

Dieta de las especies macroepibénticas recolectadas en las bocas de la Laguna de Términos y la zona infralitoral, Campeche

Claudia Reyes-Yedra* & Andrea Raz-Guzmán**

Resúmen

Dieta de las especies macroepibénticas recolectadas en las bocas de la Laguna de Términos y la zona infralitoral, Campeche.

El estudio de las dietas permite predecir la vulnerabilidad de una especie ante las alteraciones de su habitat e identificar las áreas críticas que deben ser protegidas para asegurar su sobrevivencia y la de las pesquerías. El análisis del contenido estomacal de las especies macroepibénticas de Boca del Carmen, Atasta, Isla Pájaros y la Zona Infralitoral frente a la Isla del Carmen se realizó con el fin de determinar si sus dietas se definen por la disponibilidad del alimento o por una preferencia particular de cada grupo taxonómico. Se recolectaron 641 organismos de tres phyla, 27 familias, 33 géneros y 42 especies en junio 1996 y enero 1997, principalmente de peneidos, carideos, braquiuros y peces. Los contenidos estomacales presentaron nueve categorías: Nematoda, Polychaeta, Mollusca, Copepoda, Peracarida, Decapoda, Peces, restos vegetales y restos no identificados. El análisis de la biomasa de las categorías no indicó una preferencia por un tipo de alimento en particular por parte de las especies en sus diferentes localidades, ni un tipo particular de alimento que todas las especies de una determinada localidad consumieran. Se formaron cuatro grupos de especies con: Estómagos vacíos, RNI, dieta estrecha y dieta amplia, y dos grupos de localidades: Uno con una marcada influencia marina y otro con características estuarinas.

Palabras clave: Contenido estomacal, comunidades macroepibénticas, dietas, Laguna de Términos.

Abstract

Diet of macroepibenthic species collected at the inlets of Laguna de Términos and the offshore infralitoral area, Campeche.

The study of diets makes it possible to predict the vulnerability of a species when its habitat is altered, and to identify critical areas that must be protected to ensure its survival and that of the fisheries. The analysis of the stomach content of the macroepibenthic species of Boca del Carmen, Atasta, Isla Pájaros and the Infralitoral Zone off Isla del Carmen was carried out in order to determine whether their diets are defined by the availability of food or by a preference particular to each taxonomic group. A total of 641 organisms of three phyla, 27 families, 33 genera and 42 species were collected in June 1996 and January 1997, mainly penaeids, carideans, brachyurans and fish. The stomach contents presented nine categories: Nematoda, Polychaeta, Mollusca, Copepoda, Peracarida, Decapoda, Fish, plant remains and unidentified remains. The analysis of the biomass of the categories did not indicate that the species preferred one particular type of food in their different localities, nor that one particular type of food was eaten by all the species of a locality. Four groups of species were formed with: empty stomachs, RNI, narrow diets, and wide diets, as well as two groups of localities: one with a marked marine influence and another with estuarine characteristics.

Key words: stomach contents, diets, macroepibenthic communities, Laguna de Términos.

* Laboratorio de Ecología del Bentos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria. AP 70-305, México 04510, DF, México.
Correo electrónico: creyesyedra@hotmail.com, razguzman@gmail.com

Introducción

En las lagunas costeras, el fitoplancton y la vegetación vascular (pastos marinos, macroalgas y mangles) constituyen la base de las tramas tróficas. La productividad depende en gran medida del agua dulce que ingresa y de los ciclos meteorológicos anuales. Los ceibadales de pastos marinos son ecológicamente importantes debido a su alta producción primaria y a su función como estabilizadores de sedimentos. Numerosos invertebrados y peces los utilizan como zona de crianza, forrajeo y reproducción (Kennish 1986). El detrito derivado de la fanerógama *Thalassia testudinum* Banks ex König puede sostener cadenas alimenticias *in situ* y en zonas adyacentes. Sus hojas sirven de sustrato a organismos epibiontes que son consumidos por invertebrados y peces. La estructura trófica en una pradera de *T. testudinum* generalmente está formada por herbívoros, carnívoros, detritívoros y suspensívoros o filtradores, los cuales están interconectados por patrones de flujo energético (Greenway 1995). Por su parte, los manglares constituyen un habitat imprescindible para el refugio de muchas especies, incluyendo algunas de importancia comercial. Los manglares y las lagunas están vinculados por las mareas que remueven la materia orgánica particulada (detrito) incrementando la productividad primaria (Toledo-Ocampo 2005).

Entre los consumidores de las comunidades lagunares se encuentran el zooplancton, el bentos y el necton. El zooplancton alberga copépodos, larvas de crustáceos, anfípodos y ostrácodos. El papel ecológico de la comunidad zooplancónica en las lagunas es fundamental en la transmisión trófica de energía de los niveles inferiores a los superiores. El bentos constituye uno de los eslabones más importantes en el flujo de materia y energía, ya que incorpora a las redes tróficas la materia orgánica generada por la producción primaria y el detrito proveniente de los procesos de degradación en columna de agua y sustrato. La epifauna e infauna incluyen a la microfauna (bacterias, hongos, algas y protozoarios que descomponen la materia orgánica), meiofauna (anélidos, anfípodos, copépodos harpacticoides, ostrácodos y nemátodos) y

macrofauna (moluscos, crustáceos, esponjas, equinodermos, poliquetos y briozoarios). El necton está representado principalmente por los peces. La depredación es la interacción que mayormente determina su estructura y dinámica en las comunidades estuarinas (Heck & Crowder 1991, Sánchez 1994). La determinación del papel trófico de los peces en la trama alimenticia es importante porque permite evaluar el valor relativo del habitat (Sánchez 1994). El concepto anterior de consumidores primarios (herbívoros, detritívoros y omnívoros), secundarios y terciarios ha sido sustituido por evidencia de que la mayoría de los peces estuarinos, principalmente los juveniles, son generalistas tróficos que explotan los recursos alimenticios en una gama amplia de habitats (Miller & Dunn 1980).

Las relaciones que se dan entre las epífitas, los invertebrados forrageadores y los peces son importantes en la estructuración de las comunidades (Jones *et al.* 2002). A la vez que los forrageadores se alimentan de las epífitas, las macrofitas son liberadas de la competencia por luz y nutrientes, lo cual facilita su crecimiento y sobrevivencia (Hughes *et al.* 2004, Jaschinski & Sommer 2008).

Las redes tróficas en las lagunas costeras se basan en una variedad de productores primarios (fitoplancton, pastos marinos, microalgas y mangles), presentan un número variable de consumidores y una diferente complejidad en función de las características ambientales de cada localidad (Raz-Guzmán & Sánchez 1996). Existen dos tipos de redes tróficas: Las forrageadoras donde el fitoplancton o la vegetación son consumidos por herbívoros y éstos por carnívoros, y las detritívoras en donde la vegetación produce detrito que es colonizado por microorganismos degradadores y luego es consumido por detritívoros y éstos por carnívoros (Raz-Guzmán 1995). La ubicación de una especie en una categoría trófica particular puede variar en función de sus hábitos alimenticios (que cambian con la ontogenia), la época del año, la localidad y la disponibilidad de alimento (Begon *et al.* 1987, Raz-Guzmán 1995). Los estudios de dinámica trófica proveen información que permite determinar la estructura de las comunidades

y los ecosistemas (Link *et al.* 2006) y el papel ecológico de las especies en cada sistema, así como desarrollar estrategias para cría o cultivo (Guevara *et al.* 2007).

El estudio de la estructura trófica de las comunidades estuarinas y marinas ha evolucionado con el empleo de técnicas cada vez más sofisticadas. Inicialmente se empleaba la observación directa, luego se incluyó el análisis del contenido estomacal y el trazamiento del flujo de energía y de carbono, y posteriormente el análisis de la composición isotópica de los componentes comunitarios (Raz-Guzmán 1995). El análisis taxonómico del contenido estomacal de los consumidores se efectúa mediante tres métodos: Numérico (registro de la abundancia), volumétrico (registro del volumen) y gravimétrico (registro del peso). Sus limitaciones incluyen el grado de digestión del alimento, la hora de colecta con respecto a la hora de alimentación (estómagos vacíos) y el no proporcionar información sobre las fuentes del carbono en la base de cada red trófica (Raz-Guzmán 1995). Este análisis se complementa con un análisis químico que evalúa la proporción proteína digerible:energía digerible en la dieta mediante la determinación de las características químicas de la misma y su grado de asimilación en joules o mg de proteína/g de alimento ingerido (Teal 1962). Las técnicas de isotopía estable se basan en la espectrometría de masas que determina la composición isotópica de la flora y fauna y establece un perfil químico de la estructura de una red trófica. Las proporciones isotópicas más utilizadas son las del carbono, nitrógeno y azufre: El $\delta^{13}\text{C}$ identifica las fuentes de la materia orgánica en la base de las redes tróficas, los mecanismos fotosintéticos de la vegetación y el flujo de carbono a lo largo de las redes tróficas, el $\delta^{15}\text{N}$ define la relación entre los componentes comunitarios e indica el nivel trófico de cada uno y el $\delta^{34}\text{S}$ se utiliza en estudios tróficos de ambientes con alto contenido de azufre (Fry & Sherr 1984, Raz-Guzmán & de la Lanza 1991, 1993).

Estudios efectuados anteriormente sobre contenido estomacal, dieta y estructura trófica de las comunidades de la Laguna de Términos incluyen los de Lara-Domínguez *et al.* (1981), Mallard-Colmenero *et al.* (1982), Aguirre-León

& Yáñez-Arancibia (1986), Caso-Chávez *et al.* (1986), Chavance *et al.* (1986), Raz-Guzmán & de la Lanza (1991, 1993), Sánchez (1994), Raz-Guzmán (1995), Licona & Moreno (1996), Negreiros-Fransozo *et al.* (1996), Raz-Guzmán & Sánchez (1996) y Barba *et al.* (2000). Los estudios citados no incluyen a la zona infralitoral frente a la Isla del Carmen, por lo que el presente estudio proporciona información nueva para cinco puntos de muestreo en dicha zona.

El objetivo de este estudio fue caracterizar la dieta de las especies macroepibénticas de la zona infralitoral frente a la Isla del Carmen y las zonas de Atasta-Boca del Carmen e Isla Pájaros-Boca de Puerto Real. La hipótesis estableció que la dieta de dichas especies está definida por la disponibilidad del alimento, más que por preferencias determinadas por el grupo taxonómico al que pertenece cada especie.

Material y Métodos

La Laguna de Términos es una Área de Protección Natural de Flora y Fauna Silvestres, bajo decreto del 5 de junio de 1994 (www2.ine.gob.mx/publicaciones/gacetas/272/terminos.html, www.conanp.gob.mx). Se localiza entre los $91^{\circ}15'-91^{\circ}51'$ W y los $18^{\circ}27'-18^{\circ}50'$ N, está separada del Golfo de México por la Isla del Carmen y se comunica con el mismo por la Boca de Puerto Real al noreste y la Boca del Carmen al noroeste. Los ríos que desembocan a la laguna son el Palizada, Chumpán y Candelaria. El clima de la región es Am (w), tropical húmedo (García 1964), con una época seca (feb-jun), una de lluvias (jul-sept) y una de nortes (oct-ene) (Raz-Guzmán *et al.* 1986). La circulación del agua es predominantemente E-W, con temperatura de 26 a 31°C y salinidad de 1 a 33‰. Los sedimentos limo-arcillosos predominan en la parte oeste de la laguna, los fondos de arena a lo largo del margen interno de la Isla del Carmen, los de grava en las bocas de los ríos y de la laguna, y los ricos en CaCO_3 en la facies carbonatada al este de la laguna (Raz-Guzmán & de la Lanza 1991).

