área sureste de Laguna de Alvarado, en sedimentos arenosos y características oligohalinas.

Clase Insecta

Orden Diptera

Familia Chironomidae

Chironomus sp. (Meigen, 1959).

HABITAT: Organismos filtradores, durante su estadio larvario comunes en ambientes estuarinos, distribuidos desde la zona intermareal hasta profundidades medias (Pennak, 1978).

OBSERVACIONES: Estos organismos fueron dominantes con una alta abundancia y frecuencia constante (303 inds.; 0.85 %). Su distribución fue amplia con mayor ocurrencia en localidades ubicadas en el margen interno de la barra de Alvarado, sobre sustratos limo-arenosos con presencia de vegetación sumergida. Estos organismos, presentaron características estenohalinas y estenotópicas.

ABUNDANCIA Y FRECUENCIA DE ESPECIES.

La densidad relativa de los macroinvertebrados en el área de estudio fluctuó de 120 a 1488 individuos/m² (Fig. 2, Tabla 4; Anexo I). El incremento en la densidad fue debido a la abundancia de las especies de peracáridos durante los periodos de transición entre el estío a la precipitación (marzo a mayo) y de nortes (enero) con 587 y 1488 organismos/m², respectivamente. Esta distribución coincide con la densidad estacional de las especies más abundantes como son los tanaidáceos Discapseudes holthuisi y Teleotanaís gerlachi; el gasterópodo Neritina reclinata y los poliquetos de la familia Nereidae (Fig. 3).

Nueve especies de 41 identificadas, contribuyeron en un 94 % de la abundancia total de la fauna (Fig. 3). Estas, pertenecen a los grupos taxonómicos Polychaeta, Mollusca y Crustacea. De los tres grupos, los crustáceos fueron los más diversificados. En el se reconocieron cuatro ordenes (Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea y Decapoda) con 7 especies (Grandidierella bonnieroides, Corophium simile, Gammarus mucronatus, Cassidinea lunifrons, Teleotanaís gerlachi, Discapseudes holthuisi y Palaemonetes octaviae). De estas D. holthuisi y T. gerlachi, fueron las especies con la abundancia máxima en el periodo de estudio (51 y 11 % respectivamente). Las siete especies restantes tuvieron valores de abundancia menores al 10% (Anexo II, Tabla 2).

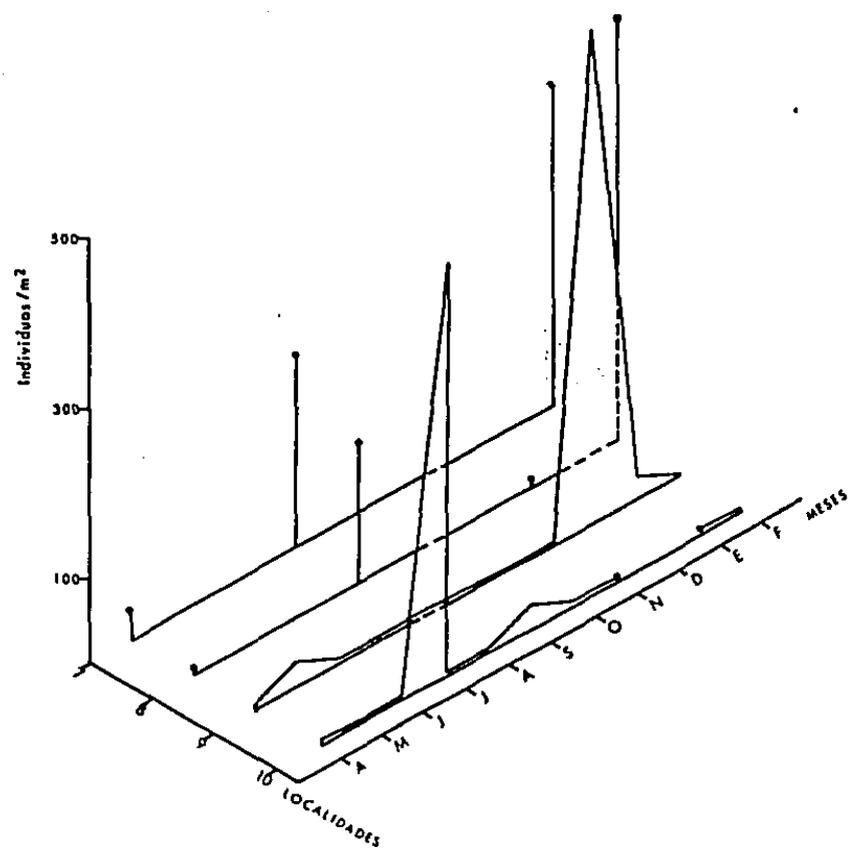
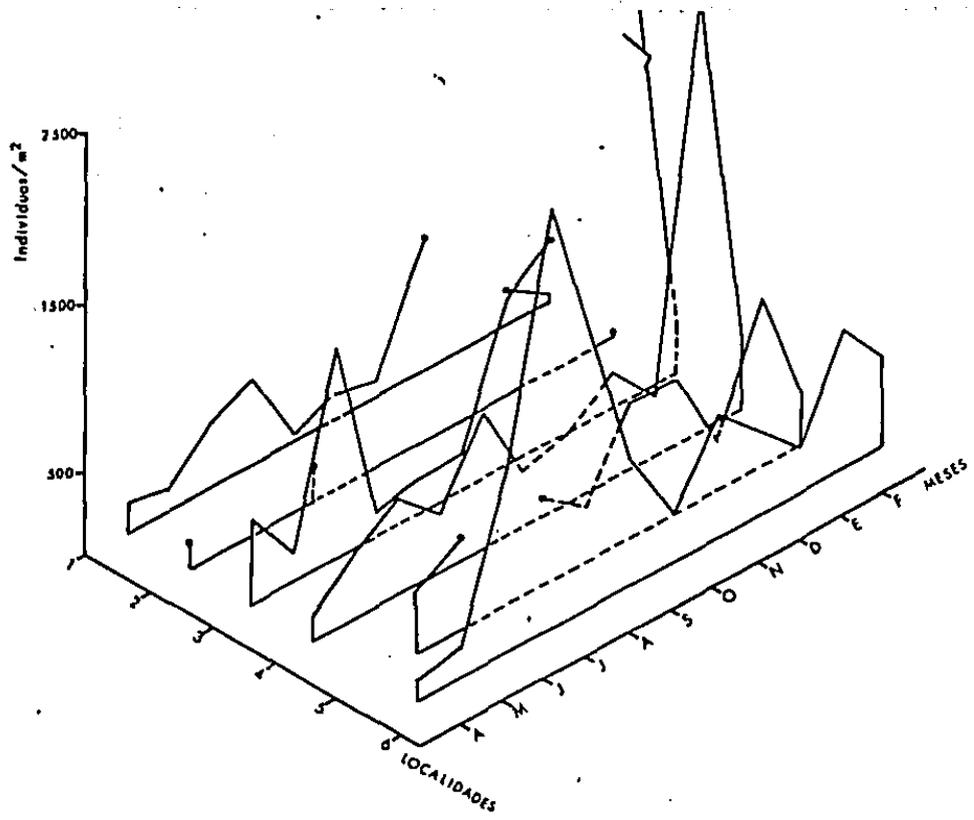
Entre los moluscos N. reclinata fue numéricamente dominante y representó el 6.2 % de la abundancia total. En los poliquetos los

nereidos fueron dominantes aportando el 2 % del número total de organismos colectados (Anexo II, Tabla 2).

Las dos especies con más del 10 % de la abundancia total (D. holthuisi y T. gerlachi) fueron organismos indicativos del ambiente de pastos (Ruppia maritima). Las otras siete especies dominantes permitieron reconocer los ambientes de influencia oligohalina/mixohalina y de fondos de lodo carentes de vegetación.

Se identificaron 28 jerarquías de frecuencia en las 41 especies registradas (Anexo II, Tabla 2). En los muestreos mensuales se caracterizó a las especies por su abundancia y frecuencia como raras (49 %), estacionales (7 %), constantes (5 %) y dominantes (39 %); (Olmstead y Tukey $P < 0.01$; Fig. 4). El grupo con mayor número de especies, correspondió a los organismos raros o accidentales. El análisis de las especies que conformaron los tres grupos indicaron que estos comprendieron a especies heterogéneas en cuanto hábitos alimenticios, tolerancia a los cambios físicos y distribución con respecto al tipo de sedimento. Esta caracterización es reflejada por la curva concava obtenida para la relación diversidad-dominancia en la comunidad de macroinvertebrados estudiada (Fig. 5).

Las especies dominantes correspondientes a la temporada de estío (abril y mayo) fueron: T. gerlachi, N. reclivata, D. holthuisi, G. bonieroides y G. mucronatus. En el primer período de transición (junio y julio) las especies anteriores aparecen en el orden invertido siendo D. holthuisi la dominante seguida por N.



reclivata y G. bonieroides como las más abundantes. En la temporada de lluvias y nortes (agosto a diciembre) estos grupos dominantes permanecieron constantes y solo hicieron su aparición los nereidos y el anfípodo tubícola C. simile en el mes de diciembre. En el segundo período de transición a finales de la temporada de nortes (enero y febrero) se observó una sustitución de especies con una explosión demográfica de C. simile durante el mes de enero (Fig. 3).

Es importante destacar que las dos especies de camarones peneidos consideradas constantes (Tabla 4) y las tres especies de cangrejos portúnidos registradas como raras en este estudio no fueron muestreadas de manera efectiva por la técnica de succión empleada. Por lo tanto, las estimaciones cuantitativas de estos organismos deben ser consideradas con mucho cuidado ya que se sabe que las dos especies de peneidos presentes en el sistema lagunar de Alvarado, sostienen una fuerte pesquería en la plataforma continental adyacente (Soto y Gracia, 1988). Así mismo, las especies de portúnidos son consideradas en la zona de interés primario para los pescadores los cuales capturan anualmente hasta 1,300 kg (Mex. Sría. Pesca, 1988).

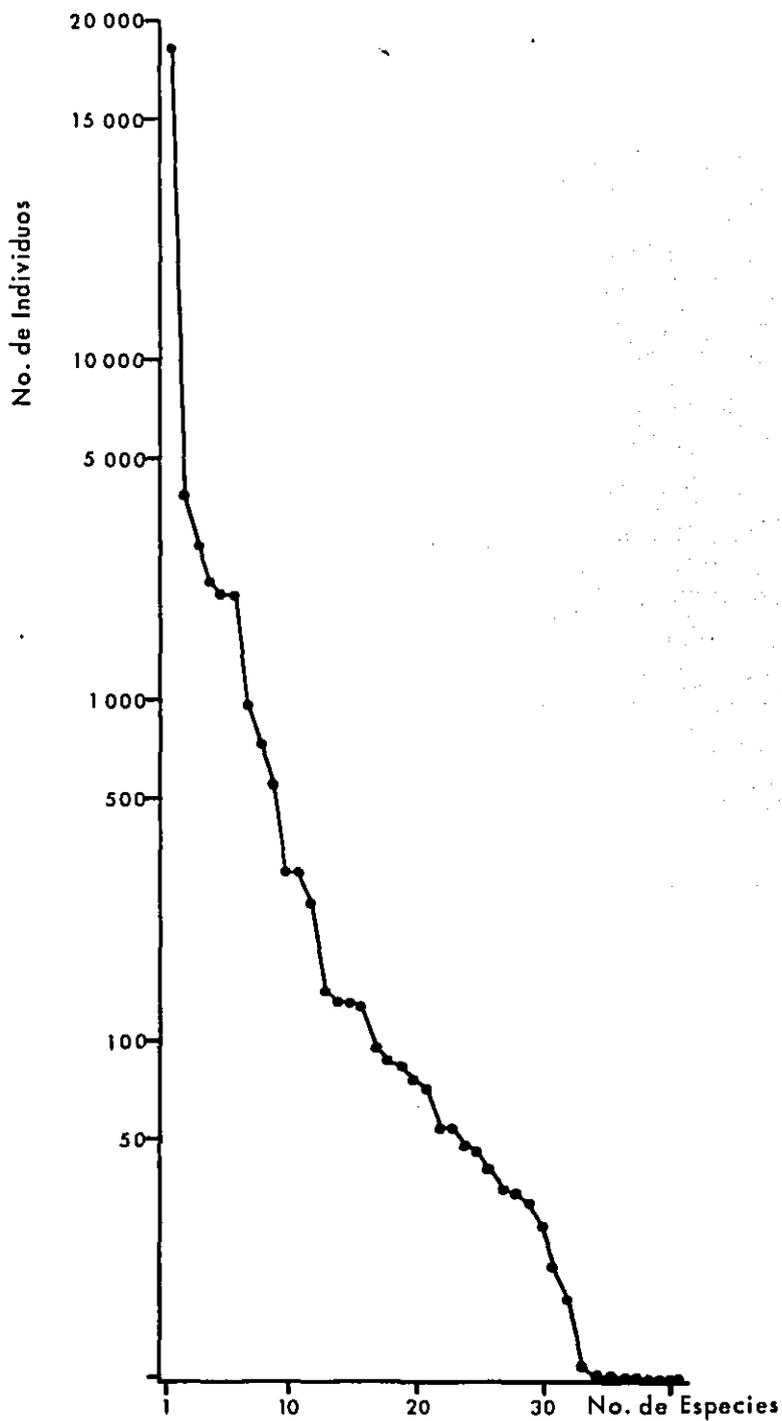


Fig. 4 Relación diversidad-dominancia que muestra el rango de especies, basada sobre una gráfica semi-log del número total de individuos colectado en las localidades de estudio durante un año.

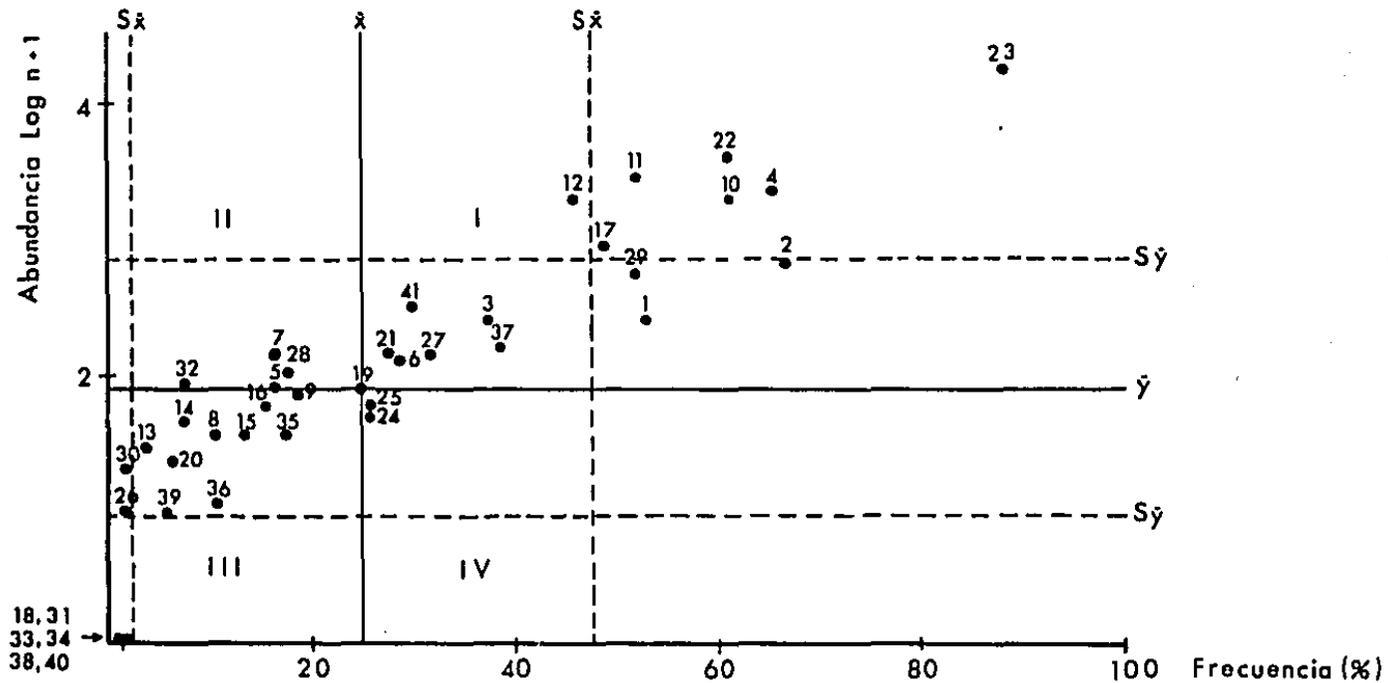


Fig. 5 Gráfico de Cuadrante.

ASOCIACIONES FAUNISTICAS

ORDENACION; COMPOSICION DE LOCALIDADES Y ESPECIES DE LOS EJES DE ORDENACION "DCA".

Solo el primer eje de ordenación del DCA tuvo significado ecológico (Figs. 6 y 7; Anexo II, Tabla 3). Este presenta una serie de comunidades con características polihalinas, mixohalinas y oligohalinas con una influencia estacional de la temperatura, dada su disminución en los períodos de lluvias y nortes a través de los subsistemas estuarinos analizados, y una secuencia de tipos de sustrato y de biomasa de vegetación sumergida.

Las localidades de los subsistemas con resultados $<$ a 50 unidades en el eje 1, tuvieron características eurihalinas y polihalinas en los meses y localidades en donde predominó la entrada de agua marina a través de la comunicación artificial. Las especies que componen a este grupo de localidades, presentaron características euritópicas y se establecieron en sustratos limo-arcillosos con bajo contenido de materia orgánica y presencia estacional de pequeños manchones de R. maritima (localidades 9 y 10). Los resultados del eje 1 $>$ a 50 unidades, presentan una secuencia de ambientes con características eurihalinas, mesohalinas y oligohalinas, debido a la variación en el aporte de agua dulce en las diferentes épocas del año (Fig. 6). Las especies componentes se caracterizaron con base en esta secuencia como especies euritópicas y estenotópicas, las cuales se establecieron en un área que se puede considerar de transición donde las especies se

asocian a sedimentos de tipo arenoso, limo-arenoso y limo-arcilloso, con presencia estacional de R. maritima (localidades 7 y 8), ambientes con fondos limo-arenosos con presencia de bancos de ostión y el establecimiento de extensas praderas de R. maritima y manchones estacionales de algas rojas y verdes filamentosas (localidades 3 a 6), y ambientes donde los sedimentos son predominantemente arenosos con bajo contenido de materia orgánica y carbonatos (localidades 1 y 2).

CORRELACION MULTIPLE Y REGRESION MULTIPLE POR PASOS ENTRE EJES DEL DCA, FACTORES AMBIENTALES Y BIOMASA DE VEGETACION SUMERGIDA.

De acuerdo al análisis de correlación múltiple (Anexo II, Tabla 4), el eje 1 del DCA se correlaciona de manera significativa con la salinidad, temperatura y porcentaje de carbonatos. El análisis de regresión múltiple por pasos entre el eje 1 y estas variables permitió revelar un gradiente bien definido de condiciones oligohalinas y mesohalinas, con fondos en donde el contenido de carbonatos fue bajo (2.2 a 7.5 %) en las localidades ubicadas en el área sureste de laguna de Alvarado, condiciones eurihalinas en las localidades ubicadas a lo largo de la barra hasta laguna Buen País con variaciones conspicuas en el contenido de carbonatos (6.4 a 68.8 %) en donde los mayores registros de esta variable se asociaron a la presencia de fragmentos de concha de ostión (Tabla 4; Anexo II), y condiciones eurihalinas y polihalinas en laguna Camaronera, en donde el contenido de carbonatos fluctuó de 2.6 a 25.4 %, asociados a vestigios de antiguos bancos de ostión. Así

mismo, se notó una influencia marcada de la temperatura en estos ambientes dada su disminución (Tabla 2; Anexo I), durante las temporadas de lluvias (agosto a octubre) y nortes (noviembre a febrero). La variable salinidad explicó el 40 % de la varianza, la temperatura el 10 % y el porcentaje de carbonatos explicó el 5 % (Tabla 5; Anexo II).

