

Patrones de la diversidad de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México

Fish diversity patterns in Pueblo Viejo lagoon, Veracruz, México

Manuel Castillo-Rivera¹,
Rocío Zárate¹
y Laura Sanvicente-Añorve²

¹Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Avenida Michoacán y Calzada de la Purísima, Col. Vicentina. 09340 México, D. F. E-mail: crma@xanum.uam.mx

²Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Laboratorio de Zooplancton. Apdo. Postal 70-305, México, D. F., C. P. 04510.

Castillo-Rivera, M., R. Zárate y L. Sanvicente-Añorve. 2003. Patrones de la diversidad de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Hidrobiológica* 13(4): 289-298.

RESUMEN

Se estudiaron los patrones espacio temporales de la riqueza, diversidad, equidad y dominancia de la comunidad de peces de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. El comportamiento ambiental del sistema estuvo definido por dos épocas climáticas: lluvias y secas. Se observó que la diversidad, equidad y dominancia de especies se correlacionaron significativamente ($P_s < 0.05$) con la temperatura. De las 66 especies colectadas, las que dominaron todo el año y en todas las localidades fueron *Anchoa mitchilli*, *Bairdiella chrysoura* y *Membras martinica*. Espacialmente, la riqueza y diversidad fueron significativamente ($P_s < 0.01$) mayores en las localidades con vegetación sumergida y en las localidades cercanas a la boca del sistema. En localidades con vegetación dominaron las especies *Diapterus auratus* y *Lagodon rhomboides*, mientras que en las localidades sin vegetación, dominaron *Cathorops melanopus* y *Brevoortia gunteri*. Estacionalmente, los pulsos de la riqueza y diversidad coincidieron con los máximos de la temperatura y la producción primaria del sistema. Además, las lluvias ejercieron un efecto significativo ($P < 0.01$) sobre la riqueza de especies, con un mes de desfase. La dominancia de *D. auratus* y *C. melanopus* durante la época de lluvias, se relaciona con la disponibilidad de sus preferencias tróficas; mientras que la dominancia de *L. rhomboides* y *B. gunteri* durante la época de secas, se relaciona con sus patrones de reclutamiento de organismos juveniles a la población adulta dentro del sistema. En general, los parámetros de diversidad de la comunidad de peces tendieron a ser estables temporalmente y a variar espacialmente, lo que sugiere que la vegetación sumergida, puede ser más importante en la diversidad de la comunidad, que factores con influencia temporal, como la temperatura, precipitación y procesos de producción.

Palabras clave: Diversidad, riqueza, equidad, dominancia, Golfo de México.

ABSTRACT

The spatial and seasonal patterns of fish species richness, diversity, evenness and dominance of the fish community were studied at Pueblo Viejo lagoon, Veracruz, Mexico. A Principal Component Analysis, using five abiotic factors, showed an environmental pattern defined by two climatic periods, rainy and dry seasons. Species diversity, evenness and dominance were correlated significantly ($P_s < 0.05$) with temperature. Sixty-six species were collected and overall fish abundance was dominated by *Anchoa mitchilli*, *Bairdiella chrysoura* and *Membras martinica*. Spatially, the richness and diversity were significantly ($P_s < 0.01$) higher on sites with

submerged vegetation and in those near to the lagoon's inlet. On sites with submerged vegetation the dominating species were *Diapterus auratus* and *Lagodon rhomboides*, whereas the sites with no vegetation, were dominated by *Cathorops melanopus* and *Brevoortia gunteri*. Seasonally, richness and diversity peaks coincided with pulses of temperature and primary production of the system. Moreover, the rains exerted a significant ($P < 0.01$) effect on species richness, with a one-month delayed effect. The dominance of *D. auratus* and *C. melanopus* during rainy season, seems to be related with their trophic activity; whereas the dominance of *L. rhomboides* and *B. gunteri* during the dry season, is related with their recruitment patterns. In general, it could be considered that fish community parameters tend to be stable temporally and vary in space, which suggests that the submerged vegetation could play a more important role in the fish community diversity, than those factors with major temporal influence, such as temperature, precipitation and production processes.

Key Words: Diversity, species richness, evenness, dominance, Gulf of Mexico.

INTRODUCCIÓN

A pesar de que existe una extensa bibliografía sobre el análisis de comunidades de peces en estuarios templados, este tipo de estudios son escasos en ambientes tropicales (Castillo-Rivera et al., 2002). Si bien, se tiene información sobre comunidades de peces en estuarios tropicales de África y Australia, el comportamiento de estas comunidades difiere en varios aspectos, de aquellas de la Región Tropical del Atlántico Occidental (Moyle & Cech, 2000).

En la parte norte del Golfo de México, los parámetros de composición de especies (índices de diversidad) de las comunidades de peces han sido estudiados intensamente durante los últimos 60 años (Hook, 1991). Sin embargo, existen pocos estudios de este tipo para la parte sur (Yáñez-Arancibia et al., 1985), mientras que para la parte occidental prácticamente no existe información al respecto, limitándose la mayoría de trabajos a incluir sólo listados de especies de peces con alguna información zoogeográfica (Darnell, 1962; Reséndez-Medina, 1979; 1983; Salvadores-Baledón & Reséndez-Medina, 1990).

La laguna de Pueblo Viejo, se ubica en el estado de Veracruz, entre dos grandes regiones zoogeográficas, la Región Cálido Templado (Provincia Carolina en su porción más meridional) y la Región Tropical (Provincia Caribeña) del Atlántico Occidental (Briggs, 1974; Moyle & Cech, 2000), lo que la define como un área importante en términos de variabilidad biogeográfica regional y diversidad de especies. Así, el presente trabajo pretende contribuir al conocimiento sobre las comunidades de peces en sistemas estuarinos tropicales del Golfo de México, y en particular en la laguna de Pueblo Viejo, identificando y explicando los principales patrones de variación espacio-temporal de los parámetros de la composición de especies en términos de la influencia que sobre estos patrones pueden ejercer las condiciones ambientales más importantes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La laguna de Pueblo Viejo se encuentra en la parte norte del estado de Veracruz, entre los 22° 05' y 22° 13' N y los 97° 50' y 97° 57' W, cerca del límite propuesto (Cabo Rojo, Veracruz) entre las provincias zoogeográficas Carolina y Caribeña (Figura 1). La laguna presenta en su porción noreste, un canal que la comunica con el río Pánuco, aproximadamente a 10 km de su desembocadura en el Golfo de México y en su porción sur recibe al río Tamacuil. Esto genera una condición mesohalina en el sistema, con una salinidad promedio de 13 ups. La temperatura promedio del agua es de 26.55 °C y el oxígeno disuelto presenta un promedio de 5.22 mg/L (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 1993).