Los pastos marinos *T. testudinum*, *Halodule wrightii* Aschers y *Syringodium filiforme* Kütz forman ceibadales a lo largo de los márgenes norte, este y sur de la laguna. Entre las

macroalgas predominan las rodofitas *Gracilaria* spp, *Hypnea* spp y *Acantophora* spp, las clorofitas *Caulerpa* spp y las feofitas *Dictyota* spp. Los manglares incluyen al mangle rojo *Rhizophora mangle* L., negro *Avicennia germinans* L.(L.) y blanco *Laguncularia racemosa* (L.)C.F. Gaertn.

La laguna ha sido caracterizada en función de la composición isotópica de la materia orgánica, detrito, vegetación y carcinofauna en dos grandes áreas: (1) La región N-NE con salinidad promedio de 30‰, praderas de *T. testudinum*, *H. wrightii* y *S. filiforme*, valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -12 a -19‰ y sedimentos carbonatados y (2) la región S-SW-W con salinidad promedio de 15‰, *H. wrightii*, algas rodofitas, detrito, valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -22 a -28‰ y sedimentos terrígenos (Raz-Guzmán & de la Lanza 1991, 1993). Paralelamente, la zona infralitoral frente a la Isla del Carmen comprende la facies carbonatada hacia el este con valores de $\delta^{13}\text{C}$ de 19.8‰ y la facies terrígena hacia el oeste con valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -22.8‰ (Raz-Guzmán 1995).

Las colectas de campo se efectuaron durante el día, en junio de 1996 (época seca) en las localidades de Boca del Carmen (BC), Atasta, Isla Pájaros (IP) y 1, 2, 3, 4 y 5 en la Zona Infralitoral (ZIL), y en enero de 1997 (época de nortes) en BC, Atasta e IP (Fig. 1). En cada localidad se registraron la temperatura y salinidad y se recolectaron muestras de macroepifauna con una red de barra tipo Renfro (boca 1.8 m, luz de malla 1 mm) y una red de prueba camaronesa (boca 5 m, luz de malla 1 cm). Las muestras se preservaron en formol al 10% para su transporte al laboratorio.

Las muestras se lavaron, las especies se identificaron y contaron, y el estómago de cada ejemplar fue extraído, fijado en alcohol al 70% y disectado. Se registró el porcentaje de estómagos vacíos. Se registró el peso del contenido estomacal de cada estómago en una balanza analítica modelo Pro SP202 marca OHAUS® (precisión 0.01 g). Las diferentes categorías de contenido estomacal (CCE) de cada estómago se separaron en una caja de Petri. Se registró la biomasa (mg, peso húmedo) de cada CCE después de absorber el exceso de agua con papel desechable, y se expresó como un porcentaje del peso total del

contenido estomacal (método gravimétrico; Hyslop 1980). También se registró el número de estómagos en los que se encontró cada CCE y se expresó como el porcentaje del total de estómagos llenos (método de frecuencia de ocurrencia (FO); Hyslop 1980). Los datos obtenidos para las CCE con ambos métodos (mg, FO) se registraron para los ejemplares de cada especie, localidad y época, para definir a las CCE como dominantes, constantes (FO alta, biomasa baja), ocasionales (biomasa alta, FO baja) y raras mediante la prueba no paramétrica de Olmstead-Túkey (Sokal & Rohlf 1981).

Las especies recolectadas y las CCE se identificaron con la ayuda de microscopios estereoscópico y óptico y claves taxonómicas especializadas: Para moluscos García-Cubas (1981), para estomatópodos Hendrickx & Salgado-Barragán (1991), para camarones Pérez-Farfante (1970) y Williams (1984), para carideos Chace (1972), para braquiuros Rathbun (1930, 1937) y para peces Reséndez-Medina (1981a, b) y Reséndez-Medina & Kobelkowsky (1991). El material que no fue posible identificar se denominó como restos vegetales (RV) y restos no identificados (RNI).

La dieta de cada especie recolectada en diferentes localidades ("Comparación Vertical") y la dieta de las especies recolectadas en una localidad ("Comparación Horizontal") se compararon graficando los datos de la biomasa (Log_{10} mg) de las CCE presentes en cada especie, localidad y época con el programa de Microsoft Office Excel 2007.

Las especies y las localidades se agruparon

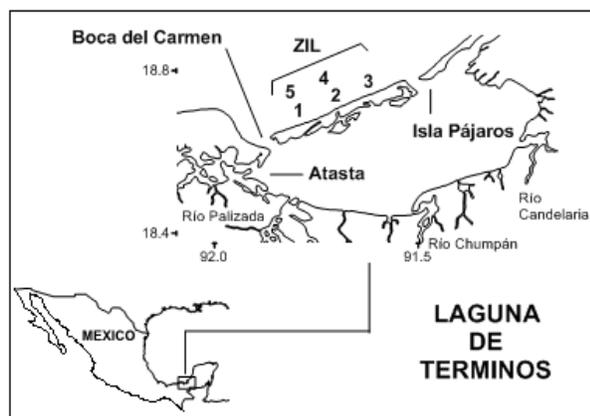


Figura 1. Localidades de muestreo en la Laguna de Términos.

con base en la presencia-ausencia de las CCE mediante un análisis de conglomerados (método de Ward o de varianza mínima) usando el paquete estadístico STATGRAPHICS CENTURION XV Versión 15.1.02.

Resultados

Para 641 organismos recolectados se identificaron tres phyla, tres clases, diez órdenes, 27 familias, 33 géneros y 42 especies. De moluscos cefalópodos solamente se obtuvieron seis individuos. Los crustáceos presentaron ocho familias de las cuales sobresalieron en abundancia la Penaeidae (26%), Portunidae (18%) e Hippolytidae (17%). Los peces presentaron 18 familias con los mayores porcentajes para la Gerreidae y Achiridae (7%), Ariidae (5%), Paralichthyidae y Sciaenidae (3%).

Phylum Mollusca

Clase Cephalopoda

Orden Teuthoidea

Familia Loliginidae

Lolliguncula brevis (Blainville, 1823)

Phylum Arthropoda

Subphylum Crustacea

Clase Malacostraca

Subclase Hoplocarida

Orden Stomatopoda

Familia Squillidae

Squilla empusa Say, 1818

Subclase Eumalacostraca

Superorden Eucarida

Orden Decapoda

Suborden Dendrobranchiata

Familia Penaeidae

Litopenaeus setiferus (Linnaeus, 1767)

Farfantepenaeus aztecus (Ives, 1891)

Farfantepenaeus duorarum (Burkenroad, 1939)

Xiphopenaeus kroyeri (Heller, 1862)

Familia Sicyoniidae

Sicyonia dorsalis Kingsley, 1878

Suborden Pleocyemata

Infraorden Caridea

Familia Hippolytidae

Exhippolysmata oplophoroides (Holthuis, 1948)

Infraorden Brachyura

Familia Calappidae

Hepatus epheliticus (Linnaeus, 1763)

Familia Portunidae

Callinectes rathbunae Contreras, 1930

Callinectes similis Williams, 1966

Callinectes sapidus Rathbun, 1896

Familia Panopeidae

Dyspanopeus texanus (Stimpson, 1859)

Familia Menippidae

Menippe mercenaria (Say, 1818)

Phylum Chordata

Superclase Osteichthyes

Clase Actinopterygii

Orden Clupeiformes

Familia Engraulidae

Cetengraulis edentulus (Cuvier, 1829)

Anchoa mitchilli (Valenciennes, 1848)

Familia Clupeidae

Harengula jaguana Poey, 1865

Orden Siluriformes

Familia Ariidae

Ariopsis felis (Linnaeus, 1766)

Orden Aulopiformes

Familia Synodontidae

Synodus foetens (Linnaeus, 1766)

Orden Scorpaeniformes

Familia Triglidae

Prionotus carolinus (Linnaeus, 1771)

Prionotus scitulus Jordan & Gilbert, 1882

Orden Perciformes

Familia Trichiuridae

Trichiurus lepturus Linnaeus, 1758

Familia Gerreidae

Diapterus rhombeus (Cuvier, 1829)

Eucinostomus gula (Quoy & Gaimard, 1824)

Eucinostomus melanopterus (Bleeker, 1863)

Eugerres plumieri (Cuvier, 1830)

Familia Polynemidae

Polydactylus octonemus (Girard, 1858)

Familia Sciaenidae

Cynoscion nothus (Holbrook, 1848)

Cynoscion nebulosus (Cuvier, 1830)

Bairdiella ronchus (Cuvier, 1830)

Familia Haemulidae

Conodon nobilis (Linnaeus, 1758)

Familia Carangidae

Chloroscombrus chrysurus (Linnaeus, 1766)

Selene setapinnis (Mitchill, 1815)

Familia Ephippidae

Chaetodipterus faber (Broussonet, 1782)

Familia Centropomidae

Centropomus undecimalis (Bloch, 1792)

- Familia Sparidae
Archosargus rhomboidalis (Linnaeus, 1758)
- Orden Pleuronectiformes
 Familia Achiridae
Achirus lineatus (Linnaeus, 1758)
Trinectes maculatus (Bloch & Schneider, 1801)
- Familia Paralichthyidae
Citharichthys spilopterus Günther, 1862
- Familia Cynoglossidae
Symphurus civitatum Ginsburg, 1951
- Orden Tetraodontiformes
 Familia Tetraodontidae
Spherooides nephelus (Goode & Bean, 1882)
Spherooides testudineus (Linnaeus, 1758)

En junio se recolectaron 417 organismos de los cuales sobresalieron en abundancia los camarones peneidos (27%), los carideos (26%) y los peces (25%), y en enero se recolectaron 224 organismos con las mayores abundancias para los peces (48.7%), los peneidos (25.9%) y los cangrejos braquiuros (23.7%). En cuanto a las localidades, las de mayor abundancia faunística fueron la BC (58%) y la ZIL (34%) en junio, y la BC (53%) y Atasta (39%) en enero.

De los 641 estómagos analizados en las dos épocas, el 17% se encontró vacío. Los porcentajes menores de estómagos vacíos se registraron para los cefalópodos (0%), los peneidos (4.5%) y los peces (6.7%) en junio, y para los estomatópodos (0%), los peneidos (0%) y los peces (4.58%) en enero, mientras que los porcentajes mayores fueron los de los carideos (jun 53%, ene 66%). En cuanto a las localidades, los porcentajes menores se registraron en IP (0%) y Atasta (4.1%) en junio, y en las tres localidades de enero con 0% (IP), 3.11% (BC) y 5.7% (Atasta). Los contenidos estomacales se dividieron en nueve CCE para los análisis estadísticos:

- Nem Nematoda
 Pol Polychaeta
 Moll Mollusca (Veneridae, Pyramidellidae, Calyptraeidae)
 Cop Copepoda (Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida)
 Per Peracarida (Isopoda, Amphipoda)
 Dec Decapoda (Penaeidae, Caridea, Brachyura)
 Pec Peces
 RV Restos vegetales
 RNI Restos no identificados

Las nueve CCE fueron pesadas y registradas por organismo, localidad y época para obtener datos de biomasa (mg). La categoría de los moluscos incluyó fragmentos, la de los crustáceos incluyó quelas, maxilípedos, exoesqueletos y fragmentos de éstos, y la de los peces incluyó escamas, vértebras y fragmentos de músculo.

Biomasa de las CCE en las localidades y épocas.- Las CCE dominantes en biomasa fueron la RNI (jun 87%, ene 86%) y la Dec (jun 10%, ene 11%). Diferencias cualitativas y cuantitativas fueron detectadas en el análisis de las biomásas de las CCE en las cuatro y tres localidades de las dos épocas (Fig. 2).