A pesar de que la metodología empleada en los análisis de ordenación es sumamente completa ninguna explicación pudo ser interpretada en términos ecológicos o ambientales en los ejes de ordenación dos, tres y cuatro. Dado que el DECORANA calcula solamente los primeros cuatro ejes, debe mencionarse que los vectores-característicos (eigenvalores), son medidas de la información del eje (o estructura) relativa más que absoluta. De esta manera aunque el eje 1 es la estructura identificada más importante, los valores de los vectores-característicos para los ejes 2 y 3 no son en ocasiones tan bajos para ser ignorados (Anexo II, Tabla 3) con el fin de identificar alguna estructura útil para el análisis (Hill y Gauch, 1980). De esta manera su interpretación puede ser un índice de la importancia del ruido en los datos o bien la eficiencia del primer eje en detallar una estructura relacionada al espacio y tiempo.

CLASIFICACION JERARQUICA (TWINSPAN).

Los valores obtenidos del análisis de agrupación normal e inverso, expresados en dendrogramas mensuales se analizaron comparativamente, y se confrontan con los resultados obtenidos

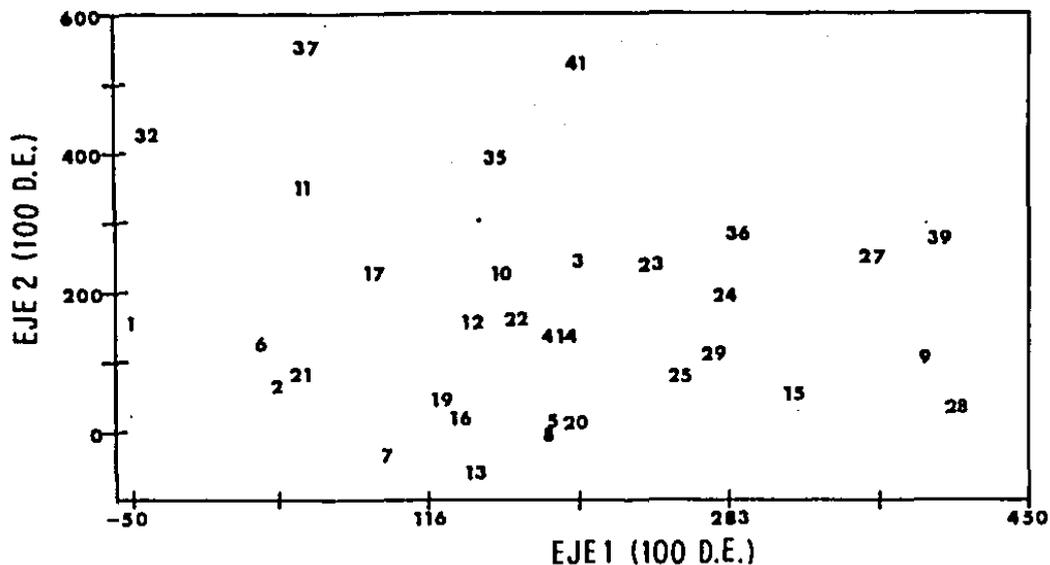


Fig. 6 Diagramas de dispersión de los ejes de ordenación del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de las especies del sistema lagunar Alvarado, Ver. El eje 1 es interpretado como el gradiente de salinidad y temperatura que define los habitats estuarinos del sistema.

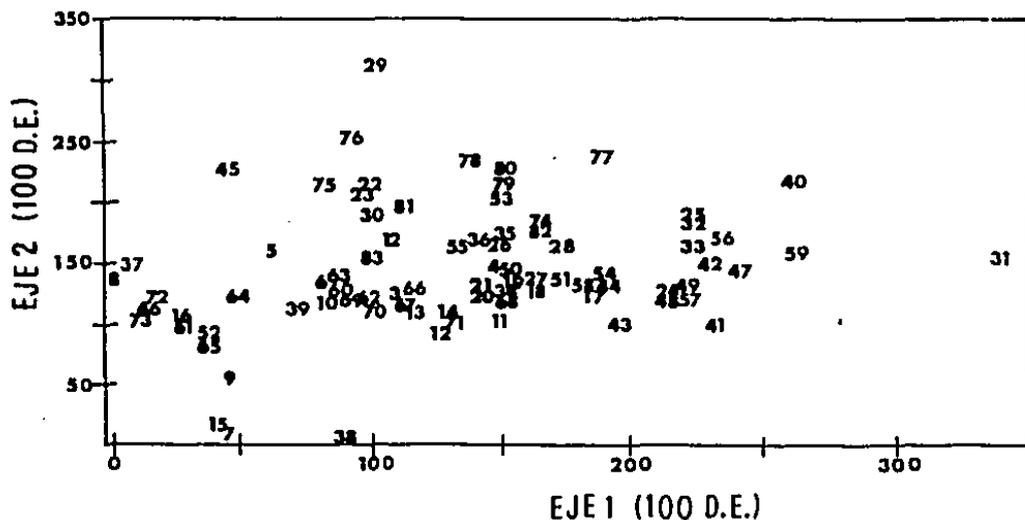


Fig. 7 Diagramas de dispersión de los ejes de ordenación del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de las localidades de estudio del sistema lagunar Alvarado, Ver. El eje 1 es interpretado como el gradiente de salinidad y temperatura que define los habitats estuarinos del sistema.

mediante el análisis de ordenación. En este punto las agrupaciones son consideradas como una disección del continuo comunitario y no como una clasificación arbitraria de unidades en las comunidades de macroinvertebrados.

Análisis de Clasificación Normal:

Al comparar el número mensual y anual de localidades asociadas se pudo observar (Figs. 8, 9 y 10), que este se explica con base en el gradiente de salinidad y temperatura registrado por el análisis de ordenación. Así mismo, el tipo de sustrato y biomasa de R. maritima permiten categorizar de manera general tres tipos de habitat estuarino (Fig. 11):

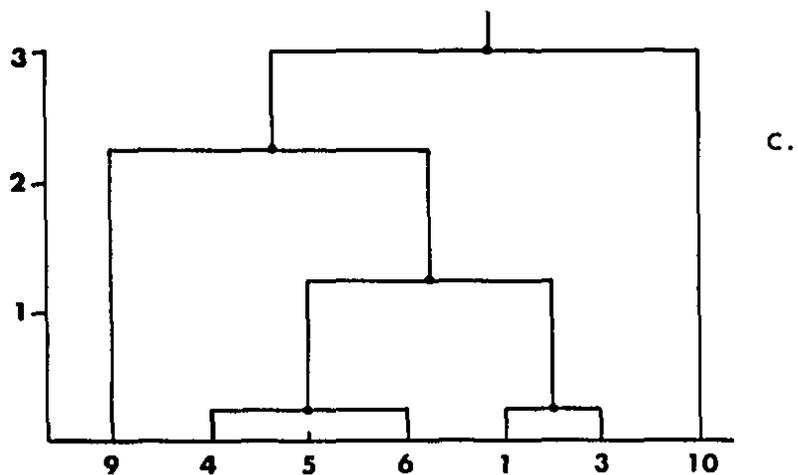
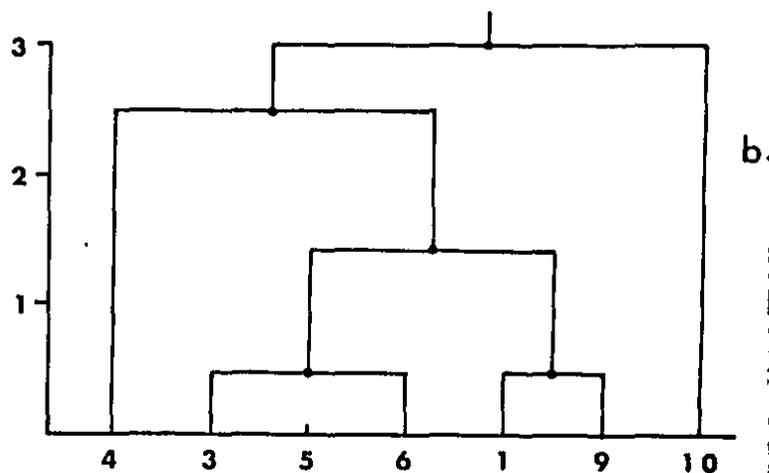
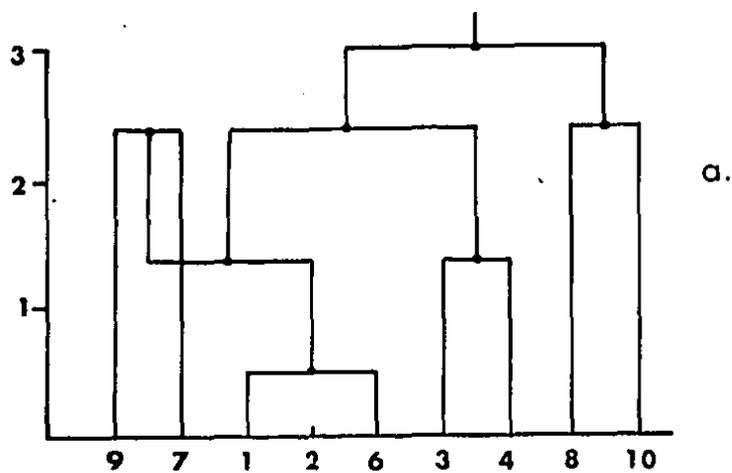
El Área suroeste de la Laguna de Alvarado; Zona 1 (localidades 1 y 2), ambiente con características oligohalinas y mesohalinas en donde el Río Papaloapan ejerce influencia sobre la composición faunística. Las localidades comprendidas se caracterizaron como lólicas, con riqueza específica reducida y en donde las especies indicativas fueron los quironómidos (g. Chironomus) y los carideos Alpheus floridanus, Alpheus sp. y Potimirin mexicana.

Zona 2 o ambiente eurihalino provisto de vegetación sumergida. Se caracterizó por la presencia de Ruppia maritima y manchones estacionales de algas verdes filamentosas y rodofitas. Agrupó las localidades ubicadas a lo largo de la barra y el área suroccidental de Laguna de Alvarado hasta Laguna de Buen País (localidades 3 a 6). En esta zona se apreció un gradiente de salinidad (eurihalino a mesohalino) a lo largo del periodo de

abril a agosto de 1986, y se consideró la zona de mayor riqueza específica y abundancia, donde las especies indicativas fueron: los gasterópodos Neritina reclinata y N. virginea, los pelecípodos Rangia cuneata y Mytilus edulis, los peracáridos Gammarus mucronatus, Grandidierella bonieroides, Corophium simile y Casidinea lunifrons, los peneidos Penaeus aztecus y P. setiferus y los carideos Macrobrachium acanthurus y Palaemonetes carteri.

Las localidades ubicadas en Buen País (localidad 7) y frente a Punta Larga (localidad 8), representaron "Zonas de Transición"; en la primera sus características de temperatura y salinidad son semejantes a las localidades ubicadas a lo largo de la barra de la Laguna de Alvarado, con la presencia estacional de vegetación sumergida y se asoció a estas localidades con especies preferenciales de peracáridos como lo son el isópodo C. lunifrons, el anfípodo G. bonieroides y el tanaidáceo T. gerlachi. Con respecto a la localidad 8 sus características texturales son semejantes a las del sector sureste de la Laguna de Alvarado, con valores de salinidad similares a los de Laguna de Camaronera por lo que su asociación fue ocasional con estas localidades, y sus especies indicativas pertenecen a las familias de poliquetos Nereidae y Pilargiidae. En estos ambientes se registraron el menor número de especies y densidad relativa en el período de estudio. Las localidades son ubicadas en los dendrogramas como "efectos de borde" que aunque el programa las clasifica dentro de algún conglomerado, la interpretación que de

NIVEL



NIVEL

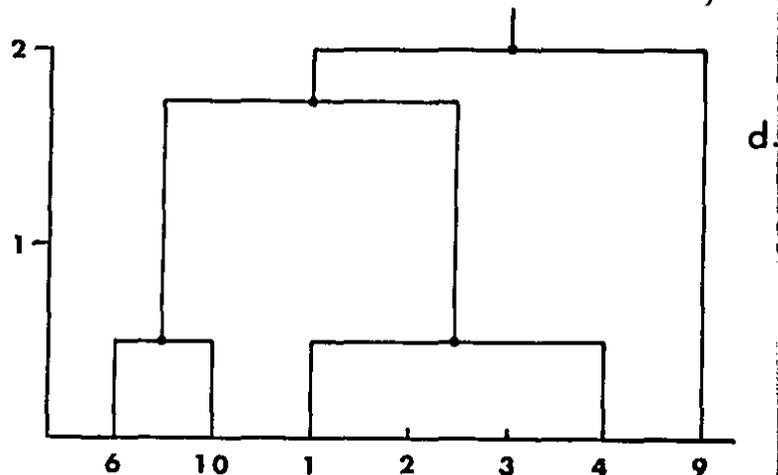
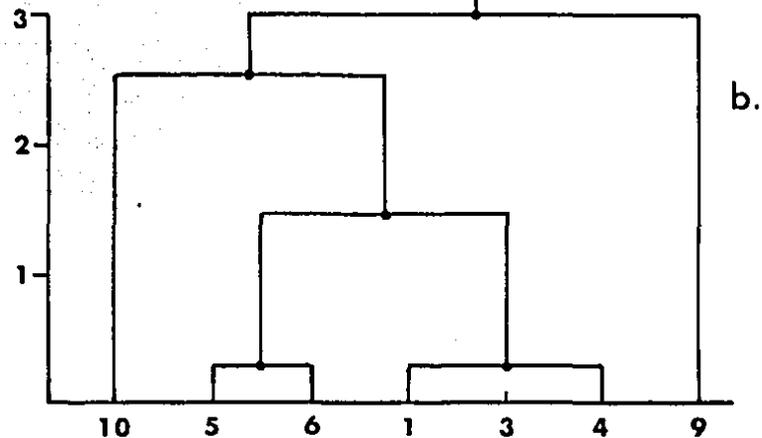
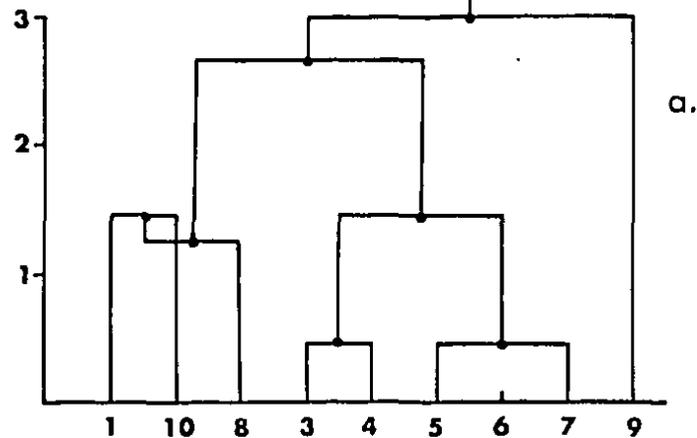
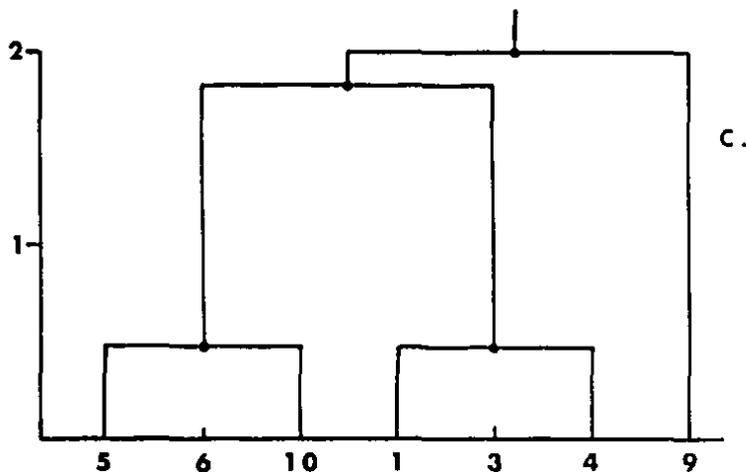


Fig. 8 Dendrogramas del Análisis Indicador de Especies de dos vías (TWINSPAN) de las localidades de estudio en los meses de: a. abril, b. mayo, c. Junio y d. Julio, del sistema lagunar Alvarado, Ver. El eje sobre la ordenada es la distancia euclidiana promedio en el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA).



NIVEL



NIVEL

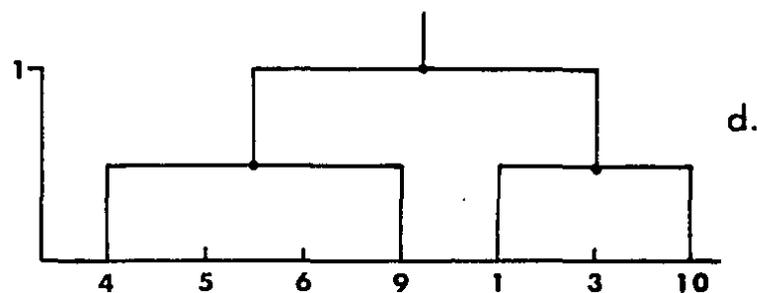


Fig. 9 Dendrogramas del Análisis Indicador de Especies de dos vías (TWINSpan) de las localidades de estudio en los meses de: a. agosto, b. septiembre, c. octubre y d. noviembre, del sistema lagunar Alvarado, Ver. El eje sobre la ordenada es la distancia euclidiana promedio en el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA).

NIVEL

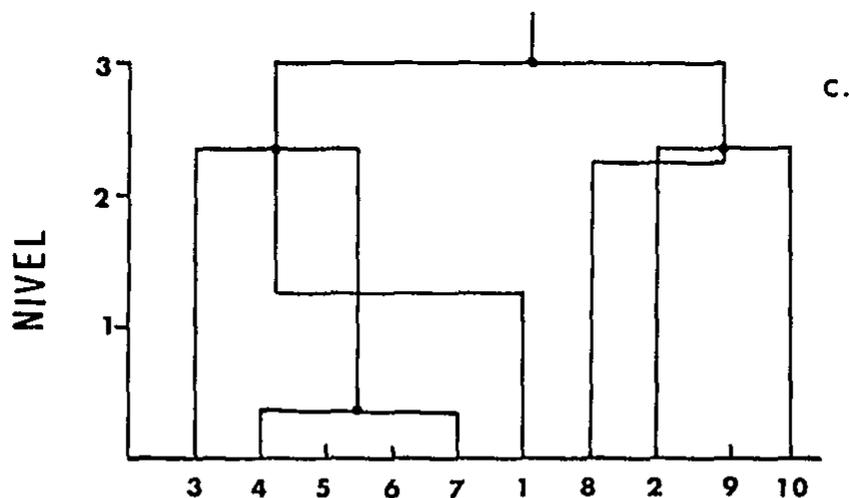
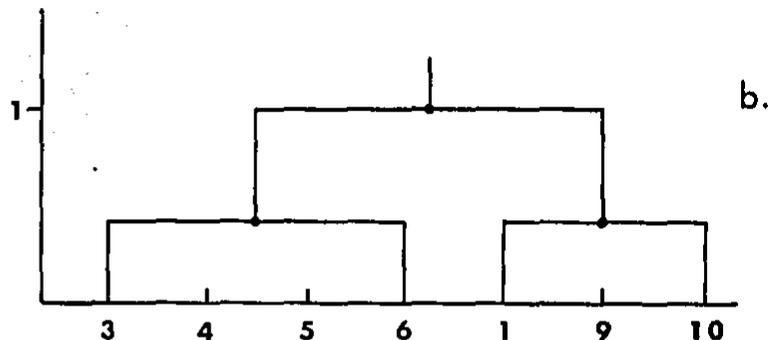
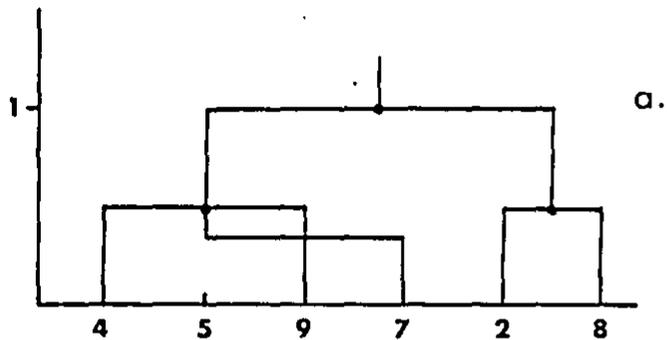


Fig. 10 Dendrogramas del Análisis Indicador de Especies de dos vías (TWINSpan) de las localidades de estudio en los meses de: a. diciembre, b. enero y c. febrero, del sistema lagunar Alvarado, Ver. El eje sobre la ordenada es la distancia euclidiana promedio en el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA).

ellas se haga debe tomar en cuenta condiciones de error en su ubicación, en vista de su escasa predictibilidad ambiental.