El sistema es pequeño, con una superficie aproximada de 88.7 km², y presenta dos épocas climáticas, la de lluvias, de junio a octubre (con precipitaciones mayores a los 120 mm) y la de secas, de noviembre a mayo (con precipitaciones menores a los 50 mm) (García, 1988).

El fitoplancton, las clorofilas y la producción primaria presentan dos pulsos a lo largo del año, uno de marzo a mayo y otro de julio a octubre (Contreras, 1995). En la parte sur, la laguna presenta densos lechos de *Ruppia maritima* L., y todo el sistema se encuentra bordeado por un manglar, constituido por las especies *Avicennia germinans* (L.) L., *Laguncularia racemosa* Gaertn. y *Rhizophora mangle* L. (Castillo-Rivera & Zárate, 2001).

Trabajo de campo y laboratorio. Se realizaron recolectas mensuales de peces a partir de mayo 1989 hasta abril de 1990, en seis localidades (Figura 1), las cuales fueron escogidas para evaluar los diferentes tipos de hábitat de la laguna, como zonas con o sin vegetación sumergida, y áreas de influencia marina o dulceacuícola. En cada estación de muestreo se midió la temperatura (°C, termómetro de cubeta), la salinidad (ups, refractómetro de campo AO-10419), el oxígeno disuelto (mg/L, método Winkler), la turbidez (cm, disco de Secchi) y la

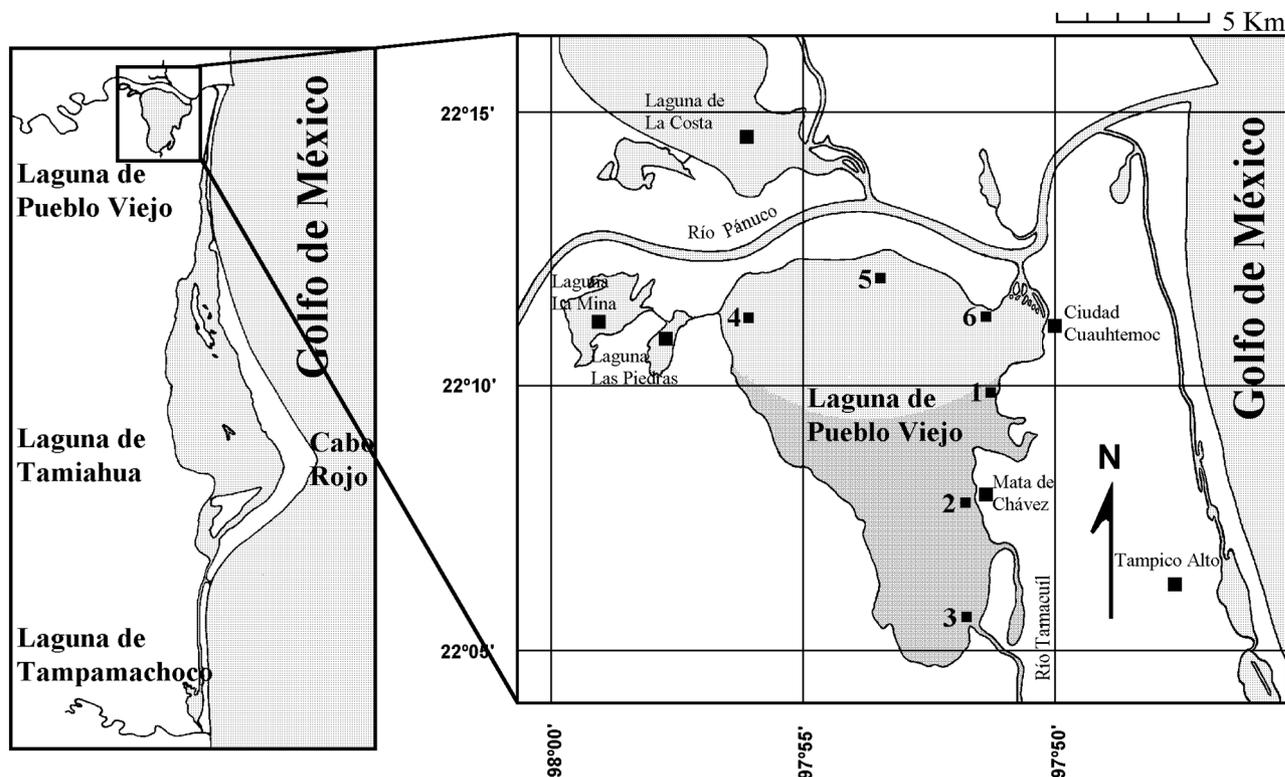


Figura 1. Toponimia del área de estudio y localidades de recolecta en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. Se señala el hábitat de influencia dulceacuícola con presencia de vegetación sumergida (sombreado oscuro) y hábitat de influencia marina sin vegetación (sombreado claro).

profundidad (cm, profundímetro convencional). Adicionalmente, se consideraron los promedios mensuales de 38 años de la precipitación pluvial (García, 1988).