Cualitativamente, se observaron diferencias con respecto a las categorías presentes en cada localidad y época. En junio, en la BC se registraron todas las CCE, en Atasta todas excepto Pol, Per y Pec, en la ZIL todas excepto Nem y RV, y en IP faltaron las categorías Nem, Pol, Cop, Per y RV. En enero, la BC presentó todas las categorías excepto Nem y Pol, Atasta todas excepto Pol y Per, y en IP faltaron las categorías Nem, Per, Pec y RV.

Cuantitativamente, el número de categorías presentes en cada localidad varió en las dos épocas con más CCE en la BC (jun 9, ene 7), Atasta (jun 6, ene 7) y la ZIL (jun 7), y menos en IP (jun 4, ene 5). En cuanto a la cantidad de cada categoría en las localidades y épocas, la dominante fue la RNI como resultado de que en muchos casos no fue posible identificar el contenido estomacal debido al grado de digestión. Esta fue seguida por la Dec que predominó en la BC, Atasta y la ZIL en junio, y en la BC e IP en enero. La categoría Moll predominó en la BC en junio y en Atasta en enero, la Pec en la ZIL en junio y en la BC en enero, y la Pol en la ZIL en junio. Las demás categorías tuvieron un valor mínimo o estuvieron ausentes.

Dominancia de las CCE en las especies en las dos épocas.- El análisis de Olmstead-Tükey aplicado a las nueve CCE definió a la RNI como dominante (****) en todas las especies, como resultado de su alta frecuencia y biomasa, al igual que la Dec para las especies *Sicyonia dorsalis*, *Exhippolysmata oplophoroides*, *Ariopsis felis*, *Prionotus carolinus*, *Polydactylus*

octonemus, *Cynoscion nothus*, *Citharichthys spilopterus* y *Sphoeroides testudineus*, la Moll para *Diapterus rhombeus*, la Pec para *Farfantepenaeus duorarum* y la RV para *Squilla empusa* y *Chaetodipterus faber*. Las categorías constantes (***) fueron la Nem para *Achirus lineatus*, *Trinectes maculatus* y *Sphoeroides testudineus*, la Moll para *Eucinostomus gula*, *Eugerres plumieri*, *Cynoscion nebulosus*, *Conodon nobilis*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Symphurus civitatium*, *Sphoeroides nephelus* y *S. testudineus*, la Cop para *A. felis*, *Trichiurus lepturus*, *Eucinostomus gula*, *Conodon nobilis* y *Citharichthys spilopterus*, la Per para *Conodon nobilis*, la Dec para *Xiphopenaeus kroyeri*, *T. lepturus*, *E. gula*, *Citharichthys spilopterus* y *S. nephelus*, y la Pec para *Callinectes sapidus*, *A. felis*, *T. lepturus*, *E. melanopterus* y *Conodon nobilis*. Las categorías raras (*) fueron la Pol para *Litopenaeus setiferus*, *X. kroyeri*, *Exhippolysmata oplophoroides*, *A. felis*, *Eucinostomus gula* y *Achirus lineatus*, la Moll para *Squilla empusa*, *F. aztecus*, *Callinectes similis*, *Ariopsis felis*, *E. melanopterus* y *Achirus lineatus*, la Cop para

X. kroyeri, *C. similis* y *A. lineatus*, la Per para *Exhippolysmata oplophoroides*, *C. similis* y *Citharichthys spilopterus*, la Dec para *S. empusa*, *L. setiferus*, *F. aztecus* y *A. lineatus*, la Pec para *X. kroyeri*, *Callinectes similis* y *Cynoscion nothus* y la RV para *E. oplophoroides*, *Callinectes similis*, *Eucinostomus melanopterus* y *Citharichthys spilopterus*. No hubo categorías ocasionales (** biomasa alta, FO baja) (Tabla I).

Biomasa de las CCE en las especies en las dos épocas.- Con respecto a las CCE, en junio la que predominó después de la RNI fue la Dec en *X. kroyeri*, *Exhippolysmata oplophoroides*, *P. octonemus*, *Prionotus carolinus*, *C. spilopterus*, *Cynoscion nothus* y *Sphoeroides testudineus*, seguida por la Moll en *Callinectes similis* y *Eucinostomus gula*, la Pec en *Cynoscion nothus* y *Conodon nobilis* y la Pol en *E. gula* y *A. lineatus*, mientras que en enero la que predominó después de la RNI fue la Dec en *Ariopsis felis* y *P. carolinus*, seguida por la Moll en *A. felis*, la Pec en *Callinectes sapidus* y *E. melanopterus* y la RV en *Squilla empusa* (Fig. 3).

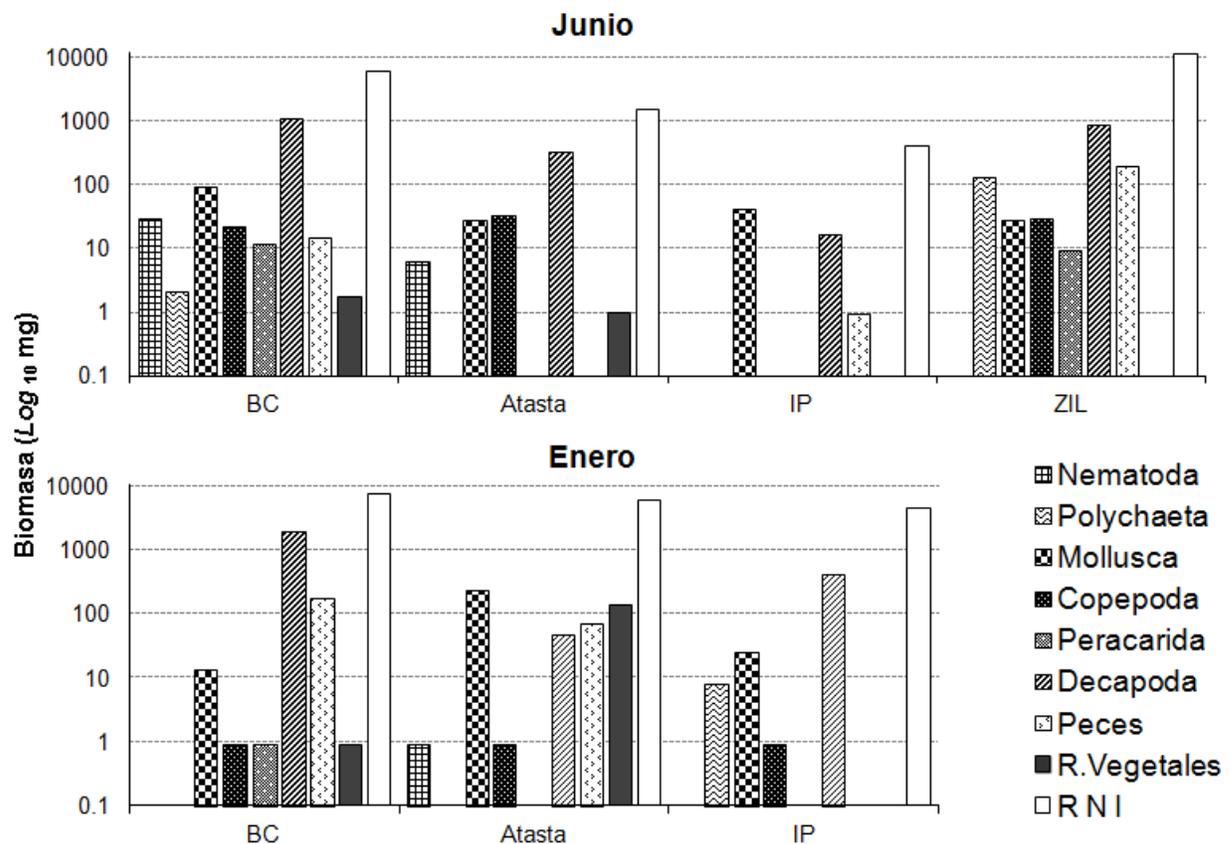


Figura 2. Biomasa de las CCE en las localidades y épocas.

Tabla I. Categorías de dominancia del análisis de Olmstead-Túkey de las CCE de las especies de las dos épocas del año (* raras, *** constantes, **** dominantes).

Especies/CCE-época	Nem		Pol		Moll		Cop		Per		Dec		Pec		RV		RNI		
	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	Jun	Ene	
<i>Lolliguncula brevis</i>																			****
<i>Squilla empusa</i>					*						*						****		****
<i>Litopenaeus setiferus</i>			*									*							****
<i>Farfantepenaeus aztecus</i>					*						*	*							****
<i>Farfantepenaeus duorarum</i>														****					****
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>			*				*				***		*						****
<i>Sicyonia dorsalis</i>												****							****
<i>Exhippolysmata oplophoroides</i>			*						*		****				*				****
<i>Callinectes rathbunae</i>																			****
<i>Callinectes similis</i>					*		*		*				*	*	*				****
<i>Callinectes sapidus</i>														***					****
<i>Dyspanopeus texanus</i>																			****
<i>Menippe mercenaria</i>																			****
<i>Cetengraulis edentulus</i>																			****
<i>Harengula jaguana</i>																			****
<i>Ariopsis felis</i>			*	*	*	*	***	*				****		***					****
<i>Synodus foetens</i>																			****
<i>Prionotus carolinus</i>											****	****							****
<i>Prionotus scitulus</i>																			****
<i>Trichiurus lepturus</i>								***				***		***					****
<i>Diapterus rhombeus</i>							****												****
<i>Eucinostomus gula</i>			*		***			***				***							****
<i>Eucinostomus melanopterus</i>							*							***		*			****
<i>Euguerres plumieri</i>							***												****
<i>Polydactylus octonemus</i>												****							****
<i>Cynoscion nothus</i>												****		*					****
<i>Cynoscion nebulosus</i>							***												****
<i>Bairdiella ronchus</i>																			****
<i>Conodon nobilis</i>					***		***		***					***					****
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>							***												****
<i>Selene setapinnis</i>																			****
<i>Chaetodipterus faber</i>																	****		****
<i>Centropomus undecimalis</i>																			****
<i>Archosargus rhomboidalis</i>																			****
<i>Achirus lineatus</i>	***		*		*		*					*							****
<i>Trinectes maculatus</i>		***																	****
<i>Citharichthys spilopterus</i>							***		*	****	***				*				****
<i>Symphurus civitatum</i>							***												****
<i>Sphoeroides nephelus</i>					***							***							****
<i>Sphoeroides testudineus</i>	***				***							****							****