Zona 3 o ambiente eurihalino desprovisto de vegetación. Se ubicó en la porción oeste y sur de Laguna Camaronera (localidades 9 y 10). Se caracterizó por estar desprovisto de vegetación sumergida, así como por la predominancia de sedimentos finos. En esta zona la abundancia y riqueza específica fueron pobres. Los componentes de la epifauna indicativas de esta zona fue el anfípodo Hyalella azteca y las especies de las familias Nereidae y Pilargiidae.

Durante el mes de abril (Fig. 8), se observa la presencia de dos efectos de borde en el primer y segundo niveles de jerarquía al separar los conglomerados entre las localidades ubicadas en Laguna Camaronera (9) y Laguna Buen País (7) con las ubicadas en el subsistema de Laguna de Alvarado. Esto se debe principalmente a la alta frecuencia de las especies de poliquetos pertenecientes a la familia Nereidae y el tanaidáceo Discapsoude holthuisi, las cuales comparten los conglomerados de los tres subsistemas.

En el mes de agosto (Fig. 9) se observa la presencia de un efecto de borde en el segundo nivel de jerarquía, identificado en la localidad ubicada frente a la punta Buen País (localidad 8) en el subsistema Lagunar Camaronera, cuando se establece la asociación entre esta y las localidades 1 y 10 atribuida a la alta frecuencia y abundancia de componentes de la familia Pilargiidae, así como la ausencia de las especies N. reclivata, D. holthuisi, G. bonieroides y Palaeomonetes octaviae.

Durante el mes de diciembre (Fig. 10) es la localidad 6 la cual presenta un efecto de borde en el primer nivel al asociarse con las localidades 4, 5 y 9 ubicadas en los subsistemas Laguna de Alvarado y Camaronera, en vista de la alta frecuencia de la familia Nereidae y la especie C. simile. Algo característico de este mes es la asociación de las localidades 2 y 8, ésta es determinada por la abundancia registrada de las especies de la familia Pilargiidae.

En el mes de febrero (Fig. 10) se identifican la presencia de dos efectos de borde en el tercer nivel, el primero al asociarse la localidad 1 con aquellas con presencia de vegetación sumergida y el segundo al agruparse la localidad 3 con aquellas localidades en donde la ausencia de vegetación sumergida es notoria en la mayor parte del año. Esto se enfatiza en el primer caso por la presencia de las especies G. mucronatus, G. bonieroides y P. octaviae y en el segundo a la alta frecuencia de la familia Pillargiidae.

La separación en los conglomerados de las localidades 1 y 2 (ubicadas en la zona 1), es en su mayor parte determinada por la ausencia en la localidad 1 de la familia Pilargiidae y a la presencia de R. maritima y algas verdes filamentosas.

Análisis General por Localidades.

Las localidades de estudio fueron comparadas para determinar donde estas, formaron grupos estacionales y así estimar la variación entre muestras y periodos de muestreo en cada

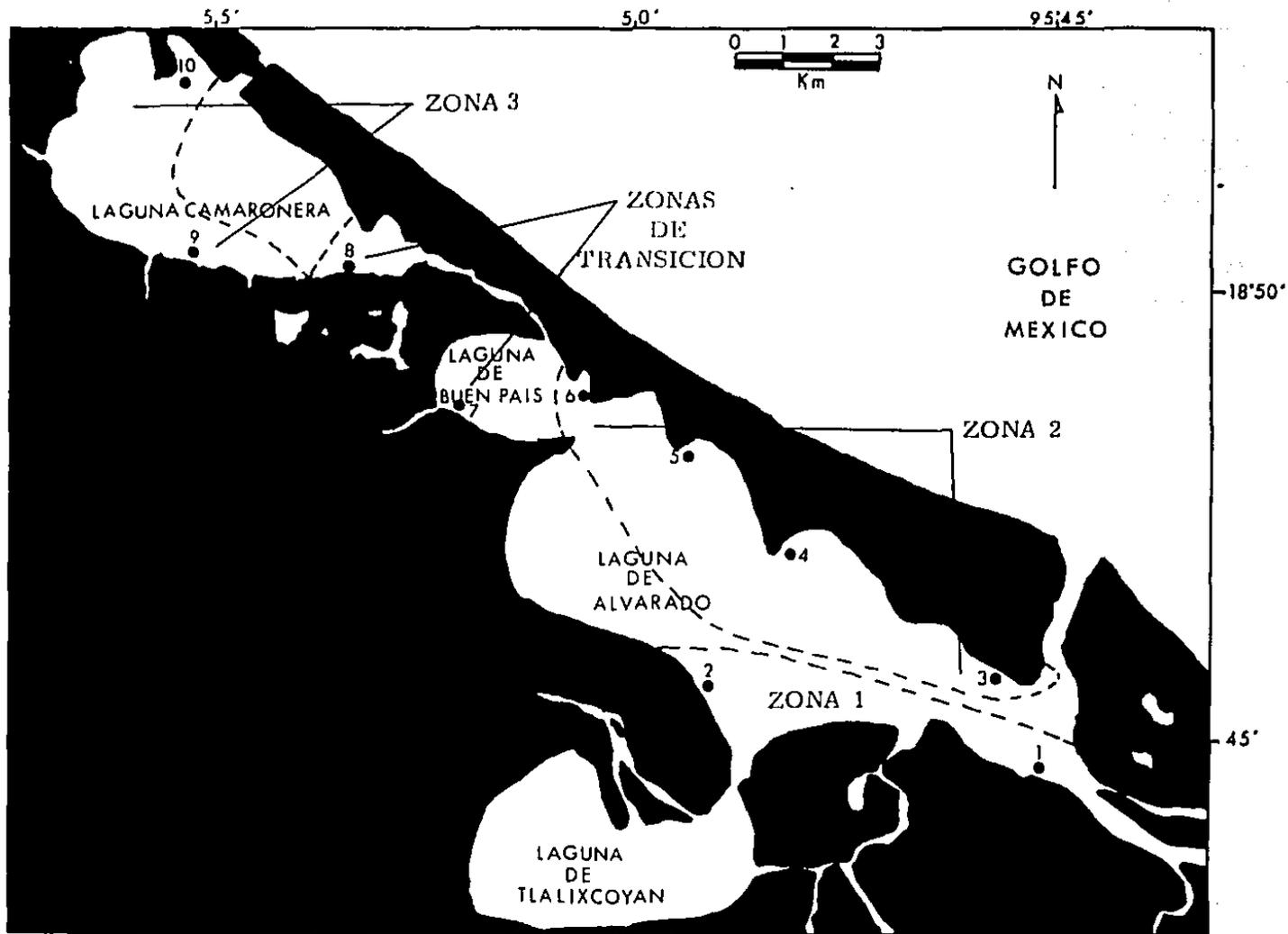


Fig. 11 Ubicación de los habitats estuarinos definidos por los análisis de ordenación "DCA" y clasificación "TWINSpan", en el sistema lagunar Alvarado, Ver. (modificado de Raz-Guzmán et al. 1987).

localidad. La Fig. 12 muestra el arreglo de localidades individuales. Como puede observarse este análisis produce un dendrograma el cual arregla las localidades en una secuencia de 27 conglomerados de Laguna de Alvarado a Laguna Camaronera con variaciones conspicuas atribuidas a la frecuencia y densidad de las especies más abundantes. Así mismo, se puede observar que no existe como tal una secuencia que permita determinar una diferencia estacional entre los componentes comunitarios. También se observa que la variación entre localidades en un mes determinado es muy semejante a la variación mensual entre estas, lo cual se atribuye a la dominancia de especies importantes como D. holthuisi, T. gerlachi, y C. simile.

El análisis de la Fig. 12 reconoce la existencia de 13 grandes grupos de localidades. Estas se identifican con las letras A a M. La excepción es la localidad 9 del mes de agosto la cual se une al grupo A y B a un nivel muy alto de desviación estandar (4). En el mismo grupo A se observa la asociación de la localidad 9 en octubre y noviembre. En el grupo D se observa una agrupación similar en el mes de diciembre. Finalmente el grupo F tiene la agrupación de la localidad 9 en los meses de julio y septiembre. Estas asociaciones se atribuyen a la presencia de vegetación sumergida en Laguna Camaronera, así como a un incremento en la biomasa de R. maritima desde julio hasta diciembre cuando se registra el máximo valor en las proximidades de esta localidad (Anexo I, Tabla 8), lo que permite el reclutamiento de nuevas especies al subsistema.

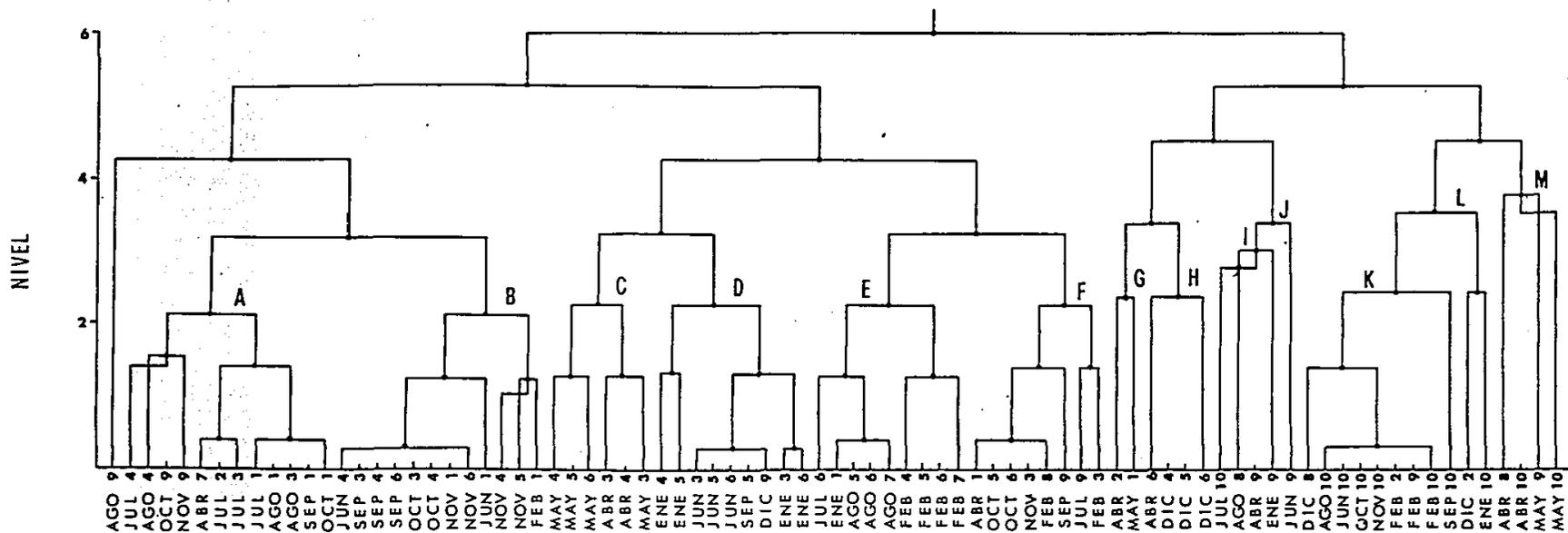


Fig. 12 Dendrograma global del Análisis Indicador de Especies de dos vías (TWINSpan) de las localidades de estudio en el sistema lagunar Alvarado, Ver. El eje sobre la ordenada es la distancia euclidiana promedio en el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA).

Análisis de Clasificación Inverso:

Los grupos de especies que se observan mensualmente se presentan en las Figs. 13 a 15 y un plan global en la Fig. 16. La tendencia con estas jerarquías, es hacia un alto grado de cambio debido a la sucesión continua de las especies de peracáridos (D. holthuisi, I. gerlachi, G. mucronatus, G. bonieroides) a lo largo del sistema estuarino, así como la aparición estacional de especies poco frecuentes y abundantes. El análisis de clasificación global define 6 grupos (Fig. 16). El grupo 1 consiste de nueve especies las cuales presentaron características estenotópicas y eurihalinas. Este grupo se caracteriza por tener especies omnívoras facultativas y depredadoras y se asociaron a la presencia de R. maritima.

En el segundo se agrupan cuatro especies depredadoras y omnívoras con características estenotópicas, estenohalinas y mesohalinas de abundancia y frecuencia constante.

El tercer grupo asoció a cinco especies de peracáridos de características estenotópicas y estenohalinas.

El cuarto grupo esta constituido de cuatro especies de peracáridos y las dos especies de gasterópodos, este grupo presentó características estenotópicas y mesohalinas con excepción de D. holthuisi la cual se une a este conglomerado en el cuarto nivel de asociación y presentó características eurióticas y eurihalinas.

En el quinto grupo se encuentran especies filtradoras y fitófagas con características eurihalinas y estenotópicas que a su vez

Análisis de Clasificación Inverso:

Los grupos de especies que se observan mensualmente se presentan en las Figs. 13 a 15 y un plan global en la Fig. 16. La tendencia con estas jerarquías, es hacia un alto grado de cambio debido a la sucesión continua de las especies de peracáridos (D. holthuisi, T. gerlachi, G. mucronatus, G. bonieroides) a lo largo del sistema estuarino, así como la aparición estacional de especies poco frecuentes y abundantes. El análisis de clasificación global define 6 grupos (Fig. 16). El grupo 1 consiste de nueve especies las cuales presentaron características estenotópicas y eurihalinas. Este grupo se caracteriza por tener especies omnívoras facultativas y depredadoras y se asociaron a la presencia de R. maritima.

En el segundo se agrupan cuatro especies depredadoras y omnívoras con características estenotópicas, estenohalinas y mesohalinas de abundancia y frecuencia constante.

El tercer grupo asoció a cinco especies de peracáridos de características estenotópicas y estenohalinas.

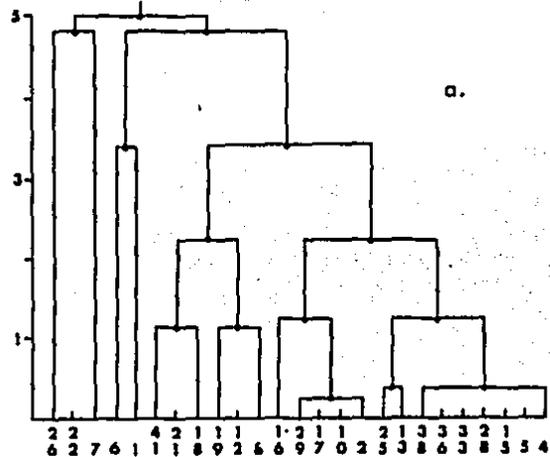
El cuarto grupo esta constituido de cuatro especies de peracáridos y las dos especies de gasterópodos, este grupo presentó características estenotópicas y mesohalinas con excepción de D. holthuisi la cual se une a este conglomerado en el cuarto nivel de asociación y presentó características euritópicas y eurihalinas.

En el quinto grupo se encuentran especies filtradoras y fitófagas con características eurihalinas y estenotópicas que a su vez

registraron una abundancia y frecuencia constantes durante el período de estudio.

Finalmente el sexto grupo asoció dos especies con características detritófagas y fitófagas de frecuencia y abundancia bajas.

NIVEL



NIVEL

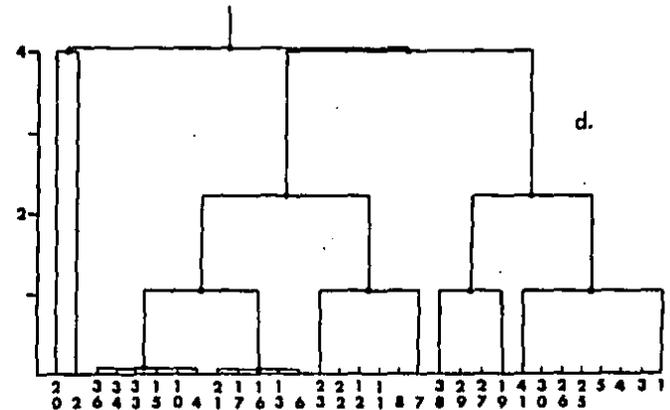
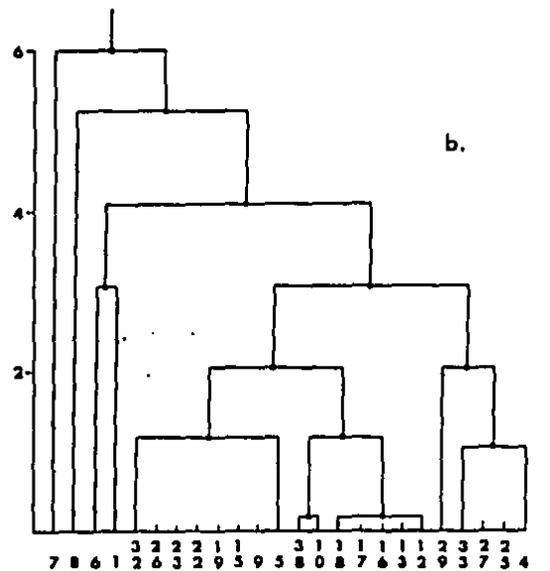
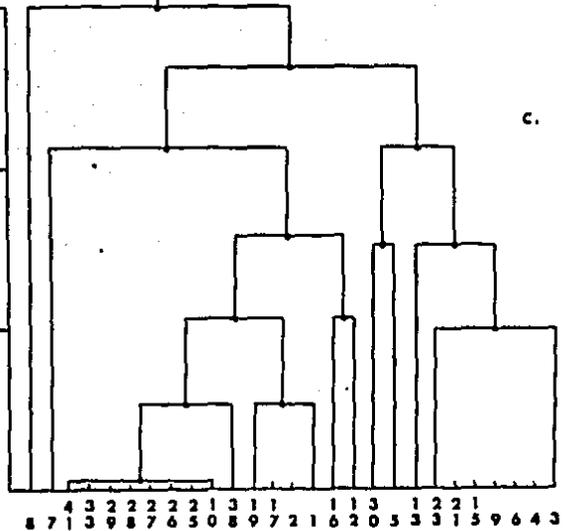
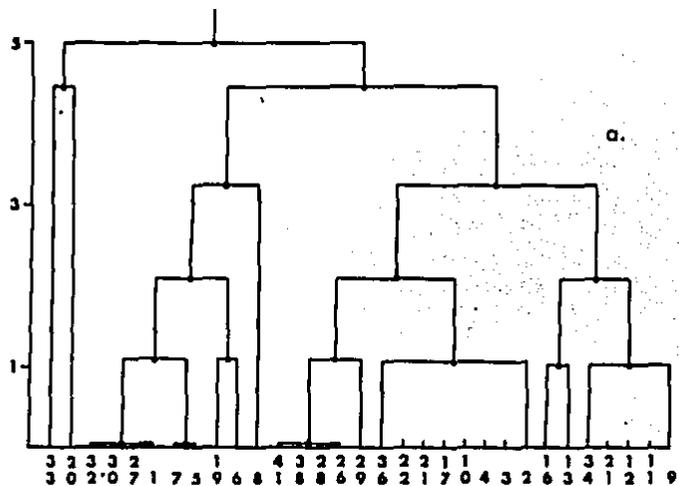
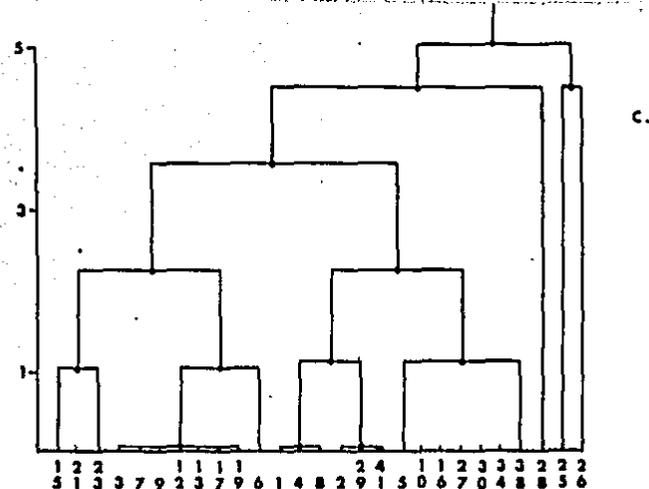


Fig. 13 Dendrogramas del Análisis Indicador de Especies de dos vías (TWINSPAN) de la especies de macroinvertebrados en los meses de: a. abril, b. mayo, c. Junio y d. Julio, del sistema lagunar Alvarado, Ver. El eje sobre la ordenada es la distancia euclidiana promedio en el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA).