Las recolectas de peces se realizaron con un chinchorro playero de 30 m de longitud por 1 m de profundidad, con una luz de malla de 1 cm. Los organismos se fijaron en formaldehído al 10%, y posteriormente conservados en alcohol etílico al 70%. Se capturaron 9,108 peces, correspondientes a 66 especies y 30 familias (Castillo-Rivera & Zárate, 2001). Todos los peces colectados se encuentran depositados en la Colección del Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, DCBS, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

Parámetros de la composición de especies. Los parámetros considerados fueron la riqueza (S) y diversidad (H') de especies, así como la equidad (J), la dominancia (λ) y el número de especies dominantes (N₁). La diversidad de especies en cada muestra se estimó por medio del índice de Shannon-Wiener:

$$H' = - \sum_{i=1}^S \frac{N_i}{N} \log \frac{N_i}{N}$$

donde,

S = número total de especies en cada muestra; N_i = número de individuos de la especie i; N = número total de individuos.

Considerando que además de la riqueza y diversidad, también es importante evaluar la equidad de especies (J), ésta fue calculada de acuerdo con la ecuación:

$$J = \frac{H'}{H_{\max}}$$

donde, H_{max} = log S

La dominancia (λ) de especies se estimó según el índice no sesgado de Simpson:

$$\lambda = \frac{\sum_{i=1}^S N_i(N_i - 1)}{N(N - 1)}$$

Finalmente, para evaluar el número de especies dominantes en cada colecta, se utilizó el índice de Hill (N₁) (Ludwig y Reynolds, 1988; Krebs, 1999):

$$N_1 = e^{H'}$$

Análisis estadístico. En la evaluación del grado de significación de las diferentes pruebas de hipótesis, se emplearon técnicas de inferencia estadística. En la comparación de promedios entre muestras, inicialmente se aplicó una prueba de Levene (95%), para comprobar si cumplía con el supuesto de igualdad de varianzas. Cuando se cumplió con este supuesto se aplicó un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía (F). En

los casos que los datos fueron heteroscedásticos, se les aplicó una transformación logarítmica y si aún así no se cumplió con la homoscedasticidad, se optó por utilizar el análisis equivalente no-paramétrico de Kruskal-Wallis (H) (Zar, 1999).

El grado de asociación entre los cuatro índices de diversidad y las seis variables ambientales, fue estimado por medio de correlaciones simples, evaluándose previamente los supuestos paramétricos por medio de análisis de residuos y de otras pruebas particulares para cada supuesto (Neter *et al.*, 1996; Chatterjee *et al.*, 2000). Si los datos cumplían con los supuestos, fue utilizada la correlación de Pearson (r), pero cuando se detectó una severa violación a uno de los supuestos (aún después de transformaciones logarítmicas), se empleó la correlación de Spearman (r_s). También se aplicaron correlaciones cruzadas (r_c) entre dos variables de series de tiempo, para determinar si una presentaba una influencia con cierto retraso sobre la otra.

Por último, para detectar si el conjunto de las cinco variables ambientales evaluadas, muestra un patrón multivariado claro, el cual pueda corresponder con un comportamiento ecológico-ambiental importante, se aplicó al grupo de estas variables la técnica multivariada de ordenación de Análisis de Componentes Principales -ACP- (centrado y estandarizado). Este análisis permite simplificar y condensar todos los datos ambientales que se obtuvieron durante los muestreos, posibilitando una proyección visible de una nube de puntos multidimensionales.

RESULTADOS

Ambiente físico. La ordenación de las 72 muestras multivariadas (datos de las cinco variables ambientales) a través de un Análisis de Componentes Principales (Figura 2), mostró una clara separación entre las observaciones correspondientes a las épocas de lluvias (junio a octubre) y secas (noviembre a mayo). La primera componente explicó el 40% de la variabilidad y las variables ambientales que presentaron mayor peso sobre ésta fueron la precipitación (0.591) y la salinidad (-0.481). La segunda componente explicó el 31% de la variabilidad, siendo la turbidez (0.701) la variable que mayor peso tuvo sobre ésta.

Diversidad íctica. Un análisis entre los parámetros de la composición de especies y las variables ambientales mostró que la temperatura se correlacionó significativamente con la diversidad ($r = 0.245$, $P = 0.041$), la equidad ($r = 0.318$, $P = 0.007$) y la dominancia ($r_s = -0.348$, $P = 0.003$, Figura 3), mientras que la profundidad se correlacionó sólo con la riqueza ($r = 0.287$, $P = 0.015$).

Especialmente, la riqueza, la diversidad y la equidad tendieron a presentar valores altos en las localidades con vegeta-

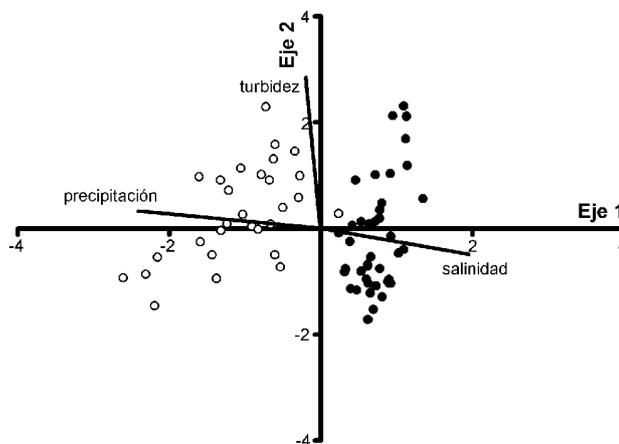


Figura 2. Ordenación de las 72 muestras multivariadas, sobre los dos primeros ejes factoriales de un Análisis de Componentes Principales aplicado a las cinco variables ambientales. Se señalan las observaciones correspondientes a las épocas de lluvias (o) y secas (•), y las variables ambientales con mayor peso en la separación.

ción sumergida (de la uno a la tres, Figura 1), mientras que la dominancia presentó el patrón inverso (Tabla 1). Además, la riqueza y la diversidad tendieron a disminuir inversamente con la distancia a la boca (Figura 1, Tabla 1). Los promedios de riqueza y diversidad mostraron diferencias significativas entre localidades, no así la equidad y la dominancia (Tabla 1). Considerando lo anterior, el promedio de la riqueza en las localidades con vegetación sumergida ($\bar{x}_c = 10.97$) fue significativamente mayor ($F = 14.67$, g.l. = 1/70, $P < 0.001$) al promedio que se presentó en las localidades sin vegetación ($\bar{x}_s = 6.49$). Similarmente, la diversidad en las zonas con vegetación ($\bar{x}_c = 1.43$), fue mayor ($F = 16.31$, g.l. = 1/70, $P < 0.001$) que en el hábitat sin vegetación ($\bar{x}_s = 1.00$). Por el contrario, la dominancia fue significativamente mayor en las zonas sin vegetación sumergida ($\bar{x}_s = 0.48$; $F = 6.297$, g.l. = 1/70, $P = 0.014$), que en las zonas donde existe vegetación ($\bar{x}_c = 0.36$).