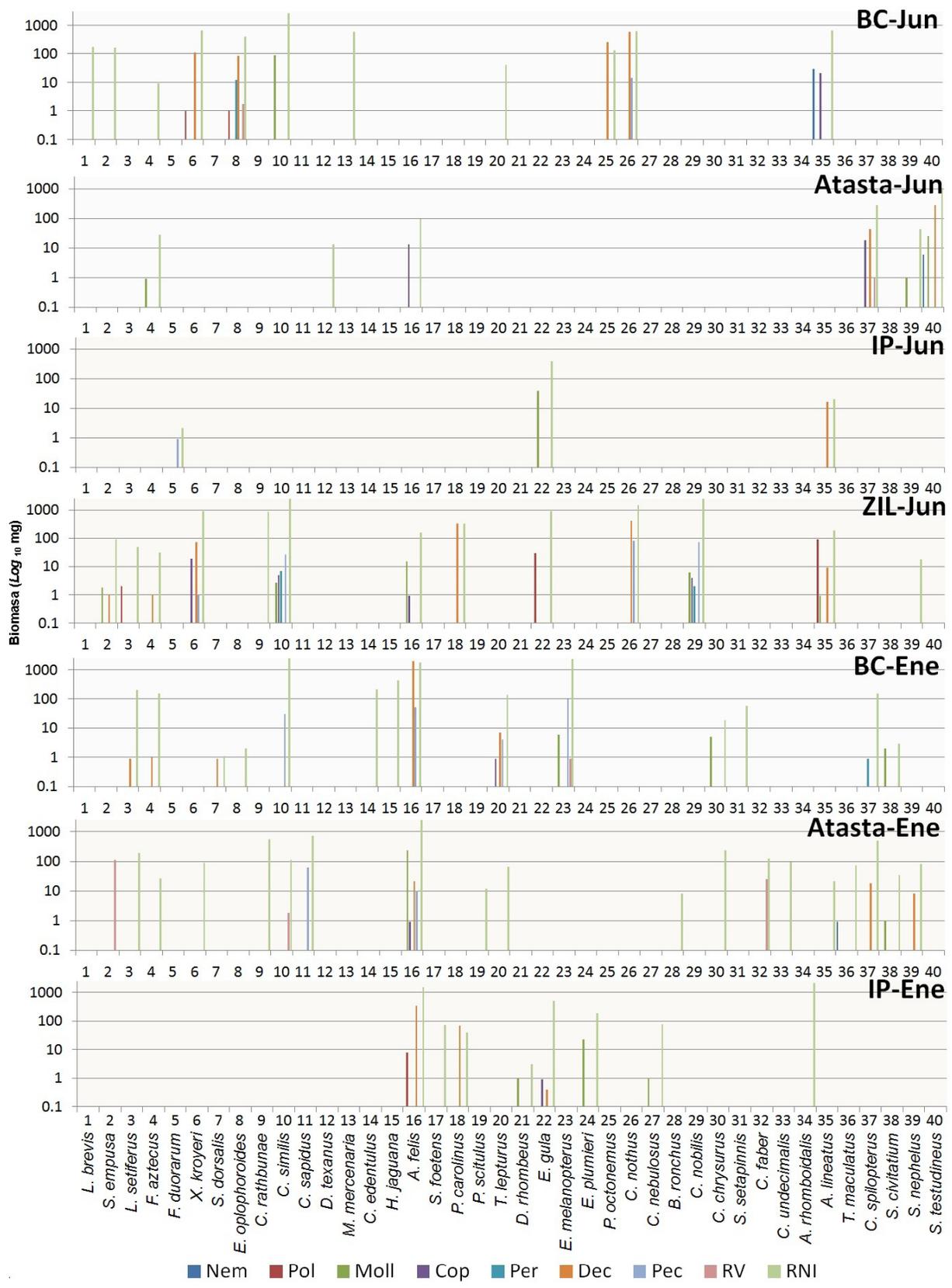


Figura 3. Biomasa de las CCE de las especies en las localidades y épocas.

Comparación Vertical (entre localidades): Con respecto a las especies y con el objeto de determinar si éstas seleccionan sus presas en las diferentes localidades que ocupan, se observó que en junio las que presentaron similitud de CCE en más de una localidad fueron *X. kroyeri* con la categoría Dec en la BC y la ZIL, *C. similis* con la Moll en la BC y la ZIL, *A. felis* con la Cop en Atasta y la ZIL, *Cynoscion nothus* con las categorías Dec y Pec en la BC y la ZIL y *Achirus lineatus* con la Dec en IP y la ZIL, mientras que en enero las especies con esta característica fueron *Ariopsis felis* con la Dec en la BC, Atasta e IP y la Pec en la BC y Atasta y *Symphurus civitatum* con la Moll en la BC y Atasta (Fig. 3).

Comparación Horizontal (entre especies): Por otro lado se analizó si las especies recolectadas en una localidad consumieron los mismos ítems alimenticios, esto es, si se presentó un control de la dieta por su disponibilidad en el habitat. No se observó una constancia de ítems en los contenidos estomacales de los consumidores en ninguna localidad, excepto por Atasta en enero en donde se observó un mayor contenido de RV en *Squilla empusa*, *Callinectes similis* y *Chaetodipterus faber* (Fig. 3).

Las especies que presentaron similitud de CCE en las dos épocas fueron el camarón café *F. aztecus* en la ZIL (jun) y la BC (ene) con la categoría Dec, la jaiba *Callinectes similis* en la ZIL (jun) y la BC (ene) con la Pec, el bagre *A.*

felis en la ZIL (jun) y Atasta (ene) con la Moll, y los peces *P. carolinus* en la ZIL (jun) y en IP (ene) con la Dec y *Citharichthys spilopterus* en Atasta en ambas épocas con la Dec (Fig. 3).

Los contenidos estomacales de los peneidos, braquiuros y peces presentaron un mayor porcentaje de las categorías Dec, Moll y Pec en las dos épocas. Los estomatópodos, aunque se recolectaron en ambas épocas, presentaron un mayor porcentaje de RV en Atasta en enero, mientras que los calamares de BC en junio presentaron solamente RNI (Fig. 3).

Agrupación de especies en función de la dieta.- El análisis de conglomerados efectuado con los datos de presencia-ausencia de las CCE proporcionó un dendrograma de agrupación de especies para cada época. Para junio se formaron cuatro grupos: (I) Con estómagos vacíos, (II) con cuatro a seis categorías o de dieta amplia, (III) con dos a cinco categorías o de dieta estrecha y (IV) con solo RNI (Fig. 4A), y para enero se formaron tres grupos: (I) con solo RNI, (II) dos grupos con dos categorías o de dieta estrecha, uno con Moll y RNI y otro con Dec y RNI y (III) con una a seis categorías o de dieta amplia (Fig. 4B).

En general se registraron más especialistas que generalistas. Los especialistas fueron, para junio, el estomatópodo *S. empusa*, los peneidos *F. duorarum*, *F. aztecus*, *L. setiferus* y *X. kroyeri* y los peces *A. felis*, *Sphoeroides nephelus*, *P. carolinus*, *Polydactylus octonemus*, *E. gula* y *Cynoscion*

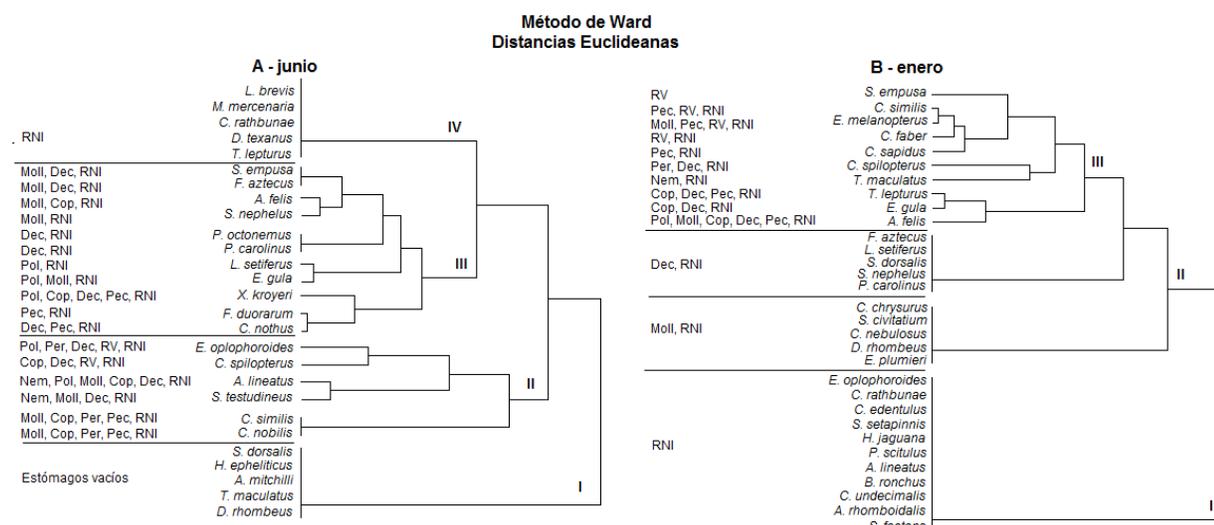


Figura 4. Dendrogramas de las especies recolectadas en las dos épocas.

nothus con Pol, Moll, Cop, Dec, Pec y RNI como categorías más frecuentes (Fig. 4A), y para enero los camarones *F. aztecus*, *L. setiferus* y *Sicyonia dorsalis* y los peces *Sphoeroides nephelus*, *Prionotus carolinus*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Symphurus civitatium*, *Cynoscion nebulosus*, *D. rhombeus* y *Eugerres plumieri* con Moll, Dec y RNI como categorías más frecuentes (Fig. 4B). Los generalistas de junio incluyeron al carideo *Exhippolysmata oplophoroides*, la jaiba *Callinectes similis* y los peces *Citharichthys spilopterus*, *Achirus lineatus*, *Sphoeroides testudineus* y *Conodon nobilis* con Nem, Pol, Cop, Per, Dec, RV y RNI como categorías más frecuentes (Fig. 4A), y los de enero fueron *Squilla empusa*, las jaibas *Callinectes similis* y *C. sapidus* y los peces *Eucinostomus melanopterus*, *Chaetodipterus faber*, *Citharichthys spilopterus*, *T. lepturus*, *Trinectes maculatus*, *E. gula* y *Ariopsis felis* con Nem, Pol, Moll, Cop, Per, Dec, RV y RNI como categorías más frecuentes (Fig. 4B).

Agrupación de localidades en función de la dieta.- El análisis de conglomerados para las localidades de las dos épocas del año formó dos grupos: (I) uno con IP y ZIL con siete categorías, excluyendo a Nem y RV y (II) otro con Atasta y BC con las nueve categorías.

Discusión

El análisis gráfico de la biomasa de las CCE mostró que éstas difieren entre especies y entre localidades, lo cual indica que las dietas no fueron específicas para cada especie ni para cada localidad y que los organismos consumen los ítems alimenticios que encuentran disponibles. El análisis de conglomerados formó cuatro grupos de especies: con estómagos vacíos, con RNI, con dieta estrecha (especialistas) y con dieta amplia (generalistas). El amplio espectro trófico se relaciona con el estado ontogénico, el tamaño de la boca, el horario de alimentación, la conducta de los consumidores, la movilidad y vulnerabilidad de las presas, la movilidad y el tamaño de los depredadores, la abundancia y disponibilidad del alimento, y los cambios de habitat. El análisis de conglomerados también formó dos grupos de localidades: uno con una marcada influencia marina (IP y ZIL) y otro con características más estuarinas (BC y Atasta) como

resultado del gradiente ambiental generado por la entrada de agua marina por la Boca de Puerto Real al noreste de la laguna y su salida por la Boca del Carmen al oeste de la laguna en donde descargan sus aguas los ríos del sistema Grijalva-Usumacinta. La información generada en este estudio permitió identificar la dieta de las especies de las comunidades macroepibénticas que habitan las áreas aledañas a las dos bocas de la Laguna de Términos y la zona infralitoral somera frente a la Isla del Carmen. El determinar los ítems alimenticios de los consumidores permite enfatizar la importancia de preservar sus habitats de manera que se garantice la sobrevivencia de las especies de importancia ecológica en las redes tróficas y de aquellas con valor comercial y, en consecuencia, de las pesquerías. Asimismo, la conservación de los habitats en esta Área de Protección de Flora y Fauna permitirá el reclutamiento continuo de especies que utilizan la laguna en alguna etapa de su ciclo de vida, junto con las especies que son residentes permanentes.