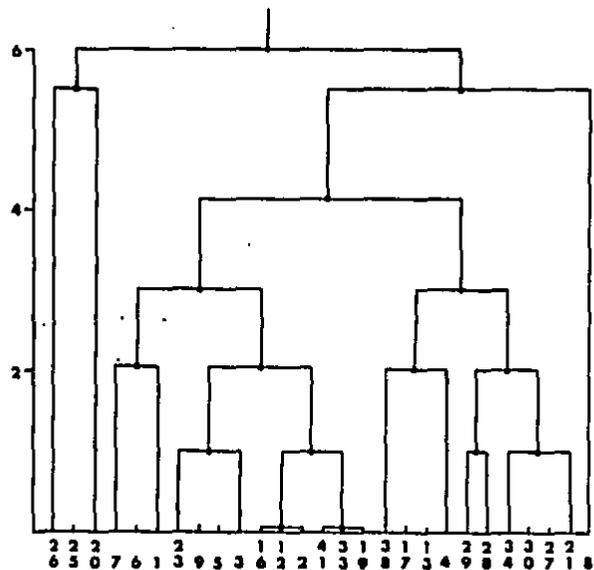
NIVEL



NIVEL



b.



d.

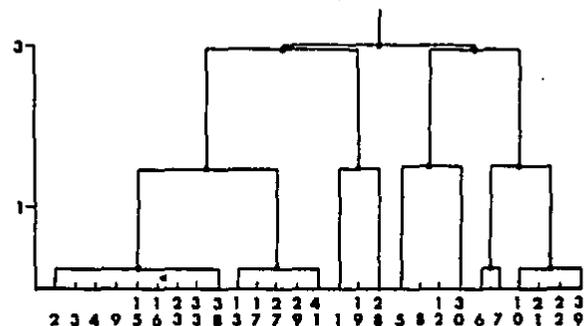
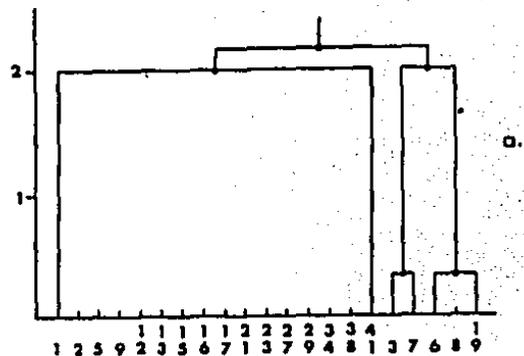
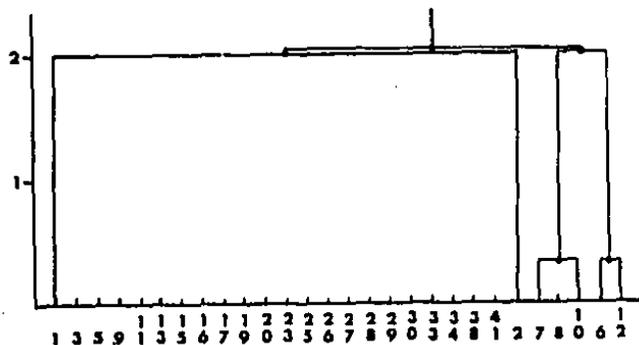


Fig. 14 Dendrogramas del Análisis Indicador de Especies de dos vías (TWINSPAN) de la especies de macroinvertebrados en los meses de: a. agosto, b. septiembre, c. octubre y d. noviembre del sistema lagunar Alvarado, Ver. El eje sobre la ordenada es la distancia euclidiana promedio en el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA).

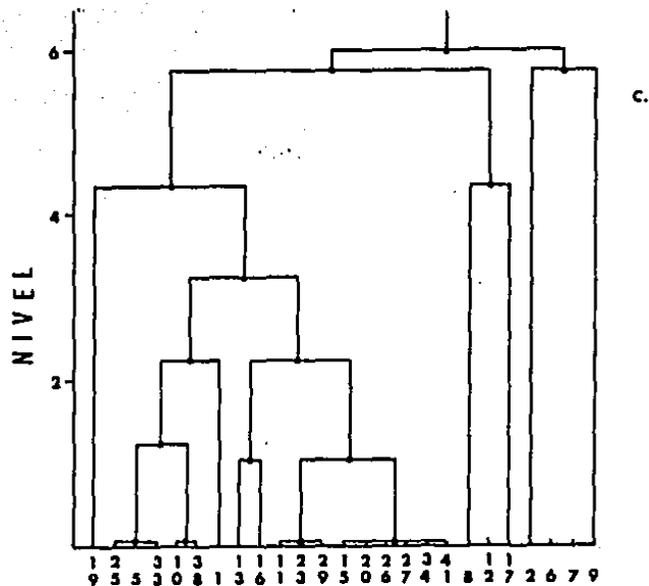
NIVEL



a.



b.



c.

Fig. 15 Dendrogramas del Análisis Indicador de Especies de dos vías (TWINSpan) de la especies de macroinvertebrados en los meses de: a. diciembre, b. enero y c. febrero, del sistema lagunar Alvarado, Ver. El eje sobre la ordenada es la distancia euclidiana promedio en el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA).

NIVEL

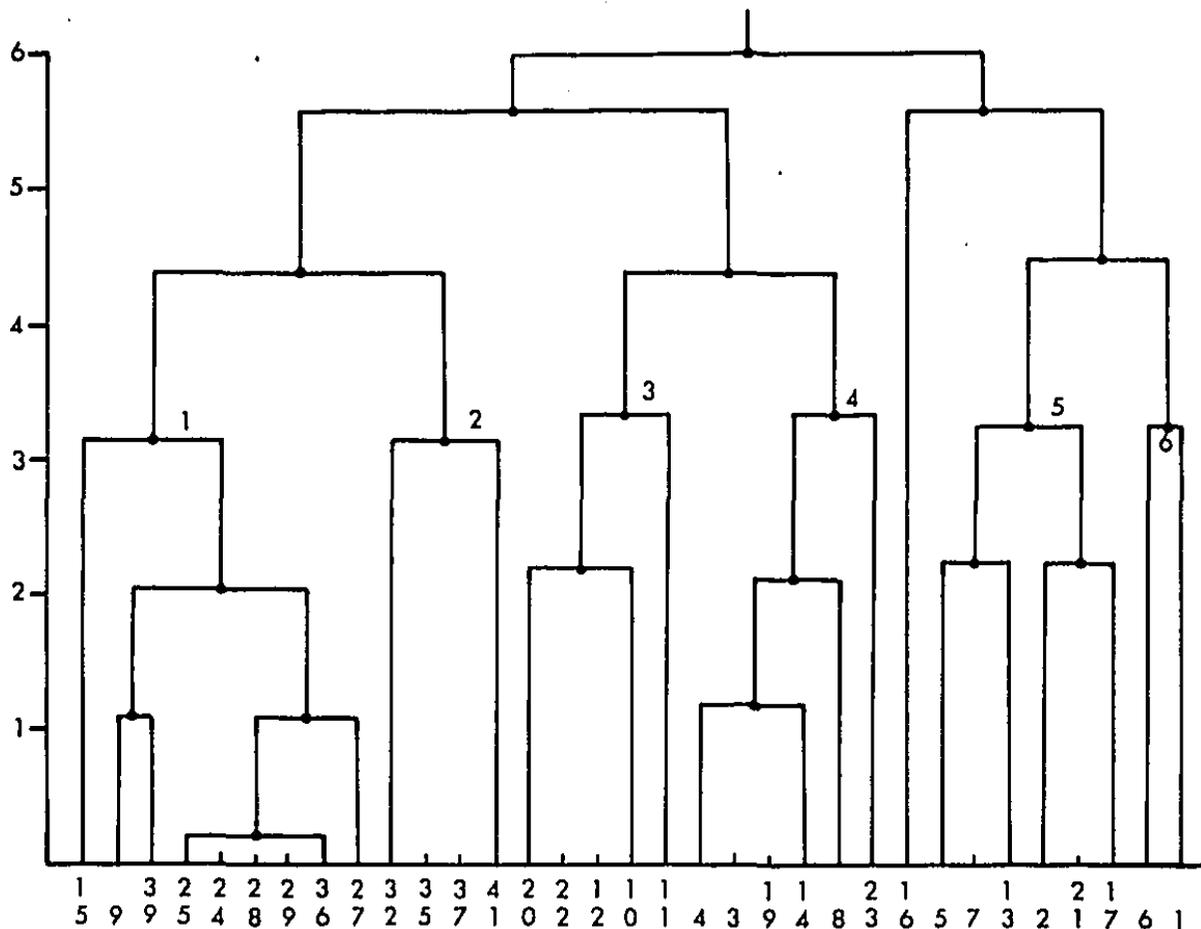


Fig. 16 Dendrograma global del Análisis Indicador de Especies de dos vías (TWINSpan) de la especies de macroinvertebrados del sistema lagunar Alvarado, Ver. El eje sobre la ordenada es la distancia euclidiana promedio en el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA).

PARAMETROS COMUNITARIOS

RIQUEZA.

La riqueza específica calculada a partir del $\text{Log}_2 S$ presentó fluctuaciones marcadas a través del gradiente ambiental que define los subsistemas lagunares Alvarado, Buen País y Camaronera. No obstante la riqueza de especies no registró fluctuaciones temporales marcadas en cada uno de los tres subsistemas (Fig. 17; Anexo I, Tabla 5).

Los subsistemas lagunares Alvarado y Buen País presentaron valores homogéneos en su riqueza específica con máximos alcanzados en los meses de agosto a octubre y los cuales se atribuyen al establecimiento de condiciones oligohalinas y mesohalinas, principalmente en el área con presencia de vegetación sumergida (Fig. 17a y b). En esta época de lluvias continuas el reclutamiento de especies limnivoras en localidades con vegetación sumergida fue constante debido a la disponibilidad de alimento procedente del follaje dado el incremento en la biomasa de Ruppia maritima (Anexo I, Tabla 8), y la presencia de algas rojas y verdes filamentosas, que incrementaron la heterogeneidad estructural del sistema.

En las localidades ubicadas en la Laguna Camaronera se registraron los valores de riqueza menores (Fig. 17b), determinados por la baja disponibilidad de alimento y complejidad estructural. Su patrón espacio temporal presentó variaciones conspicuas en los valores observados de riqueza específica,

atribuidas al incremento de la biomasa de R. maritima en el área sur de la laguna, en los meses de octubre a diciembre.

DIVERSIDAD Y EQUITATIVIDAD.

Los valores de diversidad H' cubrieron un intervalo de 1.63 a 3.36 a lo largo del sistema lagunar estudiado (Anexo I, Tabla 6). En los subsistemas Alvarado y Buen País el patrón apreciado muestra un descenso desde el mes de junio y alcanza el valor más bajo en el mes de noviembre de 1986 (Fig. 18a y b), cuando las condiciones del ambiente se vuelven gradualmente oligohalinas debido a los períodos de inestabilidad climática provocados por la lluvia y nortes.

En el subsistema lagunar Camaronera se registraron los valores menores en los meses de abril y mayo en la época de estío y los meses de enero y febrero al final del período de nortes (Fig. 18b). Este patrón se atribuye a la dominancia de especies tales como D. holthuisi y las especies de Nereidos, aunada a la poca riqueza específica observada en estos meses en el subsistema.

Los registros más elevados para los subsistemas Alvarado y Buen País, corresponden a los meses de abril y mayo de 1986 y febrero de 1987 con valores que fluctúan entre 1.75 a 3.36 (Fig. 18a y b), durante la época de estío y a finales del período de nortes. Esta característica se atribuyó a los pulsos de reclutamiento de los componentes faunísticos dominantes y al establecimiento de las especies estacionales en las localidades ubicadas en el margen interno de la barra así como en laguna de Buen País.

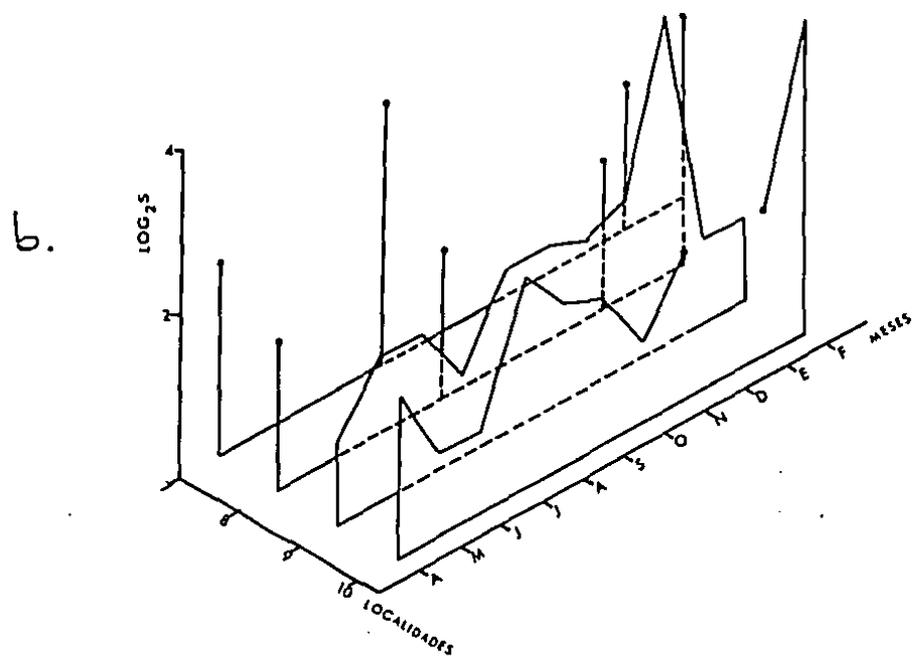
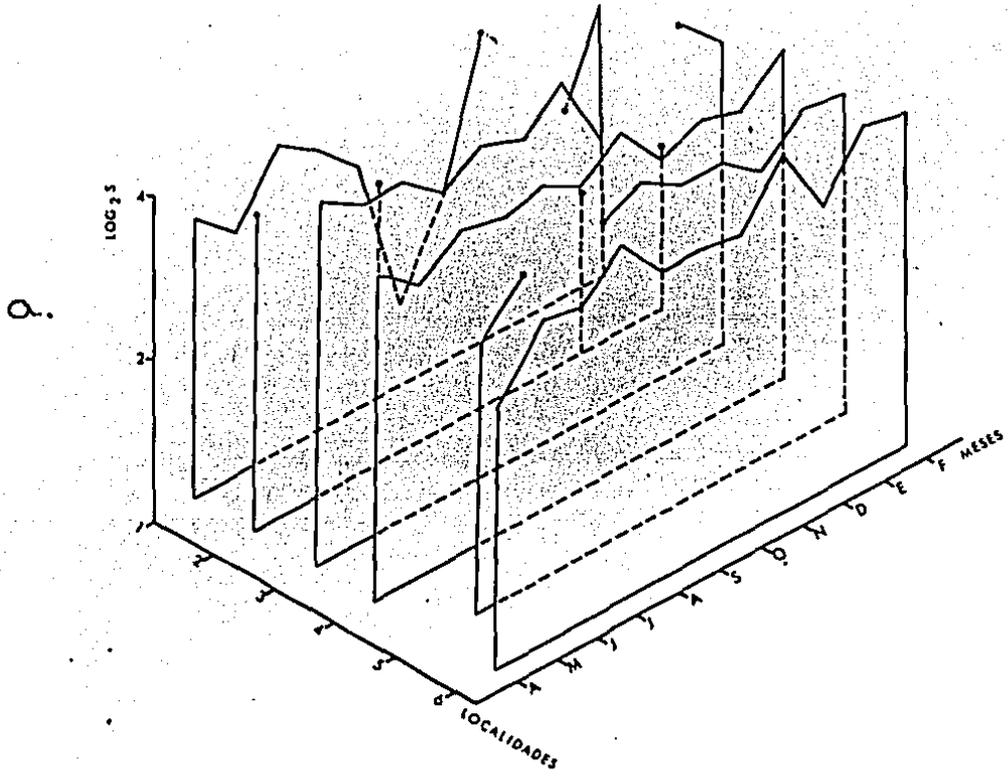


Fig. 17 Variación espacio-temporal de los valores de riqueza específica ($\text{Log}_2 S$), en las localidades ubicadas en a. subsistema Laguna de Alvarado y b. subsistemas Laguna Buen País y Laguna Camaronera.

En lo que respecta a Laguna de Camaronera (Fig. 18b), los máximos registros se observaron en los meses de agosto y diciembre (Tabla 6, Anexo 1). Este patrón de diversidad se atribuyó a los valores relativamente altos de riqueza específica aunados a una abundancia homogénea de las especies, determinada por las condiciones ambientales y el incremento de la biomasa de R. maritima en el área sur de este subsistema.

Los valores registrados de equitatividad (J') en el área de estudio, cubrieron un amplio intervalo de 0.05 a 1 (Anexo I; Tabla 7).

El patrón de comportamiento espacio-temporal en la equitatividad fue heterogéneo con variaciones conspicuas a lo largo de los tres subsistemas lagunares. Los valores más bajos registrados para los subsistemas Alvarado y Buen País (Fig. 19a y b), se observaron en los meses de julio ($J'=0.25$), septiembre ($J'=0.05$) y noviembre ($J'=0.17$) de 1986 y enero ($J'=0.21$) de 1987, y se relacionaron con la dominancia de las especies D. holthuisi, T. gerlachi, C. simile G. mucronatus y G. bonieroides, determinada por los pulsos reproductivos en estas especies.