El número de especies dominantes por localidad varió de tres a cinco (Tabla 1), siendo *Anchoa mitchilli* (Valenciennes, 1848) la especie numéricamente más importante en todas las localidades. Otras especies que dominaron en varias localidades fueron *Membras martinica* (Valenciennes, 1835) (excepto en la seis) y *Bairdiella chrysoura* (Lacépède, 1802) (excepto en la tres y seis). Además, en las localidades con vegetación sumergida, fueron especies dominantes *Dipterus auratus Ranzani*, 1840 y *Lagodon rhomboides* (Linnaeus, 1766); mientras que en las localidades sin vegetación sumergida, dominaron en número *Cathorops melanopus* (Günther, 1864) y *Brevoortia gunteri* Hildebrand, 1948.

Temporalmente, los promedios mensuales de la riqueza fueron más altos (en orden de magnitud) durante octubre, julio y abril-mayo, y bajos de diciembre a febrero (Figura 3). Los

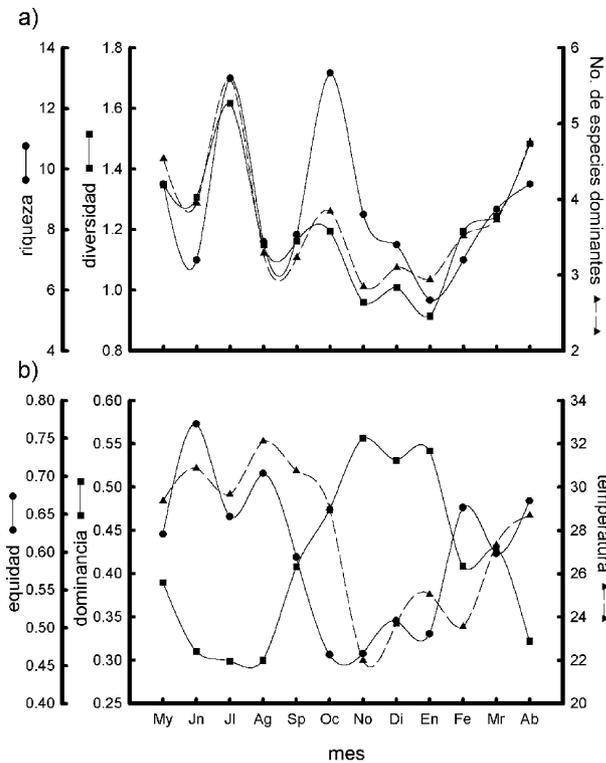


Figura 3. Comportamiento mensual promedio de los parámetros de composición de especies durante el período de estudio. a) riqueza, diversidad y número de especies dominantes, y b) equidad, dominancia y su relación con la temperatura.

promedios mensuales de diversidad fueron altos durante julio y abril-mayo, y bajos de noviembre a enero. La equidad mostró pulsos durante junio, agosto y abril, y baja en los meses de octubre a enero, mientras que la dominancia con un patrón relativamente inverso al anterior, presentó un pulso de octubre a enero y fue baja de junio a agosto. A pesar de estos pa-

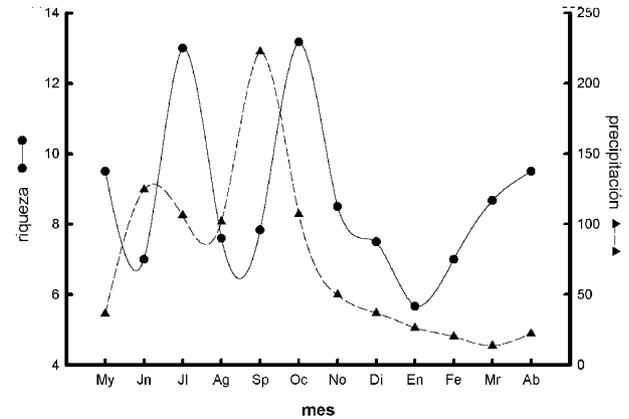


Figura 4. Comportamiento mensual de la riqueza de especies y su relación con la precipitación.

trones, ninguno de los promedios de los cuatro parámetros ambientales mostró diferencias significativas entre meses (ANDEVA, $P_s > 0.1$). Sin embargo, los dos pulsos máximos en la riqueza, durante julio y octubre, fueron precedidos por los dos máximos en la precipitación en junio y septiembre (Figura 4). En este sentido, una correlación cruzada mostró que las lluvias, presentaron un efecto significativo de un mes de retraso ($r_c = 0.670$, $P < 0.003$).

Considerando lo anterior y los resultados de la ordenación ambiental, que determinaron dos épocas climáticas definidas, el promedio de la riqueza durante la época de lluvias ($\bar{x}_l = 9.79$) fue mayor al promedio de la época de secas ($\bar{x}_s = 8.05$). Similarmente, los promedios de diversidad ($\bar{x}_l = 1.29$) y equidad ($\bar{x}_l = 0.63$) durante la época de lluvias, fueron mayores a los promedios presentados durante la época de secas (diversidad $\bar{x}_s = 1.17$, equidad $\bar{x}_s = 0.57$). Por el contrario, la dominancia promedio fue mayor durante la época seca ($\bar{x}_s =$

Tabla 1. Promedios (totales y por localidad) \pm desviación estándar (totales) de cada una de los parámetros de composición de especies de peces de la laguna de Pueblo Viejo. Además se indican los resultados de las pruebas de significación entre localidades.