El análisis del contenido estomacal ha sido utilizado para determinar la composición de la dieta y asignar a los organismos un nivel trófico (Hyslop 1980, Cortés 1999). El análisis cuantitativo del contenido estomacal constituye un instrumento importante para comprender las interacciones depredador-presa (Dávalos & González 2003) y los cambios ontogénicos en la dieta (Armstrong *et al.* 1996). Además, el registro de la abundancia (método numérico), el volumen (método volumétrico), el peso (método gravimétrico) y la frecuencia de ocurrencia FO (método de FO) de los alimentos proporciona información ecológica importante (Joyce *et al.* 2002). El método de FO proporciona poca información con respecto a la cantidad y el volumen de cada ítem alimenticio en el contenido estomacal. El método numérico no es apropiado para presas de tamaños diferentes pues se sobreestima la importancia de los organismos pequeños y no es posible cuantificar material vegetal ni material muy digerido. El método volumétrico es impráctico cuando predominan las presas pequeñas que no desplazan el agua. El método gravimétrico determina el

peso húmedo de los ítems alimenticios, incluyendo los muy pequeños, el material vegetal y el material muy digerido. Considerando todo lo anterior, el método gravimétrico resultó ser el más apropiado para este estudio.

La riqueza de especies en la Laguna de Términos, particularmente de carideos, peneidos, braquiuros y peces, se relaciona cercanamente con la heterogeneidad y complejidad ambientales generadas por el marcado gradiente de salinidad y la vegetación acuática sumergida (Raz-Guzmán & de la Lanza 1993, Raz-Guzmán & Sánchez 1998). Dicha vegetación estabiliza el sedimento y constituye refugios contra la depredación, áreas de crianza para postlarvas y juveniles, y sitios de forrajeo para invertebrados y peces tanto residentes como visitantes (Weinstein & Heck 1979, Rooker & Dennis 1991). La variedad de habitats y una mayor cobertura y biomasa vegetal favorecen el establecimiento de comunidades faunísticas con estructuras tróficas complejas (Raz-Guzmán & de la Lanza 1993). La mayor abundancia y diversidad faunística que se registró en la BC en ambas épocas responde a la presencia de cefalópodos, estomatópodos, peneidos, carideos, braquiuros y peces. De igual forma, Álvarez-Guillén *et al.* (1985) observaron que la BC era utilizada por peces estuarino-dependientes como área de crianza y alimentación, y como zona de migración entre el mar y la laguna.

Con respecto a los contenidos estomacales, la hora de la captura influye en la presencia de estómagos vacíos, ya que es posible que al momento de la captura algunos organismos no se hayan alimentado y en otros el alimento ya haya sido digerido. No se observó una tendencia de estómagos vacíos por localidad ni por especie, excepto por *Callinectes similis* que presentó la mayor incidencia de estómagos vacíos en ambos meses. Es posible que estos organismos ya habían digerido y evacuado el alimento a la hora de la captura (muestreo diurno) puesto que se alimentan durante la tarde y noche. El amplio espectro alimenticio que se registró para las especies del área de estudio se relaciona con la variedad de habitats presentes, pues varían desde los limnéticos hasta los salobres y típicamente marinos.

Biomasa y dominancia de las CCE en las localidades y épocas.- La mayor parte de los contenidos estomacales correspondió a los RNI en ambas épocas, al tiempo que el análisis de Olmstead-Tükey los definió como categoría dominante, lo cual responde al avanzado estado de digestión en que se encontraban los alimentos. Entre los factores que intervienen en este porcentaje alto (jun 87%, ene 86%) se encuentran el hecho de que las presas suaves como nemátodos y poliquetos son digeridas rápidamente y la hora de captura, pues algunos organismos fueron capturados después de haberse alimentado y con una digestión avanzada.

Después de los RNI, la categoría que predominó en las dos épocas fue la Dec (jun 10%, ene 11%), lo que refleja la amplia distribución y disponibilidad de los decápodos en la laguna y se relaciona con la heterogeneidad ambiental ya mencionada (Raz-Guzmán & de la Lanza 1993, Raz-Guzmán & Sánchez 1998). Entre los decápodos, los carideos son numéricamente dominantes en los ceibadales de los sistemas estuarinos del suroccidente del Golfo de México y desempeñan un papel fundamental en la dieta de los peces (Barba *et al.* 2000).

Las diferencias cualitativas y cuantitativas que se registraron para las biomásas de las CCE no mostraron una tendencia específica. Sin embargo, en la BC se presentaron más categorías y en junio se presentó una mayor biomasa (Fig. 2), lo cual responde al incremento estacional de las descargas de los ríos que ocurre durante la época de lluvias, el consiguiente aumento en los aportes de nutrientes a la zona oeste de la laguna y la resultante variedad de ítems alimenticios disponibles para los consumidores, los cuales a su vez favorecen una mayor densidad de organismos que pueden aprovechar los alimentos disponibles. Barreiro-Guemes & Aguirre-León (1999) observaron lo mismo para el sistema lagunar Pom-Atasta.

Biomasa de las CCE en las especies y épocas.- Los valores de biomasa de las CCE de cada especie/localidad, junto con la clasificación de las CCE como dominantes, constantes o raras (prueba de Olmstead-Tükey) proporcionaron un esquema de los hábitos alimenticios de las especies analizadas, los cuales se

relacionan con la disponibilidad del alimento en espacio y tiempo, dependiente a su vez de la dinámica ambiental de sistema.

Comparación Vertical (entre localidades): Los contenidos estomacales de cada especie registrados en las diferentes localidades fueron comparados con el objeto de determinar si dependían de un proceso de selección por parte de las especies (control de la dieta por genética) o de la disponibilidad de los ítems alimenticios (Fig. 3).

En general, las CCE difirieron de una localidad a otra, lo que indica que las especies no consumieron un tipo de presa en particular y sí los ítems alimenticios que encontraron en cada localidad. Esto coincide con Pereira *et al.* (2004) quienes observaron que nueve especies de peces consumían los recursos disponibles. Igualmente Chao & Musick (1977) registraron variaciones geográficas en la alimentación de una especie de pez en respuesta a la disponibilidad de presas.

Sin embargo, se presentaron algunas excepciones con respecto a las categorías Dec y RNI -las de mayor frecuencia y abundancia en las localidades y épocas de muestreo. Entre las especies que presentaron similitud de CCE en más de una localidad, aparte de los RNI, el camarón siete barbas *X. kroyeri* presentó la categoría Dec en la BC y la ZIL en junio. Cortés & Criales (1990) observaron que este peneido se alimentaba de flora y fauna bentónica pequeña en función de su disponibilidad, y de detrito, aunque se ha cuestionado la importancia del detrito como nutriente dado que los camarones capturan bacterias, hongos y protozoarios que utilizan el detrito como sustrato (Stoner & Zimmerman 1988).

Cynoscion nothus presentó las categorías Dec y Pec en la BC y la ZIL en junio, lo que coincide con los registros de Raz-Guzmán (com. pers.) y Tapia-García-García *et al.* (1988) quienes clasificaron a esta especie como depredador de tercer orden que se alimenta de crustáceos y peces con una estrategia alimenticia dependiente de la talla, la disponibilidad del alimento y la época del año. *Ariopsis felis* presentó la categoría Cop en Atasta en junio y enero, y en la ZIL en junio, y las categorías Dec

y Pec en la BC y Atasta en enero. Darnell (1958) encontró que *A. felis* pasa por tres etapas alimenticias durante su vida: los ejemplares <10 mm se alimentan de copépodos y ostrácodos, luego de invertebrados bentónicos pequeños y los >200 mm de cangrejos y peces. Por esto mismo, Kobelkowsky & Castillo-Rivera (1995) lo definieron como omnívoro bentófago de crustáceos. Estos estudios enfatizan la importancia de considerar la talla del consumidor. *Symphurus civitatum* presentó la categoría Moll en la BC y Atasta en enero. Existe poca información sobre la ecología y biología de esta especie, posiblemente debido a que su talla reducida y su abundancia baja le confieren una importancia comercial reducida (Díaz de Astarloa 2002). Por último, *Citharichthys spilopterus* ha sido definido como depredador carnívoro (Raz-Guzmán com. pers., Licona & Moreno 1996, Castillo-Rivera *et al.* 2000) y *Prionotus carolinus*, al igual que otras especies de la familia Triglidae, como consumidor terciario carnívoro de decápodos, isópodos, cumáceos, anfípodos y ocasionalmente peces (Braga & Braga 1987).

Lo anterior permite aceptar la hipótesis que estableció que la dieta de las especies macroepibénticas de las comunidades establecidas en el área de estudio se define por la disponibilidad del alimento, más que por preferencias determinadas por cada especie. Esto se respalda en el hecho de que no se observó una preferencia marcada de las especies por consumir alguna categoría de alimento en particular en las diferentes localidades, y de que los contenidos estomacales estuvieron dominados por la categoría Dec que incluye organismos con una alta disponibilidad en el área de estudio (Sánchez & Raz-Guzmán 1997).

Comparación Horizontal (entre especies): Los contenidos estomacales de las especies recolectadas en cada localidad fueron comparados para ver si las especies consumieron los mismos ítems alimenticios (control de la dieta por disponibilidad) (Fig. 3). En general no se observó la presencia constante de alguna CCE en particular en todas las especies de una localidad. Sin embargo, en Atasta en enero se registraron más RV en *Squilla empusa*, *Callinectes similis* y *Chaetodipterus faber*, lo cual

puede reflejar los aportes de materia orgánica que recibe esta localidad desde el sistema fluvial Grijalva-Usumacinta. Y en la ZIL en junio se observaron más Pol en *L. setiferus*, *E. gula* y *Achirus lineatus*. Los peneidos como *L. setiferus* son depredadores de fauna epibéntica pequeña entre la que destacan los poliquetos. Asimismo, Yáñez-Arancibia (1984) registró a los poliquetos como el grupo dominante en la dieta de *E. gula*. También, la presencia de la categoría Pol en *A. lineatus* coincide con los registros de Cabral (2000) para otras especies de soleidos como *Solea vulgaris* Quensel, 1806 y *S. senegalensis* Kaup, 1858.

La flexibilidad de los hábitos alimenticios es una característica adaptativa del comportamiento animal, debido a que los ambientes naturales varían espacial y temporalmente y la fauna responde ante la baja disponibilidad de alimento alterando su comportamiento (Balassa *et al.* 2004). En este punto se puede mencionar a la omnivoría que ha sido considerada como el consumo de alimentos animales y vegetales en partes equilibradas, o la alimentación de un organismo en varios niveles tróficos (Pimm 1980).

El análisis de las CCE que se efectuó para las localidades de una especie (comparación vertical) y para las especies de una localidad (comparación horizontal) en general mostró que no existe preferencia de alimento por parte de las especies (o grupo taxonómico) ni una predominancia de algún alimento en particular en cada localidad, lo que indica que los contenidos estomacales reflejan los ítems alimenticios que se encuentran disponibles en cada sitio, como lo registraron Pereira *et al.* (2004).

Agrupación de especies en función de la dieta.- El análisis de conglomerados basado en las CCE formó cuatro grupos de especies: con estómagos vacíos, en su mayoría con RNI, con dieta estrecha y con dieta amplia (Fig. 4). La evaluación de la amplitud del espectro trófico permite determinar el nivel de especialización de las especies, dado que las especialistas presentan dieta estrecha y las generalistas presentan dieta amplia. Así, las especies presentan una variedad de estrategias de alimentación que les permiten evitar o minimizar la

competencia intra e interespecífica y favorecer la coexistencia (Pereira *et al.* 2004).

Los dendrogramas presentan grupos de especies con diferente amplitud de espectro trófico, el cual se relaciona con la disponibilidad de los ítems alimenticios y con factores bióticos como el estado ontogénico, el tamaño de la boca, la movilidad de los organismos, los ciclos circadianos y por ende los hábitos alimenticios diurnos o nocturnos. Dichos hábitos alimenticios pueden cambiar aún en una misma especie de acuerdo con la localidad, la disponibilidad del alimento, la edad y el sexo del organismo (Prejs & Colomine 1981). Al respecto, Tapia-García *et al.* (1988) registraron una diferencia de hábitos alimenticios en juveniles y adultos de *Cynoscion nothus* en función de la disponibilidad del alimento y la época del año.