Los valores más altos, en estos subsistemas se observaron en los meses de agosto ($J'=0.82$) de 1986 y febrero ($J'=0.92$) de 1987, y se relacionaron con la presencia de algas filamentosas que influye sobre los valores homogéneos de abundancia y riqueza registrados al incrementar la heterogeneidad del sistema.

El subsistema Laguna Camaronera, presentó en forma general, valores altos y homogéneos de equitatividad (Fig. 19b), dada la

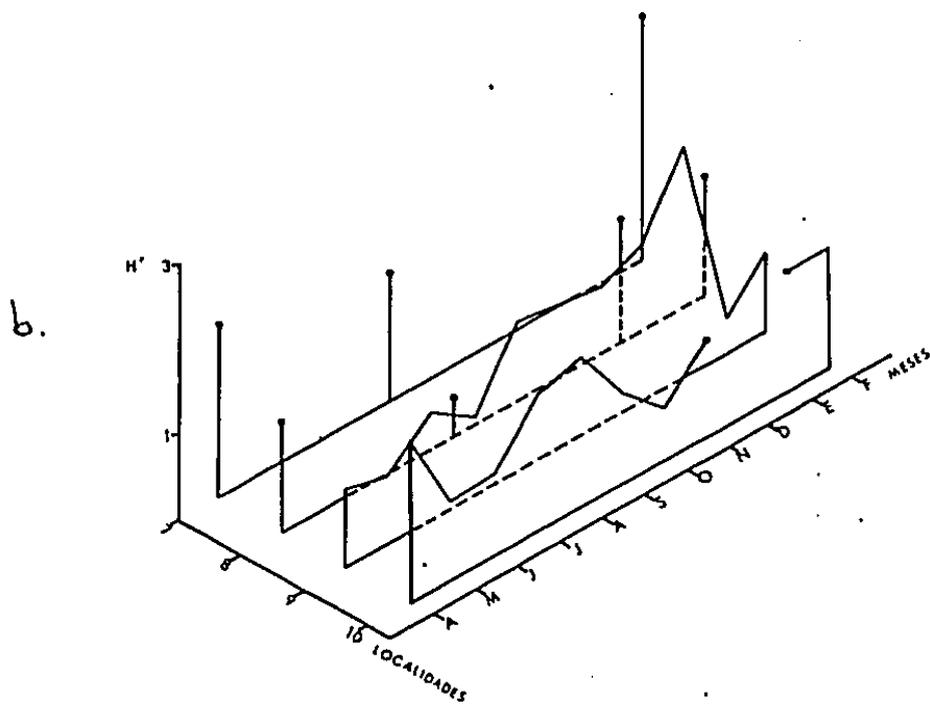
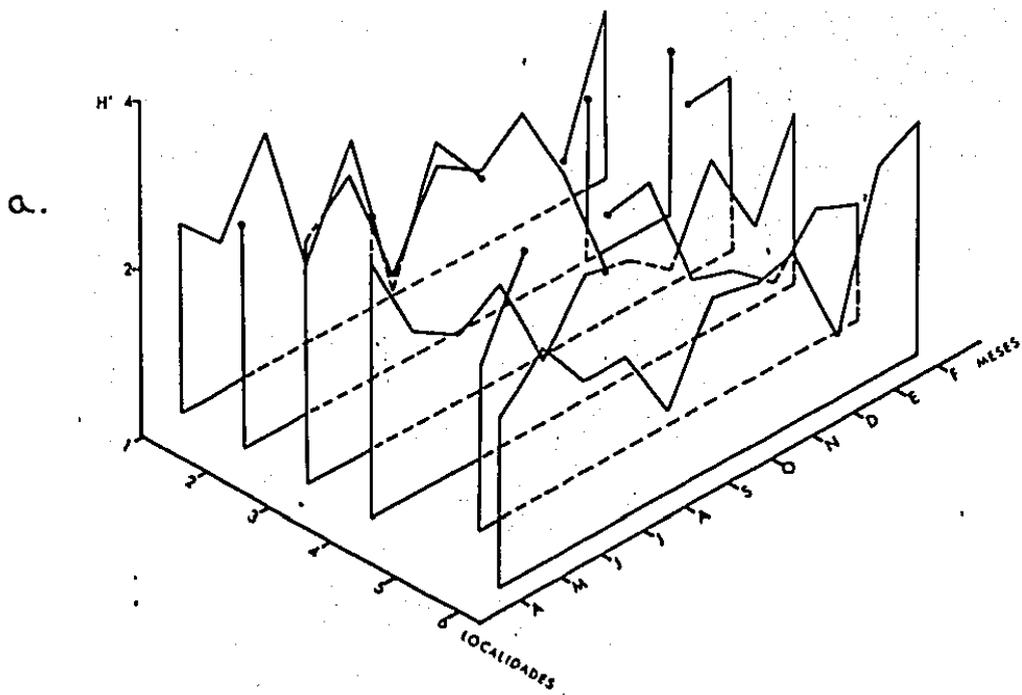


Fig. 18 Variación espacio-temporal de los valores de diversidad (H'), en las localidades ubicadas en a. subsistema Laguna de Alvarado y b. subsistemas Laguna Buen País y Laguna Camaronera.

constancia en la riqueza específica y dominancia de las especies numéricamente importantes.

La variación espacio-temporal de la diversidad (H'), se interpretó a partir de la correlación existente entre esta y la riqueza específica (Log_2S) y equitatividad (J') (Figs. 20 y 21), en cada uno de los subsistemas estudiados. Estas relaciones indicaron que la equitatividad tuvo relativamente mayor influencia sobre los valores de H' en los subsistemas Laguna de Alvarado y Laguna Buen País, indicando que los parámetros de dominancia de las especies fueron ligeramente más importantes que la adición de especies a la comunidad (Fig. 20). En este sentido los valores constantes de abundancia así como una riqueza específica alta, se relacionan con valores altos de diversidad, los cuales se observaron en localidades con presencia constante y estacional de vegetación sumergida (subsistemas Laguna Alvarado y Laguna Buen País), en donde la elevada heterogeneidad de ambientes hicieron posible un mejor aprovechamiento por parte de los organismos del sustrato y la rica fuente alimenticia disponible en el fondo.

Por el contrario, las localidades ubicadas en Laguna Camaronera las cuales están desprovistas en la mayor parte del año de vegetación sumergida, presentaron un número reducido de especies algunas de las cuales fueron reconocidas como dominantes en todo el sistema lagunar. En estas localidades donde la disponibilidad de sustratos y obtención de alimentos es reducida se registraron los valores más bajos de diversidad a pesar de una relativa

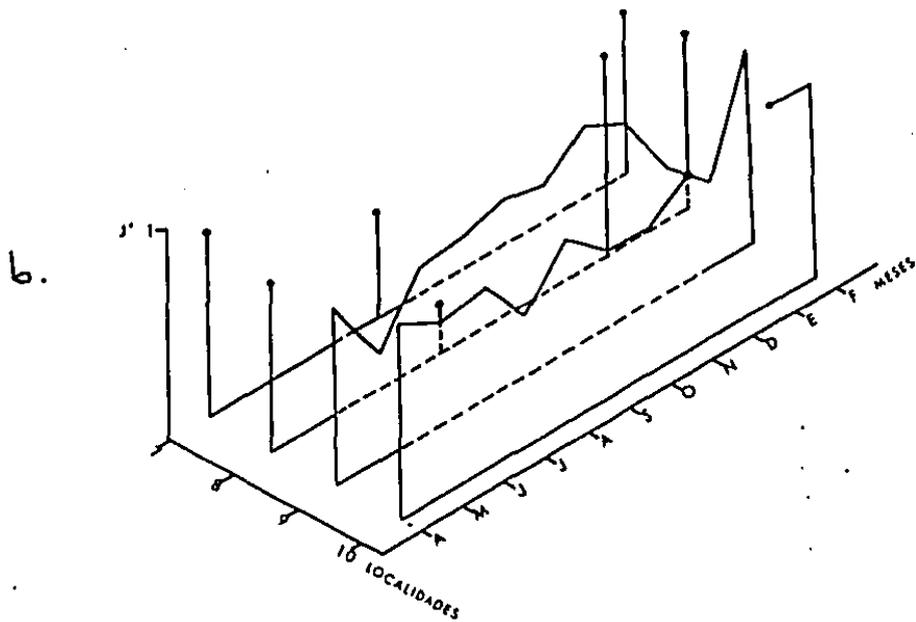
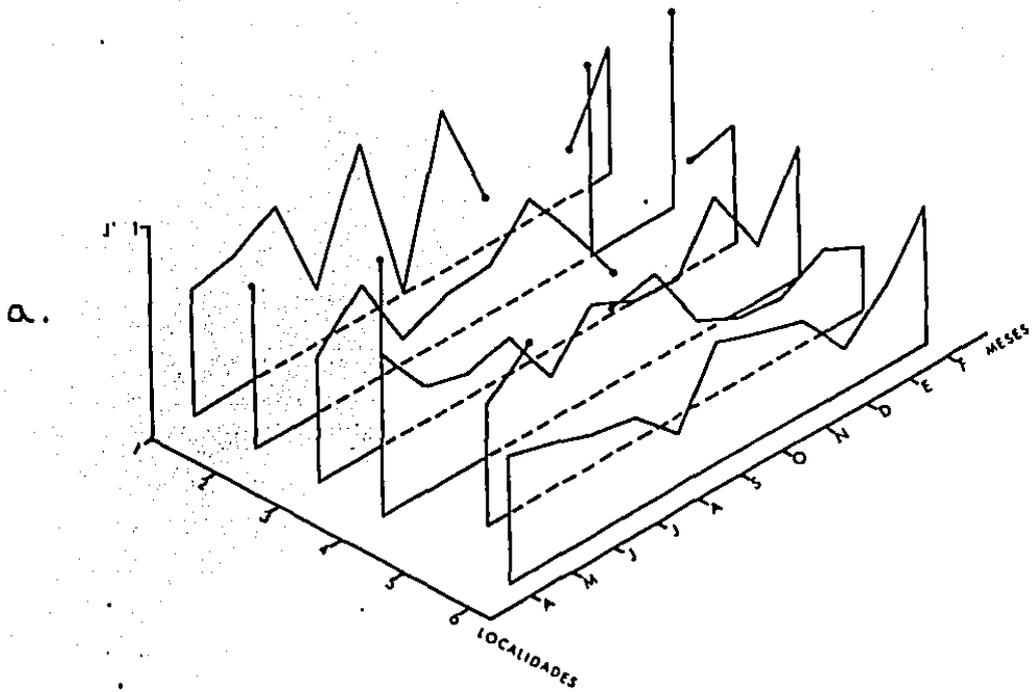


Fig. 19 Variación espacio-temporal de los valores de equitatividad (J'), en las localidades ubicadas en a. subsistema Laguna de Alvarado y b. subsistemas Laguna Buen País y Laguna Camaronera.

constancia en los valores de temperatura y salinidad a lo largo del período de estudio.

Por otro lado, las correlaciones entre $\text{Log}_2 S-H'$ y $J'-H'$ (Fig. 21), indican que la riqueza de especies tuvo mayor influencia sobre la diversidad calculada en el subsistema Laguna Camaronera, por lo que la adición de especies a la comunidad controla relativamente el comportamiento de la diversidad, esto se explica al observar el incremento de biomasa de R. maritima observado en el área sur de este subsistema (Anexo I, Tabla 8).

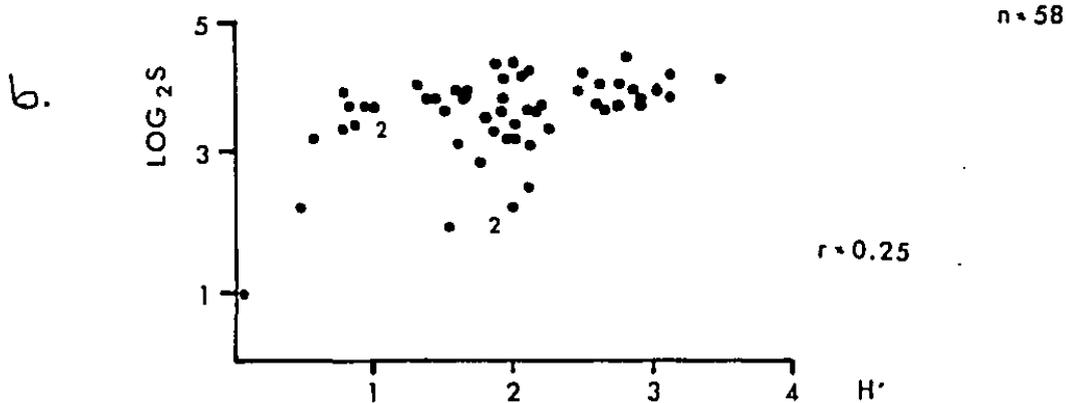
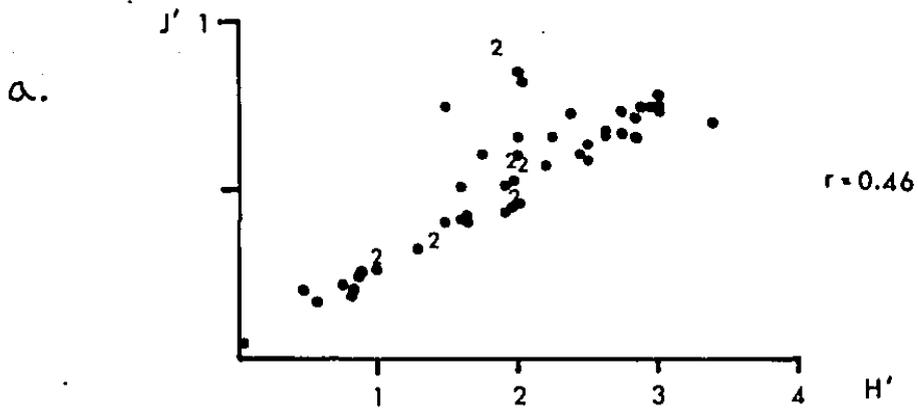
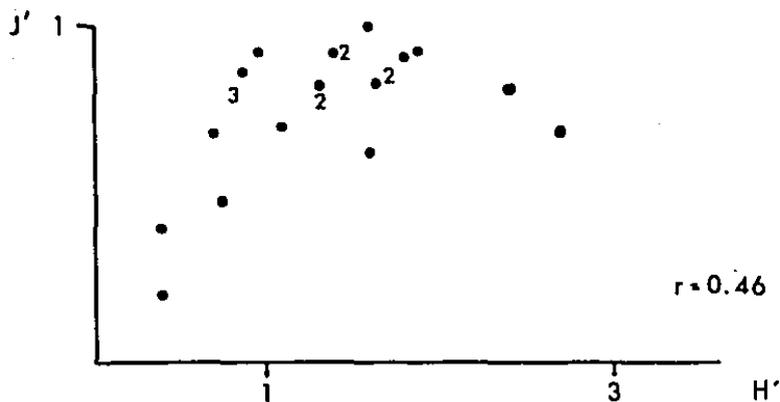


Fig. 20 Diagramas de dispersión entre: a. Diversidad - Log₂ Riqueza de especies y b. Diversidad - Equitatividad en el subsistema Laguna de Alvarado.

a.



b.

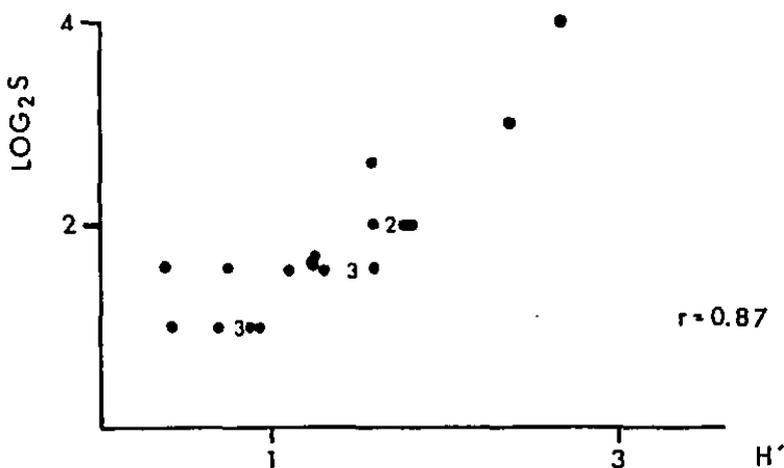


Fig. 21 Diagramas de dispersión entre: a. Diversidad - \log_2 Riqueza de especies y b. Diversidad - Equitatividad en los subsistemas Laguna de Buen País y Laguna Camaronera.

DISCUSION

Los análisis de ordenación y clasificación permitieron identificar en el área de estudio un gradiente de salinidad y temperatura, que junto con el tipo de sustrato y presencia de vegetación sumergida, definieron los ambientes estuarinos que caracterizan a los sistemas lagunares Alvarado, Buen País y Camaronera. Los límites en esta ecoclina (sensu Whittaker, 1967) no fueron del todo bien definidos y estas diferencias se explican con base en las fluctuaciones ambientales en la salinidad y temperatura a lo largo del gradiente estuarino, así como a las fluctuaciones estacionales en la heterogeneidad estructural del habitat registradas en las variaciones de las praderas de Ruppia maritima y la presencia estacional de algas rojas y verdes filamentosas observadas en las zonas de transición.

Las densidades de macroinvertebrados epibénticos registradas en los tres subsistemas reconocidos, se consideran inferiores de las obtenidas en otros sistemas templados y subtropicales. Orth (1973) registró una densidad media de 14,284 macroinvertebrados epibénticos/m², asociados a praderas de Zostera marina (Magnozosteridae), en la Bahía de Chesapeake. Young et al. (1976) obtuvo densidades medias de 3,994 ind./m² en praderas de Halodule wrightii (Parvozosteridae) en Indian River, Fla. Stoner (1983) demostró que en el sistema lagunar de Indian River existe una diferencia significativa en la densidad de peracéridos entre las especies de pastos marinos magnozosteridos y parvozosteridos con 1,524 y 714 ind./m² respectivamente.

Los valores de densidad de macroinvertebrados en el sistema lagunar de Alvarado, son comparables a los obtenidos por este último autor en áreas con vegetación sumergida. En el sistema estas áreas fueron dominadas por Ruppia maritima, especie de pasto parvozosterido. Por lo que la bajas densidades de macrofauna estimadas se explican de acuerdo a las formas de crecimiento de vegetación sumergida, como lo sugiere Orth (1973) en su estudio.

Varios autores han registrado diferencias entre las densidades de macrofauna en áreas con presencia de vegetación sumergida, con respecto a aquellas zonas aledañas con ausencia o presencia estacional de estos pastos (O' Gower y Wacasey, 1967; Thayer et al., 1975; Orth, 1978; Escobar, 1984). Estas diferencias fueron evidentes en los subsistemas reconocidos y se atribuyen a la dinámica del sistema, enmarcadas en la estabilidad de los sistemas con presencia de vegetación sumergida con respecto a las áreas desprovistas de esta (Orth, 1978).