Localidades	Distancia (km)	Riqueza (S)	Diversidad (H')	Equidad (J)	Dominancia (λ)	No. especies dominantes (N_1)
Total		8.76 \pm 4.88	1.22 \pm 0.50	0.60 \pm 0.20	0.42 \pm 0.22	
1	3.6	15.08	1.58	0.59	0.33	5.45
2	7.7	10.58	1.37	0.59	0.39	4.25
3	12.5	7.25	1.34	0.70	0.34	4.08
4	10.5	6.17	0.98	0.56	0.49	2.94
5	6.0	5.33	0.89	0.58	0.49	2.54
6	2.1	8.09	1.13	0.57	0.46	3.42
	F	11.28	4.027	0.786	1.312	
Pruebas	g.l.	5/66	5/66	5/66	5/66	
	P	<0.001	0.003	0.564	0.270	

0.45), que durante la época lluviosa ($\bar{x}_1 = 0.36$). Sin embargo, sólo la dominancia mostró diferencias significativas entre épocas, a un nivel $P < 0.1$ ($F = 3.419$, g.l. = 1/70, $P = 0.069$).

El número de especies dominantes varió de tres a seis en los diferentes meses del año analizados (Figura 3a), siendo *A. mitchilli* la especie más importante en número, en cada uno de los meses. Otras especies que dominaron la mayor parte del año fueron *B. chrysoura* excepto en junio y septiembre, y *M. martinica* excepto en marzo y agosto. Durante la época de lluvias (junio a octubre), también dominaron *D. auratus*, *C. melanopus* y *Ariopsis felis* (Linnaeus, 1766); mientras que en la época de secas (noviembre a mayo) otras especies dominantes fueron *L. rhomboides*, *B. gunteri* y *M. curema*.

DISCUSIÓN

En la laguna de Pueblo Viejo, el comportamiento espacial de las variables ambientales muestra una condición relativamente estable, mientras que temporalmente existe una enorme variabilidad ambiental (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 1993; Castillo-Rivera et al., 2002), estando la mayoría de las condiciones ambientales influenciadas por el régimen de precipitación local. Así, la ordenación de los datos ambientales, mostró una clara separación entre las observaciones de la época de lluvias y la de secas, en donde la lluvia tuvo un papel preponderante (Figura 2). Sí bien muchos autores han reconocido que en el Golfo de México se pueden distinguir tres épocas climáticas (lluvias, secas y nortes), inclusive para la misma laguna de Pueblo Viejo (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 1993), la definición que en el presente estudio mostró el ACP de sólo dos de estas épocas, puede estar fuertemente relacionada con el origen y evolución hidrológica del sistema y con el carácter de la comunicación restringida de la laguna con el mar.

Tradicionalmente, los estudios de comunidades han empleado parámetros de la composición de especies (índices de diversidad) como descriptores de la comunidad, siendo los más comúnmente utilizados los de Shannon-Wiener y Simpson (Krebs, 1999). Aunque en muchos trabajos se ha ignorado la ausencia de concordancia entre índices de diversidad

(Hurlbert, 1971), bajo ciertas condiciones estos pueden producir resultados diferentes (Apéndice 1). En este sentido, se ha señalado que el índice de diversidad de Shannon-Wiener es más sensible a las especies menos abundantes, mientras que el de Simpson es más sensible a las especies dominantes (Ludwig & Reynolds, 1988; Krebs, 1999). Esto implica, que el primero presente en consecuencia una mayor sensibilidad a la riqueza de especies, mientras que el segundo sea más sensible a la equidad de especies (Apéndice 1).

Por lo anterior, en el presente estudio se considera que para comunidades de peces que presentan una alta riqueza, con pocas especies dominantes y muchas especies raras, el índice de diversidad de Shannon-Wiener es una buena opción para evaluar la diversidad de especies.

Varios estudios han indicado que ciertas variables ambientales, tales como la salinidad, turbidez, oxígeno disuelto y profundidad, influyen sobre la diversidad de peces (Kushlan, 1976; Cyrus & Blaber, 1992; Thiel et al., 1995; Fraser, 1997). En particular, la temperatura ha mostrado fuertes correlaciones positivas con la riqueza y diversidad de especies en estuarios templados (Rozas & Hackney, 1984), subtropicales (Hook, 1991; Tremain y Adams, 1995) y tropicales (Chao et al., 1985) del Atlántico Occidental. Asimismo, en la laguna de Pueblo Viejo, la temperatura fue la variable que con mayor frecuencia se correlacionó con estos parámetros (diversidad, equidad y dominancia), aunque con valores bajos de asociación ($r_s < 0.35$). Aún así, se puede considerar que en la laguna de Pueblo Viejo, existe poca influencia directa de las variables ambientales sobre los índices de la comunidad (sólo cuatro de 24 correlaciones fueron significativas, ~17%).

Especialmente, la riqueza y diversidad de especies presentaron valores significativamente más altos en las zonas con vegetación sumergida, que en zonas sin este tipo de vegetación (Tabla 1), lo que concuerda con observaciones hechas en estuarios templados (Lubbers et al., 1990) y tropicales (Blaber et al., 1992). En relación con lo anterior, se ha señalado que en los ecosistemas acuáticos la vegetación sumergida genera una heterogeneidad espacial que deriva en una diversificación de hábitat, lo que permite la existencia de una mayor riqueza y diversidad de peces (Hook, 1991).