La composición del espectro alimenticio registrado en las dos épocas no presentó grandes diferencias, lo cual refleja la marcada variedad de presas disponibles en los sistemas estuarinos que albergan una gran abundancia de invertebrados y peces juveniles a lo largo del año (Vargas-Maldonado *et al.* 1981, Reséndez-Medina & Kobelkowsky 1991, Sánchez & Raz-Guzmán 1997, Raz-Guzmán *et al.* 2004, Barba *et al.* 2005).

Agrupación de localidades en función de la dieta.- El análisis de conglomerados para las localidades formó dos grupos que se definen por sus características ambientales. Uno con IP y la ZIL con una marcada influencia marina y una riqueza de presas menor (Pol, Moll, Cop, Per, Dec, Pec y RNI), y otro con la BC y Atasta con características estuarinas y una riqueza de presas mayor (Nem, Pol, Moll, Cop, Per, Dec, Pec, RV y RNI). La mayor riqueza de presas observada en los estómagos de las especies del segundo grupo se relaciona con la mayor biomasa zooplanctónica y la abundancia y riqueza de macroinvertebrados bentónicos que se han registrado en esa zona, las cuales responden a las descargas fluviales que entran a la parte oeste de la laguna con cantidades elevadas de nutrientes y materia orgánica de origen terrestre (Raz-Guzmán & de la Lanza 1991). Dichos aportes favorecen un mayor número de productores primarios

en la laguna, lo cual se refleja en intervalos de valores isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$) mayores en las localidades estuarinas (de -28.8‰ para *Rhizophora mangle* a -7.9‰ para *Thalassia testudinum*) que en la zona nerítica (de -21 a -19‰ para fitoplancton) (Raz-Guzmán 1995). Asimismo, se ha determinado una relación directa entre los intervalos isotópicos y la complejidad de las redes tróficas, debido a que las localidades estuarinas tienen un número mayor de especies de productores primarios, intervalos isotópicos más amplios y comunidades más complejas y resilientes (Raz-Guzmán 1995).

La distribución de los organismos está determinada tanto por los productores primarios como por las características ambientales, en particular la temperatura y la salinidad que son los principales factores ecológicos que modifican la estructura, el funcionamiento y la distribución de las comunidades estuarinas y marinas (Raz-Guzmán 1995).

Factores biológicos que intervienen en los hábitos alimenticios.- Los factores biológicos que explican los hábitos alimenticios de las especies de las comunidades bentónicas incluyen (a) la alimentación, (b) la variedad y disponibilidad de las presas, (c) el horario de alimentación, (d) el desarrollo ontogénico, (e) el tamaño de la boca del consumidor, (f) el tamaño de los depredadores, (g) la vulnerabilidad de las presas, (h) la movilidad de las presas y de los depredadores y (i) los cambios de habitat.

- (a) La alimentación responde a un complejo sistema de adaptaciones y estructuras que facilitan la explotación de los recursos disponibles en el medio, con el objetivo de obtener el máximo de energía neta para el crecimiento y la reproducción, entre otras actividades propias de cada especie (Granado-Lorencio 2002).
- (b) La variedad y disponibilidad de las presas se relaciona con la amplitud del espectro trófico de los consumidores (Berumen *et al.* 2005) puesto que una mayor densidad y distribución de presas minimiza la competencia interespecífica por el alimento y favorece la coexistencia de las especies (Arenas-Granados & Acero 1992).

(c) El horario de alimentación puede influir en la amplitud de la dieta de los consumidores. Los braquiuros son omnívoros, detritívoros y carroñeros con una máxima actividad alimentaria al amanecer, al atardecer y durante la noche (Williams 1974, Diogo & Negreiros 2001). Éstos en su mayoría presentaron RNI (*Menippe mercenaria*, *Callinectes rathbunae* y *Dyspanopeus texanus*) o estómagos vacíos (*C. sapidus* y *Hepatus epheliticus*) como resultado de los muestreos diurnos.

(d) El desarrollo ontogénico de los organismos influye en los hábitos alimenticios (Castillo-Rivera *et al.* 2007). Los peces en particular presentan una gran plasticidad trófica y sus hábitos alimenticios difieren en relación con la disponibilidad del alimento y en respuesta a sus requerimientos fisiológicos y nutricionales durante su desarrollo (Wootton 1990, Poot-Salazar *et al.* 2005). Tapia-García *et al.* (1988) registraron diferencias en los hábitos alimenticios de juveniles y adultos de *Cynoscion nothus* en relación con la disponibilidad del alimento y la época del año. La mayoría de los peces estuarinos juveniles son omnívoros o generalistas tróficos que explotan recursos alimenticios en una amplia gama de habitats, mientras que los adultos presentan una dieta selectiva (Miller & Dunn 1980, Sánchez *et al.* 1996). Los cambios ontogénicos en la dieta permiten la repartición de los recursos con otras especies, reducen la competencia interespecífica y producen mayores tasas de crecimiento (García-Berthou & Moreno-Amich 2000, Poot-Salazar *et al.* 2005). En el caso de los camarones peneidos, las primeras etapas se alimentan de fitoplancton y zooplankton, mientras que los juveniles y adultos son carroñeros que se alimentan de restos orgánicos y de colonias de bacterias, algas filamentosas, protozoarios, nemátodos pequeños y particularmente copépodos (Dall *et al.* 1990). Livingston (1982) también registró preferencias generalistas en la alimentación de organismos en etapas tempranas (espectro alimenticio amplio) y una mayor especialización en los hábitos

alimenticios de organismos en etapas maduras (dietas más estrechas).

- (e) El tamaño de la boca del consumidor determina el tamaño de las presas que puede consumir y los habitats en donde se alimenta (Wootton 1990, Gerking 1994). Cyrus & Blaber (1982) estudiaron la osteología de los aparatos bucales de tres especies de peces del género *Gerres* en relación con sus hábitos alimenticios, y encontraron una relación directa entre la morfología de la boca y los alimentos que ingerían. Otro ejemplo lo presenta *Arothron melagris* (Lacèpede, 1798), de la familia Tetraodontidae, que utiliza sus placas dentales en forma de pico de loro para cortar coral, algas calcáreas y exoesqueletos de invertebrados (Thomson *et al.* 2000). Por su parte, los ciprínidos explotan tanto organismos bentónicos como detrito, semillas y materia vegetal gracias a que poseen diferentes estructuras y mecanismos entre los que destacan labios sensoriales, barbillones, mandíbulas protractiles y un aparato de masticación faríngeo (Granado-Lorencio & García-Novo 1986). Rooker (1995) relacionó el cambio de dieta de *Lutjanus apodus* (Walbaum, 1972), desde los juveniles que consumían crustáceos y sipuncúlidos hasta los adultos que se alimentaban de cangrejos, camarones y peces, con cambios en la morfología mandibular de los individuos. Asimismo, *Microlepidotus brevipinnis* (Steindachner, 1869), *Haemulon flaviguttatum* Gill, 1862 y *Mulloidichthys dentatus* (Gill, 1862) son peces de boca chica sin dentadura fuerte por lo que consumen organismos pequeños con exoesqueletos delgados. En contraste, *Caranx caballus* Günther, 1868, *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869) y *L. guttatus* (Steindachner, 1869) están adaptados para consumir presas duras como braquiuros, equinodermos, moluscos y peces (González-Sansón *et al.* 2009).
- (f) El tamaño de los depredadores es otro factor importante. Werner (1979) observó que existe una relación entre el tipo y cantidad de presas consumidas y la talla del depredador, lo que da como resultado

un patrón diferencial en la utilización de las presas según el tipo y tamaño de los depredadores y constituye una estrategia ecológica para la optimización en el uso de los recursos tróficos y para reducir o evitar la competencia. Al respecto, un estudio con jaibas maduras mostró una mayor habilidad de los machos para capturar peces y organismos infaunales debido a sus extremidades más largas y a su gran movilidad (Squires & Dawe 2003). Asimismo, un estudio de juveniles y adultos de *Archosargus probatocephalus* (Walbaum, 1792) mostró que los individuos pequeños consumían invertebrados pequeños, mientras que los grandes consumían una mayor cantidad de plantas. El cambio en la dieta y el consumo de material vegetal en los adultos se relacionan con un aumento en la longitud del intestino a medida que los peces crecen (Castillo-Rivera *et al.* 2007).

- (g) La vulnerabilidad de las presas también juega un papel en la composición de la dieta de los consumidores. Clements & Livingston (1984) afirmaron que la vulnerabilidad de una especie a la depredación depende de su detectabilidad y facilidad de captura, lo cual se relaciona con su morfología, comportamiento y distribución en el habitat. Asimismo, la vulnerabilidad está determinada por la visibilidad (Zaret & Kerfoot 1975), el tamaño y los movimientos de las presas.
- (h) La movilidad de las presas y de los depredadores influye en la amplitud de la dieta de los consumidores. Licona & Moreno (1996) diferenciaron grupos tróficos de peces con base en características entre las que destacaron la conducta de los organismos y la movilidad, la cual clasificó a los peces como presas de baja movilidad o evasivas. Li *et al.* (1985) observaron que las presas más lentas eran más vulnerables. Entre las especies que presentaron dieta amplia en el presente estudio se encuentran los peces de alta movilidad *Eucinostomus gula* y *Ariopsis felis*, lo cual coincide con Licona & Moreno (1996) quienes los clasificaron como generalistas

con una dieta amplia con más de 20 componentes alimenticios que incluyen a los copépodos, decápodos pequeños, poliquetos, oligoquetos, isópodos y anfípodos.

- (i) Los cambios de habitat que resultan de las migraciones entre la zona estuarina y la nerítica también se asocian a cambios en los hábitos alimenticios. Ejemplo de esto son los gerreidos *E. argenteus* Baird & Girard, 1855, *Diapterus rhombeus* y *Eugerres plumieri*, componentes cíclicos estacionales que utilizan las lagunas como área de crianza y alimentación (Aguirre-León & Yáñez-Arancibia 1986). Otros animales migratorios como los camarones utilizan los ceibadales de las lagunas costeras (Kitting *et al.* 1984, Minello & Zimmerman 1991) dado que aumentan el suplemento alimenticio, y favorecen una mayor densidad de decápodos y peces juveniles y una menor mortalidad por depredación (Heck & Crowder 1991, Rooker & Dennis 1991, Sánchez *et al.* 1996), además de que sostienen comunidades tróficas complejas (Raz-Guzmán 1995). Angel & Ojeda (2001) mencionaron que la complejidad del habitat influye en la estructura y organización trófica de las comunidades.

Algunos autores han conjuntado a varios de los factores arriba citados. Stoner & Livingston (1984) citaron que las progresiones alimenticias se asocian a cambios ontogénicos en la morfología en correlación con el movimiento, la forma del cuerpo, la dentición y el tamaño de la boca y del intestino. Por su parte, Wootton (1992) sugirió que la dieta de un animal es el resultado de su capacidad para obtener presas, la disponibilidad de las mismas en el ambiente y las necesidades energéticas del consumidor.

Implicaciones en el contexto pesquero.- El conocimiento del uso espacial y temporal del habitat permite inferir las relaciones ecológicas que se establecen entre los organismos, lo cual se refleja en la composición de sus dietas y proporciona datos importantes para la evaluación de un habitat determinado (Sánchez *et al.* 1996). Asimismo, la determinación de los hábitos alimenticios de las especies permite

entender la forma en que se desarrollan sus ciclos de vida (Wootton 1990), describir las relaciones alimenticias de las especies de una comunidad e identificar especies clave, con lo cual es posible predecir los efectos que pueda generar una perturbación dentro de un sistema (López-Ordaz *et al.* 2009), así como diseñar recomendaciones para el manejo de los recursos y el sistema en general.