El número de especies identificadas en el sistema lagunar Alvarado (41) es menor a las registradas en otras regiones (Orth, 1973; Young et al., 1976; Stoner, 1980). Las diferencias observadas en los tres subsistemas reconocidos se explican en que la riqueza de especies al igual que la densidad están en función de la heterogeneidad del habitat, disponibilidad de alimento, interacción competitiva y protección de depredadores (Heck y Wetstone, 1977; Brook, 1978; Orth, 1978; Peterson, 1979; Coen et al., 1981), asociados al incremento estacional en la densidad de

la vegetación sumergida y sus formas estructurales de crecimiento. Es así que se observaron los mayores registros de composición específica en el sector ubicado en el margen interno de la Laguna de Alvarado, con respecto a los valores registrados en los sectores Sureste de la Laguna de Alvarado, las zonas de transición y Laguna Camaronera. Esto se atribuye a la presencia anual de vegetación sumergida en el primer sector, así como al establecimiento estacional de densas masas de algas verdes filamentosas y algas rojas. Los valores elevados de riqueza en el sector sureste de la Laguna de Alvarado se atribuyen a la influencia oligohalina determinada por la descarga de los ríos Papaloapan y Tlalixcoyan. Las áreas de transición presentaron una riqueza específica con variaciones conspicuas determinadas por las fluctuaciones en la salinidad y la presencia estacional de vegetación sumergida. Finalmente Laguna Camaronera registró una riqueza de especies pobre determinada principalmente por una baja densidad de cobertura anual de la vegetación sumergida.

La abundancia y riqueza de especies mostraron un gradiente de variación con respecto a las masas de agua. Nagle (1965, 1968) sugiere que la composición de especies de macroinvertebrados asociadas con vegetación sumergida, es una función de la energía cinética y la salinidad presentes en el hábitat.

En este punto, el análisis de los resultados obtenidos mediante las técnicas de ordenación y clasificación demostró que la salinidad y temperatura fueron las variables ambientales que determinaron la ecoclina del sistema lagunar Alvarado, que

influyo en forma significativa en la dispersión de los organismos y asociación de localidades. No obstante también el sustrato y la heterogeneidad espacial, determinada por la biomasa de R. maritima, puede explicar aunque de manera no significativa una parte de la varianza (Anexo I, Tabla 8). Estos resultados concuerdan con los estudios efectuados con relación a la distribución de las comunidades bénticas en estuarios y lagunas costeras (Sanders, 1960; Boesch, 1978; Heck y Orth, 1980; Stoner, 1980; Escobar, 1984) en los que se ha mencionado a la salinidad, tipo de sustrato y heterogeneidad estructural del habitat como los factores ambientales más importantes que controlan la composición y dispersión de las comunidades de macroinvertebrados bénticos.

A pesar de que la mayoría de las especies muestran una sobreposición en su distribución en los subsistemas reconocidos, la abundancia total mostró cambios durante el período de estudio. Se registraron dos máximos de abundancia en los meses de julio y enero. Estos pulsos estacionales han sido observados en distintos habitats estuarinos (Boesch, 1978; Nelson, 1979; Gore et al., 1981; Subrahmanyam y Coultas, 1980; Stoner, 1983) y al parecer son debidos al cambio en las variables que determinan las ecoclinas en esos sistemas, así como en buena medida a las funciones biológicas de las especies componentes de la comunidad examinada (reclutamiento, abundancia de depredadores, interacción competitiva), que determinan las variaciones de las coenoclinas observadas.

El incremento numérico de cualquier especie es una función de sus actividades alimenticias y habilidad de dispersión (Nelson, 1979; Stoner, 1983). En el sistema lagunar estudiado, el incremento de las especies numéricamente dominantes coincidió con los períodos de desove y crecimiento. Es así que la sucesión estacional de las especies componentes refleja parámetros de reclutamiento seguidos de las perturbaciones físicas determinadas por las fluctuaciones en las variables de la ecoclina observada.

Los cambios estacionales en la abundancia de las especies que coexisten, les permiten aprovechar al máximo los recursos en diferentes épocas del año, con la consecuente reducción de la sobreposición para un recurso determinado (Peterson, 1979). Los poliquetos en los estuarios incluyen alimentadores de depósitos selectivos y no selectivos así como omnívoros; los tanaidáceos son omnívoros y excavadores; los anfípodos son organismos filtradores, detritívoros y excavadores; cangrejos, peneidos y carideos incluyen omnívoros, depredadores y excavadores; y los moluscos incluyen bivalvos filtradores y bivalvos y gasterópodos alimentadores de depósitos (Sanders *et al.*, 1962; Chace, 1972). Con base en esta clasificación puede esperarse que en el sistema lagunar Alvarado, la competición intra e interespecífica desempeñen un papel importante en las fluctuaciones estacionales de la abundancia relativa de las especies y como consecuencia de su dominancia.

Las especies dominantes presentaron fluctuaciones estacionales en su densidad y fueron frecuentes a lo largo del ciclo anual.

El 45 % de las especies se consideraron mixohalinas, el 40 % eurihalinas, el 10 % limnéticas y un 5 % de ellas fueron estuarinas endémicas. Las especies dominantes correspondieron a organismos detritívoros, limnivoros, filtradores y omnívoros en ese orden.

La importancia de los organismos limnivoros en la remoción del sustrato ya ha sido considerada por varios autores, que destacan la interferencia competitiva (perturbación física y biológica) de estos organismos sobre el establecimiento de larvas de sus posibles competidores, con el efecto de mantener la densidad de estos por debajo de la capacidad de carga del sistema (Paine, 1966; Dayton, 1971; Gray, 1974; Woodin, 1976; Peterson, 1979).

El 25 % de las especies dominantes y el total de las especies constantes presentaron hábitos alimenticios de omnivoría, destacando la depredación. Esta característica vislumbra la posibilidad de que estas especies regulen la composición comunitaria a lo largo del ciclo anual. Cabe destacar que las especies constantes se consideran subestimadas en su frecuencia y abundancia, dado el método de muestreo.

La similaridad con el modelo dinámico descrito por Hughes (1984) de la distribución de la abundancia relativa de las especies de macroinvertebrados (Fig. 4) indica, además de una sobreposición de nicho entre las especies, una habilidad relativa de explotación máxima del recurso y un mecanismo difuso de competencia. Los residentes permanentes tales como los tanaidáceos, algunos anfípodos, los poliquetos y los

gasterópodos, pueden ser considerados como especies en equilibrio, dado su relativa consistencia en cuanto a su abundancia. Los recursos son rara vez una limitante en los estuarios, así que las comunidades de macroinvertebrados mostraron una relativa estabilidad total en composición y una cierta predictibilidad de ocurrencia estacional de especies, a pesar de las variaciones en la abundancia relativa de estas.

Es así que en áreas de alta heterogeneidad estructural del habitat se observó un incremento en la dominancia, la cual no necesariamente disminuye la diversidad comunitaria como proponen las hipótesis de Connell (1961) y Dayton (1971) sino que con un alto reclutamiento en especial de las especies estrategas "r" y un nivel moderado de perturbación física y depredación, la diversidad comunitaria se mantuvo constante en estos ambientes (Paine, 1966; Peterson, 1979; Menge y Sutherland, 1987).

Esta curva también sugiere que mientras son pocas las especies que alcanzan el potencial de crecimiento geométrico (competidor dominante; D. holthuisi), la gran mayoría no lo alcanza a causa de la depredación y la interacción competitiva (entre organismos adultos y larva-adulto). Estos factores no llevan a la exclusión a los competidores inferiores (T. gerlachi, G. mucronatus, G. bonnieroides) sino que mantienen su densidad por debajo de la capacidad de carga del sistema (Hughes, 1986), estableciendo de esta forma una diversidad constante.

En los análisis de ordenación y clasificación se identificaron dos grupos característicos, el primero constituido por las

especies de crustáceos peracáridos (conglomerados 3 y 4; Fig. 19), el cual representó el 85 % de la abundancia del sistema. Varios autores entre ellos Van Dolan (1978), Nelson (1979) y Stoner (1980), han considerado a este grupo como un componente faunístico dominante de las comunidades estuarinas. La densidad y el número de especies en este grupo mostró una relativa constancia, con valores mínimos en su densidad durante abril y mayo (1986) y un máximo registrado en el mes de enero (1987), el cual se relacionó a un pulso en la actividad reproductiva.

El papel de los factores físicos en generar los parámetros estacionales observados, es de importancia relativa como lo sugiere la correlación significativa entre el eje 1 del análisis de ordenación y la salinidad. Feeley (1967; apud Nelson 1979) sugiere que los anfípodos migran a través del sistema estuarino en respuesta al decremento estacional en la salinidad. Así mismo la mortalidad causada por el decremento en la salinidad debido a la temporada de nortes, podría no ser importante en generar la variación estacional observada.

Existe evidencia de interacción agresiva entre varias especies de anfípodos (Connell, 1963; Nagle, 1968). No obstante en los sistemas con presencia de vegetación sumergida en donde existen múltiples niveles de depredación y un alto grado de heterogeneidad de habitats, es improbable que la competencia por algún recurso limitante ocurra entre las especies de peracáridos presentes en la comunidad. Zimmerman et al., (1979) presentó evidencia de marcadas diferencias en hábitos alimenticios en

cuatro especies de anfípodos en praderas de pastos marinos. Dos de estas especies son organismos dominantes en la comunidad epifaunal examinada, las cuales representan más del 11 % de la abundancia registrada en el sistema. G. mucronatus es una especie macrófaga generalista que se alimenta de algas epifitas, materia particulada de desecho de vegetación sumergida y en menor grado de macroalgas; en tanto que G. bonieroides es un micrófago especializado en pequeñas partículas de detrito y diatomeas. Esta evidencia corrobora la hipótesis del modelo dinámico, en el sentido de que estas especies seleccionan el tipo y tamaño del alimento disponible repartiendo el recurso, lo que puede ser el resultado de un proceso de co-evolución competitiva (Futuyma, 1986). De esta manera la sobreposición alimenticia y la competencia serían improbables debido a la abundancia de los recursos alimenticios en los estuarios y lagunas costeras. La ausencia de un decremento en la riqueza de especies de este grupo, la constancia relativa en su densidad y las diferencias marcadas en los hábitos alimenticios de las especies dominantes, ofrecen evidencia de que la interacción competitiva interespecífica no fue la responsable directa en los cambios estructurales de este grupo. Sin embargo, esta posible interacción competitiva debe ser considerada en vista de la presencia de especies limnivoras en el grupo de los peracáridos. En este grupo destaca el tanaidáceo R. holthuisi el cual representa más del 50% de la abundancia registrada en el sistema, y que debido a sus hábitos alimenticios representa un mecanismo

físico y biológico regulador del establecimiento de sus posibles competidores (G. mucronatus y G. bonieroides).

Durante primavera y verano las especies de mayor abundancia del grupo de peracáridos son probablemente regulados por la depredación que los mantiene por debajo de su capacidad de carga. Stoner (1983) sugiere que el decremento en la abundancia de los peracáridos en la laguna de Indian River, estuvo relacionado a un incremento en el número de depredadores. La depredación puede actuar sobre la estructura comunitaria en varias formas. En el sistema Alvarado existe evidencia de que la depredación actuó sobre el competidor dominante D. holthuisi (Aguilar, 1988), lo que permitió una relativa constancia en la riqueza de especies (sensu Paine, 1966). En los crustáceos peracáridos, la capacidad de reproducción es dependiente sobre su talla, Nelson (1979) sugiere que el máximo reproductivo es alcanzado justo en el período cuando los peces juveniles entran a los estuarios y lagunas costeras y comienzan a alimentarse de estos organismos. Estas evidencias se pueden aplicar con el objeto de explicar los parámetros locales observados en la abundancia de este grupo. Los peracáridos en especial D. holthuisi sirven de alimento durante la primavera a los peces juveniles, los cuales les permiten recuperarse en la época de lluvias cuando los peces crecen y cambian de dieta (sensu Adams, 1976). Es así que durante los meses de agosto y septiembre se observa un incremento de hembras ovigeras a lo largo del sistema (Fernandez-Buces, 1988). Este ciclo termina cuando los peces salen del sistema estuarino y

permiten la recuperación de las poblaciones de estos organismos, los cuales alcanzan sus tallas máximas y densidad (834 ind/m²) durante el mes de enero en la época de nortes (Fernandez-Buces, 1988).

El segundo grupo característico esta constituido por las especies de crustáceos decápodos (conglomerado 5, Fig. 19). Este grupo tambien ha sido considerado como un componente notable de las comunidades de macroinvertebrados asociados a la presencia de vegetación sumergida, que forman un componente numérico y tróficamente importante en los sistemas estuarinos (Hook et al., 1976; Heck, 1977; Heck, et al., 1980). Así mismo, recientes estudios han ofrecido evidencias sobre su función depredadora sobre crustaceos peracáridos, poliquetos y moluscos (Young, et al., 1976; Virnstein, 1977; Young y Young, 1978; Nelson, 1979; Nelson, 1981).

Investigaciones efectuadas sobre este grupo, establecen la importancia de la interacción competitiva vía desplazamiento o exclusión en la determinación de la abundancia y diversidad de estos organismos (Coen et al., 1981; Gore et al., 1981). No obstante, la depredación por parte de los peces no ha sido del todo eliminada como factor co-regulador en la determinación de la composición y estructura de la comunidad de decápodos en los sistemas estuarinos.

En este estudio la densidad de los crustaceos decápodos dominantes en la comunidad de macroinvertebrados (F. octaviae, M. acanthurus, R. harriisi), y la de las especies constantes (F.

setiferus y P. aztecus) al parecer es regulada, por la presencia y los cambios estacionales en la biomasa de Ruppia maritima, así como el establecimiento durante la época de lluvias de densas agrupaciones de algas rojas y verdes filamentosas. Los máximos de densidad se observan en estas especies cuando la biomasa de R. maritima alcanza sus registros más altos (julio-octubre, 1986). No obstante, existe una relativa consistencia en la composición y número de las especies características en el biotopo, lo que muestra una persistencia de los miembros de esta comunidad a lo largo del período de estudio que empezó en la época de estío (abril, 1986) y terminó en febrero de 1987 al final de la época de nortes. Gore et al., (1981), registró que la frecuencia y densidad de las especies raras, estuvo restringida a la presencia estacional de algas durante la época de lluvias. El similar comportamiento se observa en el área estudiada, cuando se presentan el ingreso de especies limnéticas (Potimirin mexicana y Alpheus sp.) en estaciones con densa cobertura de algas verdes filamentosas (zona I).

La estabilidad en la composición de especies y el grado de saturación de su habitat es cualitativamente dependiente de la complejidad de este, por lo que debe existir algún grado de resiliencia en respuesta a los cambios estacionales en la salinidad.

Así mismo, si la mayoría de estos componentes han sido reconocidos como especies omnívoras o detritívoras (Young et al., 1976; Escobar, 1984), entonces la comunidad de decápodos puede

estar regulada más por un proceso de interacción competitiva o exclusión que por depredación. Esto explicaría el grado de competencia difusa que es una de las hipótesis que sugiere el modelo dinámico que describe a la comunidad global examinada. Ninguna de las especies características de este grupo es considerada un depredador estricto, no obstante todas ellas pueden ser carnívoros facultativos en alguna etapa de su vida (Escobar, 1984). Dentro de la comunidad de decápodos examinada, los únicos organismos que pueden ser capaces de depredar pertenecen a las especies del género Callinectes y el xantido D. texanus, estos son considerados componentes raros en esta comunidad y al parecer se alimentan primordialmente de anfípodos, poliquetos y moluscos gasterópodos (Gore et al., 1981). No obstante debe señalarse que estas especies pueden encontrarse subestimadas, en vista de que la técnica de succión empleada no fue efectiva en el muestreo de estos organismos.

Existe evidencia experimental de que especies pertenecientes a los géneros Penaeus, Macrobrachium, Palaemonetes, Callinectes, Ritropanopeus y Dispanopeus (todos ellos presentes en este estudio), tienen efectos negativos directos sobre la densidad de una gran cantidad de especies presentes en el macrobentos de estuarios y lagunas costeras (Young et al., 1976; Virnstein, 1977; Van Dolah, 1978; Young y Young, 1978; Gore et al., 1981; Nelson, 1981); esto puede explicar los cambios en la densidad de las especies de peracáridos dominantes en la comunidad.

En el sistema estuarino aquí estudiado, la diversidad estacional de las comunidades de macroinvertebrados es gobernada por ambas riqueza de especies y equitatividad. La riqueza de especies depende sobre la complejidad estructural de un habitat específico, en tanto que la equitatividad es muy sensitiva a las condiciones físicas y relaciones bióticas del sistema.

Los índices comunitarios de los macroinvertebrados, presentaron poca variabilidad y sus tendencias son en ocasiones paralelas (Figs. 12, 13 y 14). Sin embargo, las variaciones estacionales en la S son obvias y pueden ser debidas a la dispersión diferencial de las especies dominantes en ciertos meses. Las especies del sistema lagunar consisten de elementos residentes y estuarinos, y los movimientos estacionales de algunas especies, p.e. poliquetos y anfípodos, pueden ser la evidencia de las diferencias estacionales en H', S y J'. La baja relación entre H' versus J', S en los subsistemas Alvarado y Buen País, sugieren una alta estabilidad en la composición comunitaria; así mismo, la separación en complejos faunísticos bien definidos, contribuye a la alta diversidad comunitaria observada (Diversidad α).

Al interpretar la diversidad entre habitats (Diversidad β), no se observó un recambio de especies a lo largo de los ambientes polihalino, mesohalino y oligohalino. Hill (1979a) menciona al respecto que a valores de desviación estandar menores a 4 a lo largo del gradiente interpretado, la diversidad β = 0 y que a valores mayores se observa un recambio de especies.

Los valores registrados en el estudio revelan una constancia en la composición faunística a través del gradiente ambiental, en donde se registra la presencia de especies con características eurihalinas y mixohalinas en el subsistema laguna de Camaronera y las áreas de transición, y la presencia de especies mixohalinas y oligohalinas en los ambientes ubicados en el margen interno y el área sureste de la laguna de Alvarado respectivamente.

En el contexto de la teoría del equilibrio (Mac Arthur y Wilson, 1967), el incremento en la heterogeneidad estructural del habitat y la disponibilidad de sustrato, permitió un incremento en el número de individuos de las especies características en ambientes con presencia de vegetación sumergida con respecto a aquellos con ausencia de esta, además de la incorporación de especies limnéticas dentro de estos biotopos durante los períodos de mayor abundancia algal.

La variación espacio-temporal de las especies dominantes están determinadas principalmente por el gradiente de salinidad, heterogeneidad del habitat, depredación e interacción competitiva. El estudio trata aspectos de la composición y distribución de las comunidades de macroinvertebrados epibénticos en el sistema lagunar Alvarado, Ver., y ofrece algunos planteamientos que requieren confirmación experimental, especialmente aquellos que identifiquen a la depredación y/o interacción competitiva como los mecanismos biológicos que determinan la estructura comunitaria; con el fin de entender el

funcionamiento holístico de los sistemas estuarinos subtropicales del Golfo de México.

CONCLUSIONES

Se obtuvo un total de 35,456 organismos, los cuales representan 41 especies incluidas en 28 familias de macroinvertebrados epibénticos.

La composición faunística de las comunidades de macroinvertebrados epibénticos en el sistema lagunar Alvarado fue homogénea, en ella se observan especies con hábitos alimenticios de limnivoría, detritívoros, filtradores, fitófagos, omnívoros y depredadores. Predominaron las especies limnívoras y detritívoras facultativas, tales como: Discapsedes holthuisi, Teleotanis gerlachi, Gammarus mucronatus y Grandidierella bonieroides.

Las especies de crustáceos peracáridos y decápodos fueron los organismos más diversificados, con 15 y 16 especies respectivamente. Estos se consideraron grupos dominantes por sus valores de frecuencia y abundancia.

De estos grupos un total de siete especies, contribuyeron en un 79 % de la abundancia total durante el período de estudio, entre estas destacan Discapsedes holthuisi y Teleotanis gerlachi con el 51 y 11 % respectivamente.

Las especies se agruparon en 28 jerarquías de frecuencia. Cinco especies presentaron una frecuencia mayor al 50 % (Discapsedes holthuisi, Nereidae, Neritina recliyata, Teleotanis gerlachi y Grandidierella bonieroides).