Apéndice 1. Comparación de dos índices de diversidad, para dos comunidades hipotéticas, cada una con 1,000 individuos. Ambos índices tienen un valor máximo cuando $S=N$ y un valor mínimo cuando $S=1$. El índice no sesgado de Simpson se determinó de acuerdo con la ecuación

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S \frac{N_i(N_i - 1)}{N(N-1)}$$

	Número y abundancia de especies	Índice de Shannon-Wiener	Índice no sesgado de Simpson
Comunidad A	Diez especies, 4 de 115 individuos y 6 de 90 individuos.	2.295	0.899
Comunidad B	Cien especies, una de 505 individuos y 99 de 5 individuos.	2.968	0.743

Además, la vegetación sumergida influye en la composición de especies de peces, a través de un incremento de la disponibilidad de los recursos tróficos y de la protección en contra de depredadores, lo que fortalece las tasas de crecimiento y reduce la mortalidad (Rozas & Odum, 1988; Lubbers *et al.*, 1990; Humphries *et al.*, 1992). En este sentido, se podría explicar el patrón de dominancia de *D. auratus* y *L. rhomboides* en las localidades con vegetación de la laguna de Pueblo Viejo, el cual ha sido ampliamente observado en otros estudios (Livingston 1980; Matheson & Gilmore, 1995; Irlandi & Crawford 1997). Así, se ha señalado que este tipo de hábitat representa para *L. rhomboides*, áreas de rápido crecimiento y protección en contra de depredadores (Jordan *et al.*, 1996; Levin *et al.*, 1997). Además, estudios sobre la alimentación de peces en la laguna de Pueblo Viejo (Castillo-Rivera, 2001), muestran que esta especie tiende a alimentarse preferentemente en ambientes con *R. maritima*, lo que puede contribuir a su agregación en este hábitat. Por otro lado, la dominancia de *C. melanopus* y *B. gunteri*, en localidades sin vegetación sumergida y de influencia marina, se relaciona con patrones de reparto de recursos con otras especies (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 2000; Castillo-Rivera & Zárate, 2001).

Espacialmente, se observó también que la riqueza y diversidad de especies aumentan con la cercanía a la boca de comunicación con el océano (Tabla 1). Lo anterior se relaciona con el hecho de que en las zonas cercanas a la boca de la laguna (localidad 6), además de las especies estuarinas, existe una concurrencia de especies típicamente oceánicas, como los clupeidos. Stoner (1986) y Sanvicente-Añorve *et al.* (2000) observaron asimismo que la riqueza y diversidad de especies son mayores en sitios cercanos a la boca de los sistemas.

Temporalmente, en la laguna de Pueblo, los parámetros de la composición de especies, guardaron cierta estabilidad a lo largo del año de estudio, ya que entre meses, ninguno de estos parámetros mostró diferencias significativas ($P_s > 0.1$) y entre épocas, sólo la dominancia mostró diferencias, pero a un nivel $P < 0.1$. Esta estabilidad probablemente sea debida a que existe un reemplazo estacional equitativo de especies (sucesión de especies). A pesar de lo anterior, el comportamiento estacional de la diversidad, equidad y dominancia presentó cierta relación con el patrón estacional de la temperatura (Figura 3), como se mostró en el análisis de correlación. En relación con esto, el descenso de la riqueza y diversidad de especies de diciembre a febrero, podría ser explicado en parte, por que muchas especies abandonan el sistema durante este período, presumiblemente en búsqueda de ambientes más cálidos y/o térmicamente más estables, como lo observó Livingston (1984) en la bahía Apalachee, Florida. Por otra parte, el descenso de la riqueza y diversidad podría relacionarse con el estrés ambiental que generan en los am-

bientes someros, los Nortes que se presentan durante este período.

Aunque la composición de especies de peces de la laguna de Pueblo Viejo es típicamente tropical -el listado completo de las especies capturadas lo detallan Castillo-Rivera y Zárate, 2001 y Castillo-Rivera *et al.*, 2002, el comportamiento estacional de la diversidad y su asociación con la temperatura, sigue el patrón de los sistemas estuarinos del norte del Golfo de México (Hook, 1991; Tremain & Adams, 1995), ubicados tradicionalmente dentro de la provincia Carolina (cálido-templada).

Como se ha observado en otros estuarios tropicales y subtropicales (Warburton, 1978; Hook, 1991), en la laguna de Pueblo Viejo las lluvias ejercieron una influencia positiva sobre la riqueza, con un mes de retraso. Esto se puede deber a que las lluvias incrementan la descarga de ríos y el escurrimiento, lo que favorece el aporte significativo de materia orgánica autóctona y nutrimentos hacia el sistema, estimulando las cadenas tróficas de pastoreo (basada en fitoplancton) y de detritus (basada en microbívoros y detritívoros) (Castillo-Rivera *et al.*, 1994). De esta manera, durante la época de lluvias se incrementa la disponibilidad de recursos tróficos, lo que favorece que un mayor número de especies ingresen al sistema a alimentarse. El tiempo entre el aporte de materia orgánica y nutrimentos al sistema, y el aumento de los organismos en el nivel trófico sobre el cual se alimenta cada especie de pez, explica el efecto de retraso que la precipitación tiene sobre la riqueza de peces, y que en promedio correspondería a un mes.

Lo anterior afecta también la estructura trófica de la comunidad de peces, pues especies que se alimentan principalmente de detritus, como *D. auratus* y *C. melanopus* (Castillo-Rivera, 2001), tienden a ser especies dominantes durante la época lluviosa. Por otro lado, la dominancia en número de *L. rhomboides* y *B. gunteri* en la época seca, estuvo determinada por el reclutamiento a la población adulta dentro sistema, de un gran número de individuos juveniles de estas especies, durante este período (Castillo-Rivera & Kobelkowsky, 2000; Castillo-Rivera & Zárate, 2001).

Además de la temperatura y las lluvias, otros factores bióticos tales como la producción primaria en el sistema, podrían jugar un papel importante en el comportamiento estacional de la riqueza y diversidad de peces. Así, la variación mensual de la riqueza y diversidad en la laguna de Pueblo Viejo, parece estar relacionada también con los patrones de producción primaria en el sistema, los cuales muestran pulsos durante marzo-mayo y julio-septiembre (Contreras, 1995). Estos picos de producción son también comunes en las aguas templadas del hemisferio norte (Valiela, 1991), y en estuarios

del Norte del Golfo de México, donde la diversidad de peces muestra pulsos importantes durante junio-agosto y marzo-mayo (Hook, 1991; Fraser, 1997). La importancia de la productividad sobre la dinámica de la comunidad de peces, también ha sido señalada para un sistema tropical de México (Flores-Verdugo *et al.*, 1990). Efectivamente, en muchos tipos de ambientes, ha sido observado que un incremento en la productividad puede guiar a un incremento de la diversidad en diferentes taxa (Begon *et al.*, 1996).