Entre las especies de importancia comercial que habitan la Laguna de Términos se encuentran los camarones blanco *L. setiferus*, rosado *F. duorarum* y café *F. aztecus* que constituyen pesquerías a nivel regional, nacional y de exportación, y el camarón siete barbas *X. kroyeri* que tiene valor comercial a nivel local. Estas cuatro especies usan la laguna durante parte de su ciclo de vida, donde las postlarvas, juveniles y subadultos encuentran refugio y alimento. La jaiba *Callinectes similis* soporta la pesquería de plataforma, mientras que *C. rathbunae* y *C. sapidus* sustentan pesquerías lagunares. El cangrejo moro *Menippe mercenaria* y el cangrejo azul *Cardisoma guanhumi* Latreille, 1825 son especies de importancia comercial debido al tamaño de sus quelas que se comercializan a nivel regional y nacional (Raz-Guzmán 2010).

Los moluscos forman parte del bentos y constituyen un eslabón intermediario importante en las redes tróficas estuarinas. Su papel reside en la transferencia de energía entre los productores primarios y los consumidores terciarios y, desde el punto de vista comercial, el 9% de las especies de moluscos constituye una fuente de aprovechamiento para consumo humano directo en la región (Pech *et al.* 2010). Entre los peces de importancia económica destacan el bagre, el armado, el robalo, la sierra, la xlavita, el huachinango, el pargo, el jurel, la cojinuda, la lisa, la raya, la sierra y el peto (Ramos-Miranda *et al.* 2010), así como varios tiburones (Bonfil-Sanders 1997). No obstante que algunas especies no son de valor comercial, su papel ecológico es fundamental en la transformación y transporte de energía dentro del ecosistema, como presas (Ramos-Miranda *et al.* 2010), depredadores o recicladores de materia orgánica en las redes tróficas.

En concreto, el estudio de los hábitos alimenticios de las especies de las comunidades estuarinas proporciona información que permite identificar zonas que se deben preservar para asegurar la sobrevivencia y permanencia de las especies, ya sea porque soportan a otras especies de importancia ecológica y/o comercial, o porque constituyen la base de alguna pesquería en particular. Además, el conocimiento generado sobre las dietas de las especies estuarinas permite prevenir desequilibrios en el sistema como resultado de un manejo deficiente de los recursos pesqueros, la sobreexplotación de alguna especie, la eutroficación que pudiera resultar de desechos orgánicos, y la contaminación del agua y los sedimentos.

Agradecimientos

A Luis A. Soto González por las facilidades brindadas en el Laboratorio de Ecología del Bentos, ICMYL, UNAM para el desarrollo de este trabajo. A Leticia Huidobro Campos por la revisión de la taxonomía de los peces. Al ICMYL por el financiamiento del proyecto "Procesos de Acoplamiento entre la Laguna de Términos y la Plataforma Interna de la Sonda de Campeche" (1995-1997).

Referencias

- Aguirre-León, A. & A. Yáñez-Arancibia. 1986. Las mojaras de la Laguna de Términos: Taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica (Pisces: Gerreidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 13(1): 369-443.
- Álvarez-Guillén, H., A. Yáñez-Arancibia & A.L. Lara-Domínguez. 1985. Ecología de la boca del Carmen, Laguna de Términos. El habitat y estructura de las comunidades de peces (sur del Golfo de México). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 12(1): 107-144.
- Angel, A. & P. Ojeda. 2001. Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the northern Chilean coast: the effect of habitat complexity. *Marine Ecology Progress Series* 217: 81-91.
- Arenas-Granados, P. & A. Acero. 1992. Organización trófica de las mojaras (Pisces: Gerreidae) de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Caribe colombiano). *Revista de Biología Tropical* 40(3): 287-302.
- Armstrong, M.P., J.A. Musick & J.A. Colvocoresses. 1996. Food and ontogenetic shifts in feeding of the goose-fish *Lophius americanus*. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 18: 99-103.
- Balassa, G.C., R. Fugi, N.S. Hahn & A.B. Galina. 2004. Dieta de espécies de Anostomidae (Teleostei: Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringii-Série Zoológica* 94(1): 77-82.
- Barba, E., A. Raz-Guzmán & A.J. Sánchez. 2005. Distribution patterns of estuarine caridean shrimps in the southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana* 78(6): 709-726.
- Barba, E., A.J. Sánchez, A. Raz-Guzmán & M.E. Gallegos. 2000. Dieta natural y tasa de forrajeo del camarón carideo *Hippolyte zostericola* Smith sobre epífitas de *Thalassia testudinum* Banks et Solander ex König. *Hidrobiológica* 10(2): 139-146.
- Barreiro-Guemes, M.T. & A. Aguirre-León. 1999. Distribución espacio-temporal de la biomasa fitoplanctónica en el sistema lagunar Pom-Atasta, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical* 47: 27-35.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1987. *Ecology, individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 876 pp.
- Berumen, M.L., M.S. Pratchett & M.I. McCormick. 2005. Within-reef differences in diet and body condition of coral communities at Tiahura Reef, Moorea. *Coral Reefs* 25: 647-653.
- Bonfil-Sanders, R. 1997. Estado del conocimiento de los tiburones del Golfo de México y Caribe. Pp: 333-356 *In: Flores-Hernández, D., P. Sánchez-Gil, J.C. Seijo & F. Arreguín-Sánchez (eds.), Análisis y Diagnóstico de los Recursos Pesqueros Críticos del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche, EPOMEX, Serie Científica. 7.
- Braga, F.M.S. & M.A.A.S. Braga. 1987. Estudio do hábito alimentario de *Prionotus punctatus* (Bloch, 1797) (Teleostei, Triglidae) na região da Ilha Anchieta, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Biología* 47(1/2): 31-36.
- Cabral, H.N. 2000. Comparative feeding ecology of sympatric *Solea solea* and *S. senegalensis* within the nursesey areas of the Tagus estuary, Portugal. *Journal of Fish Biology* 57: 1550-1562.
- Caso-Chávez, M., A. Yáñez-Arancibia & A.L. Lara-Domínguez. 1986. Biología, ecología y dinámica de poblaciones de *Cichlasoma urophthalmus* (Günther) en habitats de *Thalassia testudinum* y *Rhizophora mangle* en Laguna de Términos, Campeche (Pisces: Cichlidae). *Biótica* 11: 79-111.
- Castillo-Rivera, M., A. Kobelkowsky & A.M. Chávez. 2000. Feeding biology of the flatfish *Citharichthys spilopterus* (Bothidae) in a tropical estuary of Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 16(2): 73-78.
- Castillo-Rivera, M., R. Zárate-Hernández & I.H. Salgado-Ugarte. 2007. Hábitos de alimento de juveniles y adultos de *Archosargus probatocephalus* (Teleostei: Sparidae) en un estuario tropical de Veracruz. *Hidrobiológica* 17(2): 119-126.

- Chace, F.A., Jr. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology* 98: 1-179.
- Chao, L.N. & J. Musick. 1977. Life history, feeding habitats and functional morphology of juvenile Sciaenidae fishes in the York River estuary, Virginia. *Fishery Bulletin* 75: 657-702.
- Chavance, P., A. Yáñez-Arancibia, D. Flores, A.L. Lara-Domínguez & F. Amezcua-Linares. 1986. Ecology, biology and population dynamics of *Archosargus rhomboidalis* (Pisces: Sparidae) in a tropical coastal lagoon system, southern Gulf of Mexico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 13(2): 11-30.
- Clements, H.W. & R.J. Livingston. 1984. Prey selectivity of the fringed filefish *Monacanthus ciliatus* (Pisces: Monacanthidae): role of prey accessibility. *Marine Ecology Progress Series* 16: 291-295.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science* 56: 707-717.
- Cortés, M.L. & M.M. Criales. 1990. Análisis del contenido estomacal del camarón tití *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) (Crustacea: Natantia: Penaeidae). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betin, Santa Marta, Colombia* 19-20: 23-33.
- Cyrus, D.P. & S.J.M. Blaber. 1982. Mouthpart structure and function and the feeding mechanisms of *Gerres* (Teleostei). *South Africa Journal of Zoology*. 17: 117-121.
- Dall, W., B.J. Hill, P.C. Rothlisberg & D.J. Sharples. 1990. Moulting and Growth. Pp: 213-250 *In*: Blaxter, J.M.S. & A.J. Southward (eds.), *The Biology of the Penaeidae*. *Advances in Marine Biology*. Academic Press. London.
- Darnell, R.M. 1958. Food habits of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. *Publications of the Institute of Marine Science, University of Texas* 5: 353-416.
- Dávalos, E. & E. González. 2003. Stomach content of one pelagic ray *Dasyatis violacea* (Bonaparte 1832) (Rajiformes: Dasyatidae) from the Gulf of California, Mexico. *Oceanides* 18: 43-44.
- Díaz de Astarloa, J.M. 2002. A review of the flatfish fisheries of the South Atlantic Ocean. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 37: 113-125.
- Diogo, R.A.L. & M.L. Negreiros. 2001. Feeding activity of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 and *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in Ubatuba, SP, Brazil. *Hidrobiologia* 449: 249-252.
- Fry, B. & E.B. Sherr. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions to the Marine Sciences* 27: 13-47.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). *Offset Larios, S.A. México, DF*. 187 pp.
- García-Berthou, E. & R. Moreno-Amich. 2000. Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenic diet shift and seasonal variation. *Journal of Fish Biology* 57: 29-40.
- García-Cubas, A. 1981. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 5: 1-182.
- Gerking, D.S. 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, California, USA, 416 pp.
- González-Sansón, G., C. Aguilar, I. Hernández, Y. Cabrera & A. Curry. 2009. The influence of habitat and fishing on reef fish assemblages in Cuba. *Gulf and Caribbean Research* 21: 13-21.
- Granado-Lorencio, C. 2002. *Ecología de peces*. Universidad de Sevilla, España, 324 pp.
- Granado-Lorencio, C. & F. García-Novo. 1986. Feeding habits of the fish community in a eutrophic reservoir in Spain. *Polish Journal of Ecology* 34(1): 95-110.
- Greenway, M. 1995. Trophic relationships of macrofauna within a Jamaican seagrass meadow and the role of the echinoid *Litthechinus variegatus* (Lamarck). *Bulletin of Marine Science* 56: 719-736.
- Guevara, C.E., H. Álvarez, M. Mascaró, C. Rosas & A. Sánchez. 2007. Hábitos alimenticios y ecología trófica del pez *Lutjanus griseus* (Pisces: Lutjanidae) asociado a la vegetación sumergida en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical* 55(3-4): 989-1004.
- Heck, K.L. & L.B. Crowder. 1991. Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems. Pp: 281-299 *In*: Bell, S.S., D.E. McCoy & A.R. Moshinsky (eds.), *Habitat Complexity: the physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall, London.
- Hendrickx, M.E. & J. Salgado-Barragán. 1991. Los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico mexicano. *Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Publicación Especial* 10.
- Hughes, A.R., K. Jun Bando, L.F. Rodriguez & S.L. Williams. 2004. Relative effects of grazers and nutrients on seagrasses: a meta-analysis approach. *Marine Ecology Progress Series* 282: 87-99.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis: A review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 415-429.
- Jaschinski, S. & U. Sommer. 2008. Functional diversity of mesograzers in an eelgrass-epiphyte system. *Marine Biology* 154: 475-482.