Por sus valores de frecuencia y abundancia las especies se consideraron raras en el 49 %, estacionales en el 7 %, constantes en el 5 % y dominantes en un 39 %.

Los valores altos de abundancia y diversidad observados en el sistema de Alvarado en las épocas de transición (junio-julio) y finales de la temporada de norles (enero), se atribuyeron al reclutamiento estacional y al período de reproducción de las especies de peracáridos.

Los análisis de ordenación y clasificación de tipo normal, permitieron reconocer tres habitats estuarinos, determinados por el gradiente de salinidad, tipo de sustrato y biomasa de vegetación sumergida.

Los análisis de las asociaciones reconocidas de especies en el sistema lagunar de Alvarado Ver., sugieren un grado de sobreposición en los subsistemas. La composición faunística fue bastante homogénea, y no se observaron cambios pronunciados sino que fueron graduales en respuesta al gradiente ambiental. Los cambios comunitarios estacionales se debieron principalmente a la abundancia numérica de sus componentes determinada por los pulsos de reclutamiento en las especies.

Los resultados obtenidos mediante las técnicas de ordenación y clasificación divisiva, concuerdan entre sí, lo cual respalda la efectividad de estas técnicas en describir la composición y estructura comunitaria de una manera natural.

La caracterización ecológica a partir de los valores de densidad, riqueza específica ($\log_2 S$), diversidad (H') y equitatividad (J'), enfatizó que las localidades examinadas se subdividen en ambientes estables con fondos cubiertos por vegetación sumergida y presencia estacional de algas, ambientes con presencia

estacional de vegetación sumergida y ambientes con fondos desprovistos de esta vegetación. Estos experimentan variaciones en su composición faunística a lo largo del año, debido a las variaciones ambientales, disposición de sustrato y heterogeneidad estructural, que interactúan con la depredación e interacción competitiva para determinar la estructura comunitaria en este ecosistema.

LITERATURA CITADA

- ABBOTT, R. T., 1974. American Seashells. The Marine Molluscan of the Atlantic and Pacific Coast of North America. Van Nostrand Reinhold Co., New York. 666 pp.
- ABELE, L. G., 1974. Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. Ecology, 55: 156-161.
- ADAMS, S. M., 1976. The ecology of eelgrass Zostera marina (L.) fish communities. I. Structural analysis. J. exp. mar. Biol. Ecol., 22: 269-292.
- AGUILAR, S. V., 1988. Efecto de la depredación como factor regulador en la estructura de los macroinvertebrados en la Laguna de Alvarado, Veracruz (Inédito), 75 pp.
- BĂCESCU M., Y M. GUTU, 1975. A new genus (Discapseudes n.g.) and the three new species of Apseudidae (CRUSTACEA, TANAIACEA) from the northeastern coast of south america. Zool. Med., 44: 143-151.
- BOESCH, D. F., 1973. Classification and community structure of macrobenthos in the Hampton Roads area, Virginia. Mar. Biol., 21: 226-244.
- , 1977. Application of numerical classification in ecological investigation of water pollution. Ecol. Res. Ser. EPA-600/3-77-033 Gloucester Point, Virginia, 113 pp.

- BOUSFIELD, E. L., 1973. Shallow-Water gammaridean amphipoda of New England. Cornell University Press, Ithaca, New York, 312 pp.
- BROOK, I. M., 1978. Comparative macrofaunal abundance in turtle grass (Thalassia testudinum) communities in S. Florida characterized by high blade density. Bull. Mar. Sci., 28: 212-217.
- BROOK, I. M., 1979. A portable suction dredge for quantitative sampling in difficult substrates. Estuaries, 2: 54-58.
- CARREÑO-LOPEZ, S. A., 1982. Algunos aspectos ecológicos de la macrofauna bentónica de las praderas de Thalassia testudinum de la Laguna de Términos, Campeche. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México, 71 pp.
- CHANG, D. S. Y H. G. GAUCH, 1986. Multivariate analysis of plant communities and environmental factors in Ngari, Tibet. Ecology, 67: 1568-1575.
- CHACE, F. A., 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 No. 98. Smithsonian Institution Press. EE. UU., 179 pp.

- CHESTER, A. L., R. L. FERGUSON & G. E. THAYER, 1983. Environmental gradients and marine benthic macroinvertebrate distributions in a shallow North Carolina estuary. Bull. Mar. Sci., 33: 282-295.
- COEN, L. D., K. L. HECK & L. G. ABELE, 1981. Experiments on competition and predation among shrimps of seagrass meadows. Ecology, 62: 1484-1493.
- CONNELL, J. H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle Chthamalus stellatus. Ecology, 42: 710-723.
- , 1963. Territorial behavior and dispersion in some marine invertebrates. Res. Pop. Ecol., 5: 87-101.
- DAYTON, P. K., 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecol. Monogr., 41: 351-389.
- DEAN, N. D. JR., 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition; Comparison with other methods. Jour. Sedim. Petrol. 44: 242-248.

- ESCOBAR, E. G., 1984. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos en la Laguna de Términos, Campeche: Composición y Estructura. Tesis de Maestría en Ciencias del Mar. U.A.C.P.Y P., C.C.H. Univ. Nal. Autón. México, 192 pp.
- FENCHEL, T., 1970. Studied on the descomposition of organic detritus derived from turtle grass Thalassia testudinum Limnol. Oceanogr., 15: 14-20.
- FERNANDEZ-BUCES, N., 1988. Variación poblacional de Discapseudes holthuisi (Băcescu y Gutu, 1975) (TANAIDACEA), en el sistema lagunar Alvarado, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México, 120 pp.
- FIELD, J. G., 1971. A numerical analysis of changes in the soft-bottom fauna along a transect across False Bay, South Africa. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 7: 215-253.
- FLINT, R. W. Y J. A. YOUNK, 1983. Estuarine benthos: Long term community structure variations, Corpus Christy Bay, Texas. Estuaries, 6: 126-141.
- FLORES-COTO, C. Y M. L. MENDEZ-VARGAS, 1982. Contribución al conocimiento del Ictioplancton de la Laguna de Alvarado, Veracruz, México. An. Inst. de Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 9: 141-160.

- FLORES-COTO, C., 1965. Estudio comparativo del ictioplancton de las Lagunas Costeras de Tamiahua, Alvarado y Términos, del Golfo de México. Tesis Doctorado en Ciencias del Mar. U.A.C.P.Y P. del C.C.H. Univ. Nal. Autón. México, 147 pp.
- FUTUYMA, D. J., 1986. Evolutionary Biology. Sinaver Sunderland, Ma. Press, EE. UU., 600 pp.
- GARCIA-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, 182 pp.
- GARCIA-MONTES, J. F., L. A. SOTO Y A. GRACIA, (en prensa). Cangrejos portúnidos del suroeste del Golfo de México: Aspectos biológicos y pesqueros. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 15.
- GAUCH, H. G., JR, 1982. Multivariate Analysis in Community Ecology. Cambridge Studies in Ecology, 1. Cambridge University Press, EE. UU., 298 pp.
- GAUCH, H. G., JR Y R. H. WHITTAKER, 1981. Hierarchical classification of community data. J. Ecol., 69: 537-557.

- GORE, R. H., E. E. GALLAHER, L. E. SCOTTO Y K. A. WILSON, 1981. Studies on Decapod Crustacea from the Indian River Region of Florida. XI. Community composition, structure, biomass and species-areal relationships of seagrass and drift algae-associated macrocrustaceans. Estuar. Coast. Shelf Sci., 12: 485-508.
- GRAHAM-LEWIS, F. Y A. W. STONER, 1983. Distribution of macrofauna within seagrass beds: an explanation for patterns of abundance. Bull. Mar. Sci., 33: 269-304.
- GRAY, J. S., 1974. Animal-sediment relationships. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 12: 223-261.
- GUADARRAMA, R., 1974. Variación estacional de la biomasa planctónica en la Laguna de Alvarado, Ver. V. Congreso Nacional de Oceanografía. Oct. 22-25. Guaymas, México.
- HECK, H. L., JR., 1977. Comparative species richness, composition and abundance of invertebrates in caribbean seagrass (Thalassia) meadows. Mar Biol., 41: 335-348.
- HECK, H. L., JR. Y R. J. ORTH, 1980. Seagrass habitats: The roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. In Kennedy, V. (Ed.) Estuarine Perspectives. Academic Press Inc., New York, 449-464.

- HECK, K. L., JR. Y G. S. WETSTONE, 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. Jour. Biogeogr., 4: 135-142.
- HILL, M. O., 1979a. DECORANA - A Fortran Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Ecology and Systematics. Cornell University, Ithaca, New York.
- HILL, M. O., 1979b. TWINSPAN - A Fortran Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-Way Table by Classification of Individuals and Attributes. Ecology and Systematics. Cornell University, Ithaca, New York.
- HILL, M. O. Y H. G. GAUCH, 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. Vegetatio, 42: 45-58.
- HOLDICH, D. M. Y J. A. JONES, 1983. A synopsis of the tanaids. Synopsis of the British fauna No. 27. Cambridge University Press. 98 pp.
- HOOKS, T. A., K. L. HECK Y R. J. LIVINGSTON, 1976. An inshore marine invertebrate community: structure and habitat associations in the NE Gulf of Mexico. Bull. Mar. Sci., 26: 99-106.
- HUGHES, R. G., 1984. A model of the structure and dynamics of benthic marine invertebrate communities. Mar. Ecol. Prog. Ser., 15: 1-11.

-----, 1986. Theories and models of species abundance. Am. Nat., 128: 879-899.

IBARRA, D. S., 1985. Introducción al Método para Medir la Producción en Pastos Marinos. Universidad Autónoma de Baja California, Méx. 30 pp.

LANCKFORD, R. R., 1977. Coastal lagoons of Mexico. Their origin and classification. In: Cronin, L. E. (Ed.) Estuarine Processes Circulation, Sediments and Transfer of Material in the Estuary. Academic Press Inc. New York 2: 182-215.

LANZA, G. DE LA Y C. TOVILLA, 1988. Estimación comparativa de los productores primarios en la Laguna de Alvarado, Veracruz (Inédito), 15 pp.

LIE, U. Y J. C. KELLEY, 1970. Benthic infauna communities off the coast of Washington and in Puget Sound: identification and distribution of the communities. J. Fish. Res. Bd. Can., 27: 621-651.

LIE, U. Y D. S. KISKER, 1970. Species composition and structure of benthic onfauna communities off the coast of Washington. J. Fish. Res. Bd. Can., 27: 2273-2285.

LIVINGSTON, R. J., 1982. Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. Mar. Ecol. Prog. Ser., 7: 1-12

- LIVINGSTON, R. J., 1984. The relationships of physical factors and biological response in coastal seagrass meadows. Estuaries, 7: 377-391.
- MAC ARTHUR, R. A. Y E. O. WILSON, 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 pp.
- MANN, K. H., 1982. Ecology of Coastal Waters. A systems Approach. Blackwell Scientific Publications, London, 322 pp.
- MARGALEF, F., 1969. Fitoplancton invernal de la Laguna de Alvarado (México). An. Inst. Bot. Cavanillas, 32: 381-387.
- MENGE, B. A. Y J. P. SUTHERLAND, 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and environmental heterogeneity. Ecol. Monogr., 46: 355-393.
- , 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. Am. Nat., 130: 731-757.
- MEXICO. SECRETARIA DE PESCA, 1988. Anuario estadístico pesquero 1987. Dirección General de Informática y Estadística, México.

- MOORE, P. G., 1973. The kelp fauna of Northeast Britain. II. Multivariate classification: turbidity as an ecological factor. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 13: 127-163.
- , 1974. The kelp fauna of Northeast Britain. III. Qualitative and quantitative ordinations and the utility of a multivariate approach. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 16: 257-300.
- NAGLE, J. S., 1965. Distributional aspects of the Cape Cod eelgrass epibiota. Biol. Bull., 129: 417-418.
- , 1968. Distribution on the epibionta of macrobenthic plants. Contr. Mar. Sci., Univ. Texas, 13: 105-144.
- NELSON, W. G., 1979. An analysis of structural patterns in an eelgrass (*Zostera marina*) amphipod community. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 39: 231-264.
- , 1981. Experimental studies of decapod and fish predation on seagrass macrobenthos. Mar. Ecol. Prog. Ser., 5: 141-149.
- O' GOWER, A. K. Y. J. W. WACASEY, 1967. Animal communities associated with Thalassia, Diplanthera, and sand beds in Biscayne Bay. I. Analysis of communities in relation to water movements. Bull. Mar. Sci., 17: 175-210.

- ORTH, R. J., 1973. Benthic infauna of eelgrass, Zostera marina, beds. Ches. Sci., 14: 258-269.
- , 1978. The importance of sediment stability in seagrass communities. In: Coull, B. C. (Ed.) Ecology of Marine Benthos. Univ. South. Carol. Press., 282-300.
- ORTH, R. J., K. L. HECK, JR. Y VAN MONTFRANS, 1984. Faunal communities in seagrass beds: A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. Estuaries, 7: 339-350.
- PAINE, R. T., 1966. Food web complexity and species diversity. Am. Nat., 100: 65-75.
- PENNAK, R. W., 1978. Freshwater invertebrates of the United States. Wiley-Interscience Pu. EE. UU., 803 pp.
- PETERSON, C. H., 1979. Predation, competitive exclusion, and diversity in the soft-sediment benthic communities of estuaries and lagoons. In: Livingston, R. J. (Ed.) Ecological Processes in Coastal and Marine Systems. Plenum Press, New York, USA, 233-264.
- PHLEGER, F. B. y R. R. LANKFORD, 1974. Sedimentos y foraminíferos de la Laguna de Alvarado, Ver. V. Congreso Nacional de Oceanografía. Oct. 22-25. Guaymas, Mexico.

- PIELOU, E. C., 1975. Ecological Diversity. John Wiley and Sons, New York, 165 pp.
- , 1984. The Interpretation of Ecological Data. A Primer on Classification and Ordenation. John Wiley and Sons, New York, 263 pp.
- RAZ-GUZMAN, A., G. DE LA LANZA Y L. A. SOTO, 1988. Fuentes, distribución y $\delta^{13}C$ de la materia orgánica sedimentaria y detrito, y $\delta^{13}C$ de la vegetación de Laguna de Alvarado, Veracruz. En: tercer informe técnico al CONACYT. Clave CONACYT-PCEBNA-021436 (Inédito), 120 pp.
- RAZ-GUZMAN, A., A. J. SANCHEZ, L. A. SOTO Y F. ALVAREZ, 1986. Catálogo ilustrado de cangrejos brachiuros y anomuros de Laguna de Términos, Campeche (Crustacea: Brachiura, Anomura). An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. Méx., 57, Ser. Zool., 2: 343-384.
- RESENDEZ-MEDINA, A., 1970. Estudio de los peces de la Laguna de Alvarado, Veracruz, Mex. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 34: 183-281.
- SANDERS, H. L., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of the soft bottom community. Limnol. Oceanogr., 5: 138-153.
- SANDERS, H. L., E. M. GOUDSMIT, E. L. MILLS, Y G. E. HAMPSON, 1962. A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts, Limnol. Oceanogr. 7: 63-79.

- SCOTT, D., 1974. Description of relationships between plants and environment. In: Strain, B. R. y W. D. Billings (Eds.) Vegetation and Enviroment. Junk, La Haya, 95-113.
- SEVILLA, M.L. Y A. CHEE-BARRAGAN, 1974. Contribución al conocimiento hidrográfico de la Laguna de Alvarado, Ver. V. Congreso Nacional de Oceanografía. Oct. 22-25. Guaymas, México.
- SHACKLEY, M. L., 1975. Archaeological sediments. Butterworths, Ed. EE. UU., 159 pp.
- SHANNON, E. C. Y W. WIENER, 1963. The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press, Urbana, 119 pp.
- SHULTZ, G. A., 1969. How to know the marine isopod crustacea. Brown Co., Eds. EE. UU., 359 pp.
- SIGNORET, M., 1969. Contribución al conocimiento de las medusas de las Lagunas de Tamiahua y Alvarado, Ver., México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México, 91 pp.
- SOKAL, R. R. Y ROHLF F. J., 1969. Biometry. W. H. Freeman y Co. San Francisco, 776 pp.

- SOTO, L. A. Y A. GRACIA., 1988. Macroinvertebrados de la zona económica exclusiva mexicana del Golfo de Mexico. En Segundo informe técnico del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Estudio multidisciplinario en la zona económica exclusiva mexicana del Golfo de México: Características geológicas, físicas, químicas y biológicas (Inédito), 90 pp.
- STEPHENSON, W., W. T. WILLIAMS Y S. COOK, 1972. Computer analyses of Petersen's original data of bottom communities. Ecol. Monogr., 42: 387-415.
- STONER, A. W. 1980. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. Bull. Mar. Sci., 30: 537-551.
- , 1983. Distributional ecology of amphipods and tanaidaceans associated with three sea grass species. J. Crusta. Biol., 4: 505-518.
- STONER, A. W., H. S. GRENING, J. D. RYAN Y R. J. LIVINGSTON, 1983. Comparison of macrobenthos collected with cores and suction sampler in vegetated and unvegetated marine habitats. Estuaries, 6: 76-82.
- STUCK, K. C., H.M. PERRY Y R. W. HEARD., 1979. An annotated key to the mysidacea of the North Central Gulf of Mexico. Gulf Res. Rep., 6: 225-238.

- SUBRAHMANYAM C. B. Y C. L. COULTAS, 1980. Studies on the communities in two north Florida salt marshes. Part III. Seasonal Fluctuations of fish and macroinvertebrates. Bull. Mar. Sci., 30: 790-818.
- TAYLOR, J. D. Y M. S. LEWIS, 1970. The flora, fauna, and sediments of the marine grass beds of Mabe, Seychelles. J. Nat. Hist., 4: 199-220.
- THAYER, G. W., D. A. WOLFE Y R. B. WILLIAMS, 1975. The impact of man on seagrass systems. Am. Scient., 63: 288-296.
- VAN DOLAH, R. F., 1978. Factors regulating the distribution and population dynamics of the amphipod Gammarus palustris in an intertidal salt marsh community. Ecol. Monogr., 48: 191-217.
- VAZQUEZ-BADER, A. R., 1988. Comunidades de Macroinvertebrados Bénticos de la Plataforma Continental del Suroeste del Golfo de México: Abundancia, Distribución y Asociaciones Faunísticas. Tesis de Maestría en Ciencias del Mar. U.A.C.P. Y P. del CCH. Univ. Nal. Autón. de México, 152 pp.
- VILLALOBOS, A., J. A. SUAREZ-CAABRO, S. GOMEZ, G. DE LA LANZA, M. ACEVES, F. MANRIQUE Y J. CABRERA, 1966. Considerations on the hidrography and production of Alvarado Lagoon, Veracruz, Mexico. Proc. Gulf Carib. Fish. Inst. 19th. Annual Ses., 2: 75-85

- VILLALOBOS, A., J. CABRERA, F. MANRIQUE, S. GOMEZ, V. ARENAS Y G. DE LA LANZA, 1969. Relación entre postlarvas planctónicas de Penaeus sp. y caracteres ambientales en la Laguna de Alvarado, Veracruz, México. Mem. Simp. Internal. Lag. Cost. UNAM/UNESCO. Nov. 28-30 de 1967, Mex., D. F. 601-620.
- VILLALOBOS, A., S. GOMEZ, V. ARENAS, J. CABRERA, G. DE LA LANZA Y F. MANRIQUE, 1975. Estudios hidrobiológicos en la Laguna de Alvarado. An. Inst. Biol. UNAM, 46 Ser. Zoología, 1: 1-34.
- VIRNSTEIN, R. W., 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. Ecology, 58: 1199-1277.
- WENNER, E. Y D. F. BOESCH, 1979. Distributions patterns of epibenthic decapod crustacea along the shelf-slope coenocline middle Atlantic Bight, USA. Bull. Biol. Soc. Wash. 3: 107-133.
- WENNER, E. Y T. H. READ, 1982. Seasonal composition and abundance of decapod crustaceans assemblages from the South Atlantic Bight, USA. Bull. Mar. Sci. 32: 181-206.
- WHITTAKER, R. H., 1967. Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev., 42: 207-264.