De acuerdo con el comportamiento espacio-temporal de los parámetros de la comunidad en la laguna de Pueblo Viejo, se puede considerar que los parámetros de diversidad de la comunidad de peces tendieron a ser estables temporalmente y a variar espacialmente, a pesar de que el ACP mostró que la variabilidad de los factores ambientales se define en términos de marcados cambios estacionales entre dos épocas climáticas claramente separadas. En este mismo sentido, Castillo-Rivera *et al.* (2002) encontraron que mientras las condiciones ambientales presentaron cambios significativos entre meses, la estructura de la comunidad de peces de la laguna de Pueblo Viejo no mostró cambios temporales. Este hecho sugiere que la comunidad de peces estudiada, puede llegar a ser considerada en lo general como estable.

La condición de una relativa mayor estabilidad temporal en la diversidad de especies parece estar regida por factores bióticos tales como la dominancia de especies euríticas dentro de las comunidades estuarinas (que en la laguna de Pueblo Viejo, serían las especies *A. mitchilli*, *B. chrysoura* y *M. martinica* con una gran dominancia espacio-temporal) y la naturaleza robusta de las redes tróficas dentro de estos sistemas, como lo observó Whitfield (1999). Esto sugiere que los factores ambientales con una influencia espacial, tales como la vegetación sumergida, pueden jugar un papel más importante en la estructuración de las comunidades de peces, que aquellos con una mayor influencia temporal, como la temperatura, la precipitación y los procesos de producción, aunque ambos tipos de factores pueden actuar en sinergia sobre en la estructuración de la comunidad de peces, de la laguna de Pueblo Viejo.

Es conocido que la composición de especies de las comunidades de peces en los estuarios cambia constantemente, sin embargo la estructura de estas comunidades es bastante estable, o al menos predecible, como lo han demostrado estudios que abarcan largos períodos de evaluación en el Golfo de México (Livingston, 1976; Sheridan, 1983; Moyle & Cech, 2000). No obstante el presente trabajo comprende sólo un año de estudio, se puede considerar que las variaciones estacionales encontradas en la estructura de peces se pueden repetir cíclicamente a lo largo de períodos más largos, pues dependen de procesos ambientales de naturaleza cíclica,

como el comportamiento estacional de las principales condiciones ambientales, los procesos de producción del sistema y los aportes de materia orgánica y nutrimentos durante la época de lluvias.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO, por haber contribuido con el financiamiento del presente estudio (Contrato FB341/H128/96), así como la valiosa revisión y sugerencias de tres revisores anónimos.

REFERENCIAS

- BEGON, M., J. HARPER & C. TOWNSEND. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 3rd Ed., Blackwell Science, Oxford. 945 p.
- BLABER, S. J. M., D. T. BREWER, J. P. SALINI, J. D. KERR & C. CONACHER. 1992. Species composition and biomasses of fishes in tropical seagrasses at Groote Eylandt, northern Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 35: 605-620.
- BRIGGS, J. C. 1974. *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill, USA. 475 p.
- CASTILLO-RIVERA, M. 2001. Biología trófica de especies de peces dominantes en ecosistemas estuarinos del Golfo de México. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma Metropolitana, México. 192 p.
- CASTILLO-RIVERA, M. & A. KOBELKOWSKY. 1993. Comportamiento ambiental de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Biotam* 5(2): 11-12.
- CASTILLO-RIVERA, M. & A. KOBELKOWSKY. 2000. Distribution and segregation of two sympatric Brevoortia species (Teleostei: Clupeidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50(5): 593-598.
- CASTILLO-RIVERA, M. & R. ZÁRATE. 2001. Patrones espacio-temporales de la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. *Hidrobiológica* 11(1): 75-84.
- CASTILLO-RIVERA, M., G. MORENO & R. INIESTRA. 1994. Spatial, seasonal, and diel variation in abundance of the Bay Anchovy, *Anchoa mitchilli* (Teleostei: Engraulidae) in a tropical coastal lagoon of Mexico. *Southwestern Naturalist* 39(3): 263-268.
- CASTILLO-RIVERA, M., J. A. ZAVALA-HURTADO & R. ZÁRATE. 2002. Exploration of spatial and temporal patterns of fish diversity and composition in a tropical estuarine system of Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 167-177.
- CHAO, L., L. PEREIRA & J. VIEIRA. 1985. Estuarine fish community of the Dos Patos Lagoon, Brazil. A baseline study. In: Yáñez-Arancibia, A. (Ed). *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration*. UNAM Press, pp. 429-450.