- Jones, J.L., J.O. Young, J.W. Eaton & B. Moss. 2002. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology* 90: 12-24.
- Joyce, W.N., S.E. Campana, L.J. Natanson, N.E. Kohler, H.L. Pratt & C.F. Jensen. 2002. Analysis of stomach contents of the porbeagle shark (*Lamna nasus* Bonnaterre) in the northwest Atlantic. *Journal of Marine Science* 59: 1263-1269.
- Kennish, M.J. 1986. *Ecology of Estuaries. Vol II. Biological Aspects.* CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, 380 pp.
- Kitting, C.L., B. Fry & M.D. Morgan. 1984. Detection of inconspicuous food webs in seagrass meadows. *Oecologia* 62: 329-412.
- Kobelkowsky, D.A. & M. Castillo-Rivera. 1995. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiológica* 5(1-2): 95-103.
- Lara-Domínguez, A.L., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1981. Biología y ecología del bagre *Arius melanopus* Günther en la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Ariidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 8: 267-304.
- Li, K.T., J.K. Wetterer & N.G. Hairston. 1985. Fish size, visual resolution and prey selectivity. *Journal of Ecology* 66: 1729-1735.
- Licona, G. & C. Moreno. 1996. Hábitos alimenticios de peces asociados a fanerógamas acuáticas, Laguna de Términos, Campeche. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Link, J.S., W.T. Stockhausen & E.T. Methratta. 2006. Food-web theory in marine ecosystems. Pp: 98-113 *In:* Belgrano, A., U.M. Scharler, J. Dunne & R.E. Ulanowicz (eds.), *Aquatic Food Webs. An Ecosystem Approach.* Oxford University, Oxford, UK.
- Livingston, R.J. 1982. Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Marine Ecology Progress Series* 7: 1-12.
- López-Ordaz, A., M. Ortaz & J.G. Rodríguez-Quintanal. 2009. Trama trófica de una comunidad de peces en una pradera marina en el Caribe Venezolano. *Revista de Biología Tropical* 57(4): 963-975.
- Mallard-Colmenero, L., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1982. Taxonomía, diversidad, distribución y abundancia de los tetraodontidos de la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Tetraodontidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 9(1): 161-212.
- Miller, J.M. & M.L. Dunn. 1980. Feeding strategies and patterns of movement in juvenile estuarine fishes. Pp: 437-448 *In:* Kennedy, V.S. (ed.), *Estuarine Perspectives.* Academic Press Inc., New York.
- Minello, T.J. & R.J. Zimmerman. 1991. The role of estuarine habitats in regulating growth and survival of juvenile penaeid shrimp. Pp: 1-16 *In:* Deloach, P.F., W.J. Dougherty & M.A. Davidson (eds.), *Frontiers of Shrimp Research. Developments in Aquaculture and Fisheries Science, 22.* Elsevier. Amsterdam.
- Negreiros-Fransozo, M.L., E. Barba, A.J. Sánchez, A. Fransozo & A. Raz-Guzmán. 1996. The species of *Hippolyte* Leach (Crustacea, Caridea, Hippolytidae) from Terminos Lagoon, southwestern Gulf of Mexico. *Revista Brasileira de Zoologia* 13(3): 539-551.
- Pech, D., P.L. Ardisson & M. Reguero. 2010. Moluscos marino-costeros. Pp: 280-285 *In:* Villalobos Zapata, G.J. & J. Mendoza Vega (eds.), *La Biodiversidad en Campeche: Estudio de estado.* CONABIO, Gob. Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur, México, 730 pp.
- Pereira, C.C.G.F., W.S. Smith & E.L.G. Espíndola. 2004. Hábitos alimenticios de nueve especies de peces del embalse de Três Irmãos, São Paulo, Brasil. *Universidade y Ciencia. Número Especial I:* 33-38.
- Pérez-Farfante, I. 1970. Diagnostic characters of juveniles of the shrimps *Penaeus aztecus*, *P. duorarum duorarum* and *P. brasiliensis* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). US Fish & Wildlife Service. Special Scientific Report: Fisheries. No. 599. Washington, 26 pp.
- Pimm, S.L. 1980. Species deletion and the design of food webs. *Oikos* 35: 139-149.
- Poot-Salazar, A.V., W.G. Canto & M.E. Vega. 2005. Hábitos alimenticios de *Floridichthys polyommus* Hubbs, 1936 (Pisces: Cyprinodontidae) en dos sistemas lagunares costeros. *Hidrobiológica* 15(2): 183-194.
- Prejs, A. & G. Colomine. 1981. Métodos para el estudio de los alimentos y las relaciones tróficas de los peces. Universidad Central de Venezuela, Caracas, 127 pp.
- Ramos-Miranda, J., D. Flores-Hernández, L.A. Ayala Pérez & H. Álvarez-Guillén. 2010. Peces Marinos. Pp: 308-315 *In:* Villalobos Zapata, G.J. & J. Mendoza Vega (eds.), *La Biodiversidad en Campeche: Estudio de estado.* CONABIO, Gob. Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. 730 pp.
- Rathbun, M.J. 1930. The cancrioid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. *US National Museum Bulletin* 152: 1-609.
- Rathbun, M.J. 1937. The oxystomatous and allied crabs of America. *US National Museum Bulletin* 166: 1-278.
- Raz-Guzmán, A. 1995. Caracterización trófica de los componentes dominantes de las comunidades bentónicas en la Laguna de Términos, Campeche y en la plataforma continental adyacente. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, DF, México. 85 pp.

- Raz-Guzmán, A. 2010. Estudio de caso: Crustáceos de la Laguna de Términos. Pp: 275-279 *In*: Villalobos Zapata, G.J. & J. Mendoza Vega (eds.), La Biodiversidad en Campeche: Estudio de estado. CONABIO, Gob. Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. 730 pp.
- Raz-Guzmán, A. & G. de la Lanza. 1991. Evaluation of photosynthetic pathways of vegetation and of sources of sedimentary organic matter through $\delta^{13}\text{C}$ in Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botanica* 62 (1): 39-63.
- Raz-Guzmán, A. & G. de la Lanza. 1993. $\delta^{13}\text{C}$ of zooplankton, decapod crustaceans and amphipods from Terminos Lagoon, Campeche, Mexico, with reference to food sources and trophic position. *Ciencias Marinas* 19(2): 245-264.
- Raz-Guzmán, A. & A.J. Sánchez. 1996. Trophic structure related to seagrass habitat complexity. Pp: 241-248 *In*: Kuo, J., R.C. Phillips, D.I. Walker & H. Kirkman (eds.), Seagrass Biology. Proceedings of an International Workshop. Rottneest Island, Western Australia. The University of Western Australia. 385 pp.
- Raz-Guzmán, A. & A.J. Sánchez. 1998. Catálogo con sinonimias y notas sobre el hábitat de los cangrejos ermitaños estuarinos del suroeste del Golfo de México. *Universidad y Ciencia* 14(26): 17-31.
- Raz-Guzmán, A., A.J. Sánchez, P. Peralta & R. Florido. 2004. Zoogeography of hermit crabs (Decapoda: Diogenidae, Paguridae) from four coastal lagoons in the Gulf of Mexico. *Journal of Crustacean Biology* 24: 625-636.
- Raz-Guzmán, A., A.J. Sánchez, L.A. Soto & F. Álvarez. 1986. Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros de la Laguna de Términos, Campeche (Crustacea: Brachyura, Anomura). *Anales del Instituto de Biología, Series Zoología* 57(2): 343-383.
- Reséndez-Medina, A. 1981a. Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. I. *Biótica* 6(3): 239-291.
- Reséndez-Medina, A. 1981b. Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. II. *Biótica* 6(4): 345-430.
- Reséndez-Medina, A. & A. Kobelkowsky. 1991. Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del Golfo de México, México. *Universidad y Ciencia* 8(15): 91-110.
- Rooker, J.R. 1995. Feeding ecology of the schoolmaster snapper *Lutjanus apodus* (Walbaum) from southwestern Puerto Rico. *Bulletin Marine Science* 56(3): 881-894.
- Rooker, J.R. & G.D. Dennis. 1991. Diet and seasonal changes in a mangrove fish assemblage off southwestern Puerto Rico. *Bulletin Marine Science* 49: 648-698.
- Sánchez, A.J. 1994. Feeding habits of *Lutjanus apodus* (Osteichthyes: Lutjanidae) in Laguna de Terminos, southwest Gulf of Mexico. *Revista de Investigaciones Marinas* 15: 125-134.
- Sánchez, A.J. & A. Raz-Guzmán. 1997. Distribution patterns of tropical estuarine brachyuran crabs in the Gulf of Mexico. *Journal of Crustacean Biology* 17(4): 609-620.
- Sánchez, A.J., A. Raz-Guzmán & E. Barba. 1996. Habitat value of seagrasses for decapods in tropical coastal lagoons of the southwestern Gulf of Mexico: An overview. Pp: 233-240 *In*: Kuo, J., R.C. Phillips, D.I. Walker & H. Kirkman (eds.), Seagrass Biology. Proceedings of an International Workshop. Rottneest Island, Western Australia. The University of Western Australia. 385 pp.
- Sokal, R. & J. Rohlf. 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman and Co., New York. 859 pp.
- Squires, H.J. & E.G. Dawe. 2003. Stomach contents of snow crabs (*Chionoecetes opilio*, Decapoda, Brachyura) from the northeastern Newfoundland Shelf. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 32: 27-38.
- Stoner, W.A. & R.J. Livingston. 1984. Ontogenic patterns in diet and feeding morphology in sympatric sparid fishes from seagrass meadows. *Copeia* 1984: 174-187.
- Stoner, W.A. & R.J. Zimmerman. 1988. Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove-fringed estuary. *Fishery Bulletin* 86(3): 543-551.
- Tapia-García-García, M., A. Yáñez-Arancibia, P. Sánchez-Gil & M.C. García-Abad. 1988. Biología y ecología de *Cynoscion nothus* (Holbrook) en las comunidades demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México (Pisces: Sciaenidae). *Revista de Biología Tropical* 36(1): 29-54.
- Teal, J.M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43(4): 614-624.
- Thomson, D.A., L.T. Findley & A.N. Kerstitch. 2000. Reef fishes of the Sea of Cortez. The rocky-shore fishes of the Gulf of California. University of Texas Press, 353 pp.
- Toledo-Ocampo, A. 2005. Marco conceptual: Caracterización ambiental del Golfo de México. Pp: 25-52 *In*: Botello, A., J. Rendón-von Osten, G. Gold-Bouchot & C. Agraz-Hernández (eds.), Golfo de México, contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias, 2a edición. Universidad Autónoma de Campeche, UNAM, Instituto Nacional de Ecología. 696 pp.
- Vargas-Maldonado, I., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1981. Ecología y estructura de las comunidades de peces en áreas de *Rhizophora mangle* y *Thalassia testudinum* de la Isla del Carmen, Laguna de Términos, sur del Golfo de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. 8: 241-266.

- Weinstein, M.P. & K.L. Heck. 1979. Ichthyofauna of seagrass meadows along the Caribbean of Panama and in the Gulf of Mexico: composition, structure and community ecology. *Marine Biology* 50: 97-107.
- Werner, E.E. 1979. Niche partitioning by food size in fish communities. Pp: 311-311 *In*: Stroud, R.H. & H. Clepper (eds.), *Predator-prey systems in fisheries management*. Sport Fishing Institute, Washington.
- Williams, A.B. 1974. The swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda: Portunidae). *Fishery Bulletin* 72(3): 685-798.
- Williams, A.B. 1984. *Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institution Press, Washington. 550 pp.
- Wootton, R.J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, New York, 404 pp.
- Wootton, R.J. 1992. *Fish Ecology*. Blackie & Son Ltd. Glasgow. 212 pp.
- Yáñez-Arancibia, A. 1984. Evaluación de la pesca demersal costera. *Ciencia y Desarrollo CONACyT* 58(10): 61-71.
- Zaret, T.M. & W.C. Kerfoot. 1975. Fish predation on *Bosmina longirostris*: body-size selection versus visibility selection. *Ecology* 56: 232-237.

Recibido: 30 de octubre de 2012

Aceptado: 17 de abril de 2013