- , 1987. An application on detrended correspondence analysis and non-metric multidimensional scaling to the identification and analysis of environmental factor complexes and vegetation structures. J. Ecol., 75: 363-376.
- WILLIAMS, A. B., 1974. The swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda: Portunidae). Fish. Bull., 72: 685-798.
- , 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press. EE. UU., 550 pp
- WOOD, E. J. F., W. E. ODUM Y J. C. ZIEMAN, 1969. Influence of seagrasses on the productivity of coastal lagoons. In: Ayala-Castañares A. y F. B. Phleger (Eds.) Lagunas Costeras: Un Simposio. Univ. Nal. Autón. México U.N.E.S.C.O., Mexico, D. F., Nov., 1967, 495-502 pp.
- WOODIN, S. A., 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. J. Mar. Res., 34: 25-41.
- YANEZ-ARANCIBIA, A., F. AMEZCUA LINARES Y J. W. DAY, JR., 1980. Fish community structure and function in Terminos Lagoon, a tropical estuary in the southern Gulf of Mexico. In: Kennedy, V. Ed. Estuarine Perspectives. Academic Press Inc., New York, 465-482.

- YOUNG, D. K., M. A. BUZAS Y M. W. YOUNG, 1976. Species densities of macrobenthos associated with seagrass: A field experimental study of predation. J. Mar. Res., 34: 577-592.
- YOUNG, D. K. Y. M. W. YOUNG, 1978. Community structure of the macrobenthos associated with seagrass of the Indian River Estuary, Fla. In: Coull B. C. Ecology of Marine Benthos. Univ. South. Carol. Press., 359-382.
- ZAVALA, J. A. 1986. Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación. Cuadernos de Divulgación INIREB No. 26 Xalapa, Veracruz, 58 pp.
- ZIEMAN, J. C. 1974. Methods for the study of growth and production of the turtle grass. Thalassia testudinum. Aquaculture, 4: 139-143.
- ZIMMERMAN R., R. GIBSON Y J. HARRINGTON, 1979. Herbivory and Detritivory among gammaridean amphipods from a Florida seagrass community. Mar. Biol., 54: 41-47.

ANEXO I

Tabla 1. Variación espacial y temporal de los valores de temperatura de fondo en °C.

Tabla 2. Variación espacial y temporal de los valores de salinidad de fondo en ‰.

Tabla 3. Frecuencia y estrategia de muestreo.

Tabla 4. Variación espacial y temporal de los valores de densidad individuos/m².

Tabla 5. Variación espacial y temporal de los valores de riqueza específica ($\log_2 S$).

Tabla 6. Variación espacial y temporal de los valores de diversidad (H').

Tabla 7. Variación espacial y temporal de los valores de equitatividad (J').

Tabla 8. Variación espacial y temporal de la biomasa de Ruppia maritima.

TABLA 1. TEMPERATURA (°C)

MES / LOCALIDADES

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
ABRIL	32	30	29	31	---	31	31	31	32	32
MAYO	30	---	30	30	31	30	---	---	30	31
JUNIO	31	---	32	32	33	32	---	---	33	35
JULIO	30	31	31	29	---	34	---	---	32	33
AGOSTO	31	---	30	30	30	30.5	30	30.5	30	29.5
SEPTIEMBRE	29	---	30	30	29	29	---	---	29	30
OCTUBRE	30.5	---	30.5	30.5	30	30	---	---	30	31
NOVIEMBRE	19	---	25	26.5	27	27	---	---	28	27.5
DICIEMBRE	---	21	---	22	22	21	---	22	21	---
ENERO	24.5	---	25	25	25	24	---	---	22	23
FEBRERO	25	24	24	25	24	26	25	23	27.5	27.5

TABLA 2. SALINIDAD (‰)

MES / LOCALIDADES

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
ABRIL	10	14	28	17	---	17	18	22	17	28
MAYO	9	---	24	22	22	20	---	---	22	20
JUNIO	2	---	4	8	10	10	---	---	20	15
JULIO	3.5	3.5	3.5	4	---	12	---	---	14	14
AGOSTO	0	---	0	1	2	3	5	6	2	5
SEPTIEMBRE	0	---	2	4	3	5	---	---	8	6
OCTUBRE	2	---	3	4	4	4	---	---	6	5
NOVIEMBRE	2	---	4	3	5	4	---	---	9	7
DICIEMBRE	---	0	---	3	4	2	---	5	4	---
ENERO	6	---	10	20	18	12	---	---	20	14
FEBRERO	3	8	20	18	18	14	16	16	14	16

TABLA 3. FRECUENCIA Y ESTRATEGIA DE MUESTREO

MES / LOCALIDADES

SUBSISTEMAS	ALVARADO					BUEN PAIS		CAMARONERA		
	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
ABRIL	**	**	**	**	---	**	**	**	**	**
MAYO	**	---	**	**	**	**	---	---	**	**
JUNIO	**	---	**	**	**	**	---	---	**	**
JULIO	**	**	**	**	---	**	---	---	**	**
AGOSTO	**	---	**	**	**	**	**	**	**	**
SEPTIEMBRE	**	---	**	**	**	**	---	---	**	**
OCTUBRE	**	---	**	**	**	**	---	---	**	**
NOVIEMBRE	**	---	**	**	**	**	---	---	**	**
DICIEMBRE	---	**	---	**	**	**	---	**	**	---
ENERO	**	---	**	**	**	**	---	---	**	**
FEBRERO	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**

TABLA 4. VALORES DE DENSIDAD INDIVIDUOS POR M²

MES / LOCALIDADES

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
ABRIL	193	123	483	134	---	97	29	6	4	7
MAYO	136	---	183	377	347	321	---	---	31	4
JUNIO	336	---	1228	574	539	957	---	---	6	7
JULIO	496	183	129	326	---	2490	---	---	8	479
AGOSTO	39	---	153	800	488	732	225	168	12	12
SEPTIEMBRE	161	---	202	329	435	401	---	---	9	30
OCTUBRE	91	---	976	425	828	679	---	---	3	11
NOVIEMBRE	799	---	1196	621	806	512	---	---	6	8
DICIEMBRE	---	7	---	360	417	292	---	7	577	---
ENERO	204	---	5687	2602	1075	810	---	---	26	13
FEBRERO	55	10	294	375	301	532	372	44	6	7

TABLA 5. RIQUEZA DE ESPECIES ($\text{LOG}_2 S$)

M E S / L O C A L I D A D E S

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
ABRIL	3.46	3.70	4.50	4.00	----	3.17	2.32	1.58	1.00	2.00
MAYO	3.00	----	4.17	3.60	3.30	4.00	----	----	1.58	1.00
JUNIO	3.80	----	4.17	4.00	3.90	3.90	----	----	1.58	1.00
JULIO	3.46	3.46	3.80	3.90	----	4.39	----	----	1.00	2.60
AGOSTO	2.58	----	4.10	4.00	4.00	3.80	3.17	1.58	2.00	2.00
SEPTIEMBRE	1.00	----	3.90	3.70	4.20	3.80	----	----	2.00	1.58
OCTUBRE	2.00	----	4.30	4.10	3.90	3.70	----	----	1.58	1.00
NOVIEMBRE	3.80	----	3.30	3.50	3.90	4.40	----	----	2.00	1.58
DICIEMBRE	----	2.00	----	3.70	3.50	3.50	----	1.58	4.00	----
ENERO	2.30	----	4.20	3.80	4.00	4.20	----	----	1.00	1.58
FEBRERO	3.30	2.00	3.70	4.00	4.90	4.10	1.58	3.00	1.00	3.80

TABLA 6. VALORES DE DIVERSIDAD (H')

M E S / L O C A L I D A D E S

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
ABRIL	2.25	2.66	2.83	3.02	----	2.09	1.97	1.25	0.81	1.84
MAYO	1.75	----	3.47	1.82	1.94	2.52	----	----	0.75	0.81
JUNIO	2.76	----	1.88	1.62	2.90	1.85	----	----	1.25	0.86
JULIO	0.85	2.02	2.57	1.91	----	1.85	----	----	0.81	1.61
AGOSTO	2.13	----	2.61	0.77	2.84	1.00	1.61	0.41	1.73	1.73
SEPTIEMBRE	0.05	----	3.07	1.51	3.10	2.20	----	----	1.66	1.11
OCTUBRE	1.32	----	2.09	1.32	1.64	1.91	----	----	1.58	0.68
NOVIEMBRE	0.81	----	0.57	1.05	1.42	2.01	----	----	1.79	1.30
DICIEMBRE	----	1.84	----	2.16	1.06	0.76	----	1.45	2.70	----
ENERO	0.48	----	2.05	0.92	1.64	2.50	----	----	0.39	1.46
FEBRERO	1.99	1.84	2.10	2.45	1.38	2.74	2.87	2.43	0.92	1.44

TABLA 7. VALORES DE EQUITATIVIDAD (J')

M E S / L O C A L I D A D E S

	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
ABRIL	0.45	0.72	0.63	0.75	----	0.66	0.85	0.79	0.81	0.92
MAYO	0.58	----	0.83	0.51	0.58	0.63	----	----	0.48	0.81
JUNIO	0.72	----	0.45	0.41	0.74	0.47	----	----	0.79	0.86
JULIO	0.25	0.58	0.67	0.49	----	0.42	----	----	0.81	0.62
AGOSTO	0.82	----	0.64	0.19	0.71	0.26	0.51	0.20	0.86	0.86
SEPTIEMBRE	0.05	----	0.78	0.41	0.73	0.58	----	----	0.83	0.70
OCTUBRE	0.76	----	0.48	0.32	0.42	0.52	----	----	1.00	0.68
NOVIEMBRE	0.21	----	0.17	0.30	0.36	0.45	----	----	0.89	0.82
DICIEMBRE	----	0.92	----	0.58	0.31	0.22	----	0.91	0.68	----
ENERO	0.21	----	0.48	0.24	0.41	0.59	----	----	0.39	0.92
FEBRERO	0.92	0.57	0.57	0.61	0.35	0.67	0.75	0.81	0.92	0.91

TABLA 8. BIOMASA DE Ruppia maritima *

ESTACIONES (NUMERO Y UBICACION) / MESES DE MUESTREO

	ABR.	MAY.	JUL.	AGO.	SEP.	OCT.	NOV.	DIC.
3 FRENTE ALVARADO	---	38.7	222.5	---	---	142.0	---	---
4 PUNTA GRANDE	98.4	610.8	1459.2	494.4	415.2	662.4	255.6	334.8
5 ARBOLILLO	682.0	350.4	554.4	310.8	1111.2	1154.2	442.8	476.4
6 BUEN PAIS	---	---	---	1270.8	1077.5	926.4	---	658.6
9 CAMARONERA	107.2	470.4	257.4	522.4	770.4	960.0	968.4	1190.4

* La biomasa se expresa en unidades de peso seco g/m², (modificada después de Lanza de la y Tovilla, 1987).

ANEXO II

Tabla 1. Composición faunística.

Tabla 2. Caracterización y ordenación de las especies por su jerarquía de frecuencia numérica.

Tabla 3. Vectores característicos obtenidos de los cuatro ejes de ordenación (DCA)

Tabla 4. Coeficientes de correlación múltiple de los ejes de ordenación (DCA) con los factores ambientales.

Tabla 5. Análisis de regresión múltiple por pasos entre los ejes de ordenación (DCA) y los factores ambientales significativos.

TABLA 1.

PHYLUM/ESPECIES	PHYLUM/ESPECIES
Annelida	Atyidae
1. Pilargidos	27. Potimirim mexicana
2. Nereidos	
Mollusca	Palaemonidae
3. Neritina reclinata	28. Macrobrachium acanthurus
4. Neritina virginea	29. Palaemonetes carteri
5. Seila adamsi	30. Palaemonetes octaviae
6. Mytilus edulis	
7. Rangia cuneata	Alpheidae
Crustacea	31. Alpheus floridanus
Mysidacea	32. Alpheus sp.
8. Mysidopsis almyra	Diogenidae
9. Taphromisis louisinae	33. Clibanarius vitatus
Amphipoda	Portunidae
10. Grandidierella bonieroides	34. Callinectes similis
11. Corophium simile	35. Callinectes rathbunae
12. Gammarus mucronatus	36. Callinectes sapidus
13. Haustorius sp	
14. Hyalella azteca	Xanthidae
15. Photidae (Isaeidae)	37. Ritropanopeus harrisii
16. Metopella nasuta	38. Eurypanopeus depressus
	39. Dyspanopeus texanus
Isopoda	Grapsidae
17. Cassidinea lunifrons	40. Sesarma ricordi
18. Rosinella aries	
Tanaidacea	Insecta
19. Leptocheila savingi	Diptera
20. Leptocheila sp.	Chironomidae
21. Hargeria rapax	Chironomus sp.
22. Teleotanais gerlachi	
23. Discapseudes holthuisi	
Decapoda	
Feneidae	
24. Penaeus setiferus	
25. Penaeus aztecus	
Sergestidos	
26. Acetes americanus	

Nota: El número indica el código empleado para las especies en los análisis de Ordenación "DECORANA" y Clasificación "TWINSPAN".

TABLA 2

ESPECIE	FRECUENCIA			ABLINDANCIA		COMPONENTE FAUNISTICO
	No.	%	Gpo.	No.	%	
23. Discapseudes holthuisi	73	88	1	17,978	50.70	DOMINANTE
2. Nereidae	56	67	2	716	2.00	DOMINANTE
4. Neritina reclivata	55	66	3	2,222	6.20	DOMINANTE
22. Teleotanis gerlachi	51	61	4	3,903	11.00	DOMINANTE
10. Grandidierella bonieroides	51	61	4	2,011	5.67	DOMINANTE
1. Pilargiidae	44	53	5	300	0.80	DOMINANTE
11. Corophium simile	43	52	6	2,836	7.99	DOMINANTE
29. Palaemonetes octaviae	43	52	6	550	1.60	DOMINANTE
17. Cassidinea lunifrons	41	49	7	928	2.60	DOMINANTE
12. Gammarus mucronatus	38	46	8	2,025	5.70	DOMINANTE
37. Ritropanopeus harrisii	32	39	9	153	0.45	DOMINANTE
3. Neritina virginea	30	36	10	253	0.70	DOMINANTE
27. Macrobrachium sp.	27	32	11	141	0.40	DOMINANTE
41. Chironomus sp.	25	30	12	303	0.85	DOMINANTE
6. Mytilus edulis	24	29	13	134	0.40	DOMINANTE
21. Hargeria rapax	23	28	14	139	0.40	DOMINANTE
25. Penaeus aztecus	22	26	15	54	0.15	CONSTANTE
24. Penaeus setiferus	22	26	15	48	0.12	CONSTANTE
19. Leptocheilia savingi	21	25	16	86	0.22	DOMINANTE
9. Taphromisis louisianae	16	19	17	70	0.19	OCASIONAL
28. Palaemonetes carteri	15	18	18	96	0.27	ESTACIONAL
35. Callinectes rathbunae	15	18	18	35	0.10	OCASIONAL
5. Seila adamsi	14	17	19	83	0.20	ESTACIONAL
7. Rangia cuneata	14	17	19	134	0.40	ESTACIONAL
16. Metopella nasuta	13	16	20	54	0.15	OCASIONAL
15. Photidae (Isaeidae)	12	14	21	36	0.10	OCASIONAL
8. Mysidopsis almyra	9	11	22	33	0.10	OCASIONAL
36. Callinectes sapidus	9	11	22	11	0.03	OCASIONAL
14. Hyalella azteca	7	8	23	46	0.12	OCASIONAL
32. Potimirin mexicana	7	8	23	75	0.21	OCASIONAL
20. Leptocheilia sp.	6	7	24	31	0.06	OCASIONAL
39. Dyspanopeus texanus	5	6	25	9	0.02	OCASIONAL
13. Haustorius sp.	3	4	26	28	0.07	OCASIONAL
26. Acoetes americanus	2	2	27	9	0.02	OCASIONAL
30. Alpheus floridanus	2	2	27	18	0.05	OCASIONAL
31. Alpheus sp.	2	2	27	3	0.01	OCASIONAL
34. Callinectes similis	2	2	27	2	0.01	OCASIONAL
18. Rosinella aries	1	1	28	3	0.01	OCASIONAL
38. Eurypanopeus depressus	1	1	28	1	---	OCASIONAL
40. Sesarma ricordi	1	1	28	2	0.01	OCASIONAL
33. Clibanarius vitatus	1	1	28	2	0.01	OCASIONAL

TABLA 3. PORCENTAJE DE VARIANZAS (DCA)

	EJES DE ORDENACION			
	01	02	03	04
VECTOR CARACTERISTICO	0.257	0.167	0.119	0.088
LONGITUD DEL GRADIENTE	3.41	3.13	2.26	2.77

TABLA 4. COEFICIENTES DE CORRELACION MULTIPLE

TEMP											
.105	SAL										
.125	.096	GRAV									
-.108	-.177	.047	AREN								
-.108	.005	.016	.018	LIN-ARC.							
-.029	.086	.199	.105	** .925	CARB						
.014	.103	** .801	.172	** .503	** .630	MAT ORG					
.047	* -.241	.088	-.161	.078	.013	.011	BIOM				
** .282	** -.400	-.024	-.135	-.118	* -.184	-.063	.124	DCA 1			
.040	-.051	.040	-.012	-.085	-.088	.028	-.071	.146	DCA 2		
-.169	-.073	-.107	.020	.001	.006	-.137	-.103	-.102	.037	DCA 3	
-.189	-.004	-.098	.001	.028	.054	.067	-.002	-.058	.121	.110	DCA 4

Coefficientes de correlación (r) significativos a: * P<0.05, ** P<0.01

TABLA 5. RESULTADOS DEL ANALISIS DE REGRESION MULTIPLE POR PASOS

DCA 1 V.S. VARIABLES	VARIANZA EXPLICADA (%)	F	P(<)
SALINIDAD	40.05	15.4789	0.01
TEMPERATURA	49.88	14.5809	0.01
% CARBONATOS	54.97	7.4567	0.01

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Luis A. Soto, por sus enseñanzas, apoyo y dirección en la elaboración de la presente tesis.

Al M. en C. Adolfo Gracia, por su crítica acertada e interés en las etapas del desarrollo de esta tesis.

A la Dra. Elba Escobar, por sus indicaciones, entusiasmo y ayuda en la obtención y análisis de los datos que llevaron al desarrollo de la investigación.

A la Dra. Guadalupe de la Lanza y el Dr. Jaime Curtis, integrantes del jurado, por su apoyo e interés.

A los compañeros del Laboratorio de Ecología del Bentos por su amistad, en especial a los integrantes del proyecto Alvarado, por su ayuda y entusiasmo en la obtención del material de estudio.

A Odette Ceja, por su apoyo constante y entusiasmo en el desarrollo de esta tesis.

A las autoridades del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, por las facilidades brindadas y su apoyo para la designación de la beca por parte de la DEGAPA, UNAM., que disfrute durante mis estudios de Maestría.

Al CONACYT, por su apoyo de beca durante mis estudios de Maestría. Este trabajo formó parte del proyecto "Ecología Poblacional de los Camarones Peneidos de los Principales Sistemas Lagunares del Golfo de México" financiado por el CONACYT, clave PCEBNA-021436.