- CHATTERJEE, S., A. S. HADI & B. PRICE. 2000. *Regression Analysis by Example*. 3rd Ed, John Wiley, USA. 359 P.
- CONTRERAS, F. 1995. Producción primaria fitoplanctónica en lagunas costeras. *Revista de Investigaciones Marinas* 16(1-3): 11-21.
- CYRUS, D. P. & S. J. M. BLABER. 1992. Turbidity and salinity in a tropical northern Australian estuary and their influence on fish distribution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 35: 545-563.
- DARNELL, R. M. 1962. Fishes of the Río Tamesí and related coastal lagoons in east central Mexico. *Publications of the Institute of Marine Science, Texas* 8: 199-365.
- FLORES-VERDUGO, F., F. GONZÁLEZ-FARÍAS, O. RAMÍREZ-FLORES, F. AMEZCUA-LINARES, A. YÁÑEZ-ARANCIBIA, M. ALVAREZ-RUBIO & J. DAY JR. 1990. Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapán-Agua Brava lagoon-estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries* 13(2): 219-230.
- FRASER, T. H. 1997. Abundance, seasonality, community indices, trends and relationships with physicochemical factors of trawled fish in upper Charlotte Harbor, Florida. *Bulletin of Marine Science* 60: 739-763.
- GARCÍA, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 4ta Ed., Instituto de Geografía, UNAM, México. 217 p.
- HOOKE, J. 1991. Seasonal variation in relative abundance and species diversity of fishes in South Bay. *Contributions in Marine Science* 52: 127-141.
- HUMPHRIES, P., I. C. POTTER & N. R. LONERAGAN. 1992. The fish community in the shallows of a temperate Australian estuary: relationships with the aquatic macrophyte *Ruppia megacarpa* and environmental variables. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 34(4): 325-346.
- HURLBERT, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52(4): 577-586.
- IRLANDI, E. A. & M. K. CRAWFORD. 1997. Habitat linkages: the effect of intertidal saltmarshes and adjacent subtidal habitats on abundance, movement, and growth of an estuarine fish. *Oecologia* 110(2): 222-230.
- JORDAN, F., M. BARTOLINI, C. NELSON, P. E. PATTERSON & H. L. SOULEN. 1996. Risk of predation affects habitat selection by the pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 208(1-2): 45-56.
- KREBS, C. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd Ed., Addison Wesley Longman, USA. 620 p.
- KUSHLAN, J. 1976. Environmental stability and fish community diversity. *Ecology* 57: 821-825.
- LEVIN, P., R. PETRIK & J. MALONE. 1997. Interactive effects of habitat selection, food supply and predation on recruitment of an estuarine fish. *Oecologia* 112(1): 55-63.
- LIVINGSTON, R. J. 1976. Diurnal and seasonal fluctuations of organism in north Florida estuary. *Estuarine, Coastal and Marine Science* 4:373-400.
- LIVINGSTON, R. J. 1980. Ontogenetic trophic relationships and stress in a coastal seagrass system in Florida. In: Kennedy, V.S. (Ed.). *Estuarine Perspectives*. Academic Press, pp. 423-435.
- LIVINGSTON, R. J. 1984. The relationship of physical factors and biological response in coastal seagrass meadows. *Estuaries* 7: 377-390.
- LUBBERS, L., W. R. BOYNTON & W. M. KEMP. 1990. Variations in structure of estuarine fish communities in relation to abundance of submersed vascular plants. *Marine Ecology Progress Series* 65: 1-14.
- LUDWIG, J. A. & J. F. REYNOLDS. 1988. *Statistical Ecology*. A primer on methods and computing. John Wiley. USA. 337 p.
- MATHESON, R. E. & R. G. GILMORE. 1995. Mojarras (Pisces: Gerreidae) of the Indian River Lagoon. *Bulletin of Marine Science* 57: 281-282.
- MOYLE, P. B. & J. J. CECH. 2000. *Fishes: an introduction to ichthyology*. 4th Ed., Prentice-Hall, New Jersey. 590 p.
- NETER, J., M. H. KUTNER, C. J. NACHTSHEIM & W. WASSERMAN. 1996. *Applied Linear Regression Models*. 3rd Ed., Blackup, USA. 720 p.
- RESÉNDEZ-MEDINA, A. 1979. Estudios ictiofaunísticos en lagunas costeras del Golfo de México y Mar Caribe, entre 1966 y 1978, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 50(1): 633-644.
- RESÉNDEZ-MEDINA, A. 1983. Hidrología e ictiofauna de la laguna de Zontecomapan, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 53(1): 385-417.
- ROZAS, L. P. & C. HACKNEY. 1984. Use of oligohaline marshes by fishes and macrofaunal crustaceans in North Carolina. *Estuaries* 7: 213-224.
- ROZAS, L. P. & W. E. ODUM. 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: Testing the roles of food and refuge. *Oecologia* 77(1): 101-106.
- SALVADORES-BALEDÓN, M. & A. RESÉNDEZ-MEDINA. 1990. Modificaciones en la composición ictiofaunística del sistema lagunar El Carmen-Machona, Tabasco, por la apertura de la boca panteones. *Universidad y Ciencia* 7(14) :5-13.
- SANVICENTE-AÑORVE, L., C. FLORES-COTO & X. CHIAPPA-CARRARA. 2000. Temporal and spatial scales of the ichthyoplankton distribution in the Southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 463-475.
- SHERIDAN, P. 1983. Abundance and distribution of fishes in the Galveston bay system, 1963-1964. *Contributions in Marine Science* 26: 143-163.

- STONER, A. W. 1986. Community structure of the demersal fish species of laguna Joyuda, Puerto Rico. *Estuaries* 9(2): 142-152.
- THIEL, R., A. SEPÚLVEDA, R. KAFEMANN & W. NELLEN. 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe Estuary. *Journal of Fish Biology* 46: 47-69.
- TREMAIN, D. M. & D. H. ADAMS. 1995. Seasonal variations in species diversity, abundance, and composition of fish communities in the northern Indian River Lagoon, Florida. *Bulletin of Marine Science* 57: 171-192.
- VALIELA, I. 1991. Ecology of waters columns. In: Barnes, R. S. K. y K. H. Mann (Eds.) *Fundamentals of Aquatic Ecology*. 2nd Ed., Blackwell, pp. 29-56.
- WARBURTON, K. 1978. Community structure, abundance and diversity of fish in a Mexican coastal lagoon system. *Estuarine and Coastal Marine Science* 7: 497-519.
- WHITFIELD, A. K. 1999. Ichthyofaunal assemblages in estuaries: a South African case study. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9: 151-186.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. LARA-DOMÍNGUEZ & H. ALVAREZ-GUILLÉN. 1985. Fish community ecology and dynamic in estuarine inlets. In: YÁÑEZ-ARANCIBIA, A. (Ed.). *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem integration*. UNAM Press, pp.127-168.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th Ed., Prentice Hall, New Jersey. 662 p.

Recibido: 20 de marzo de 2003.

Aceptado: 3 de septiembre de 2003.