

Patrones espacio-temporales de la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz

Manuel Castillo-Rivera
y Rocío Zárate Hernández

Laboratorio de Peces, Depto. de Biología, D. C. B. S., Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Apdo. Postal 55-535. C.P. 09340, México, D.F. Correo electrónico: crma@xanum.uam.mx

Castillo-Rivera, M. y R. Zárate Hernández, 2001. Patrones espacio-temporales de la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. *Hidrobiológica* 11 (1): 75-84.

RESUMEN

Se analiza el comportamiento espacio-temporal del número del total de peces y de las siete especies más abundantes, en la laguna costera de Pueblo Viejo, Veracruz, a través de 12 muestreos mensuales, en seis localidades. Un análisis de correlación demostró que la precipitación fue la condición ambiental que presentó mayor grado de asociación con la abundancia de peces. Los máximos y los mínimos mensuales del número total de peces y de *A. mitchilli*, *D. auratus* y *C. melanopus* fueron precedidos con diferencia de un mes, por los pulsos y abatimientos de las lluvias. La abundancia de estas especies fue mayor durante la época de lluvias y sus patrones de reclutamiento tuvieron poca incidencia en el comportamiento mensual del número de individuos. Los pulsos de máxima abundancia de *L. rhomboides* y *B. gunteri* coincidieron con sus patrones de reclutamiento y con uno de los pulsos de máxima producción del sistema. El número de *M. martinica* fue influenciado tanto por las lluvias, como por el reclutamiento de individuos. Así, las lluvias y los patrones de producción locales, actúan sinérgicamente permitiendo una mayor disponibilidad de recursos tróficos, lo cual puede favorecer el ingreso de peces al sistema. Con respecto a la variabilidad espacial, en general la abundancia de peces fue mayor en el hábitat con vegetación sumergida, siendo particularmente notorio para *L. rhomboides*, ya que estos ambientes representan áreas de alimentación, crianza y/o protección para peces, lo cual favorece su agregación en este tipo de hábitat. Sólo *C. melanopus* y *B. gunteri* fueron más abundantes en las zonas sin vegetación, existiendo evidencia que este comportamiento se relaciona con patrones de reparto de recursos con otras especies de sus correspondientes familias.

Palabras clave: Abundancia, Lluvias, Peces, Pueblo Viejo, Reparto de recursos, Vegetación sumergida.

ABSTRACT

The spatial and temporal behavior of overall fish number and seven of the most abundant fish species in the tropical coastal lagoon of Pueblo Viejo, México, were analyzed. Samples were taken monthly through one year at six sites. Correlation analyses showed that rainfall was the environmental condition with a greater association with fish number. In the year the maximal and minimal monthly number pulses of overall fish, *A. mitchilli*, *D. auratus* and *C. melanopus*, were linked to preceding rainfall peaks and drops, showing a delayed effect of one month. Therefore, the abundance of these species was greater during the rainy season and their recruitment patterns had low incidence in the monthly behavior of the number of individuals. The abundance peaks of *L. rhomboides* and *B. gunteri*, coincided with their recruitment patterns and with one of the maximum production pulses of the system. The number of *M. martinica* was influenced both by rainfall and individuals recruitment. In this way, the local rainfall and the production patterns, act in synergetic form, enhancing a greater food availability of trophic resources, which favor the entrance of fish in the system. In relation to spatial variability, in general fish abundance was greater in the habitat with submerged vegetation, being particularly evident for *L. rhomboides*. These environments would represent feeding, nursery and/or protection

areas for fish, which allow their aggregation in this habitat type. Only *C. melanopus* and *B. gunteri* were more abundant in zones with no vegetation, existing evidence that this behavior is related with patterns of resources partitioning with other species of their corresponding families.

Key words: Abundance, Fish, Pueblo Viejo, Rainfall, Resource partitioning, Submerged vegetation.

INTRODUCCIÓN

En muchos estudios se ha señalado que los factores ambientales abióticos, como la salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, profundidad, turbidez, tipo de substrato, etc., juegan un papel importante en la determinación de la abundancia de peces. Sin embargo, otros estudios señalan que los procesos biológicos, como la interacción entre especies (competencia y depredación) y las características inherentes a las poblaciones (patrones de reclutamiento y respuestas tróficas), tienen mayor influencia sobre el comportamiento de la abundancia (Castillo-Rivera 1995). En este sentido, se ha generado una controversia en cuanto a la importancia relativa de los factores ambientales abióticos y los procesos biológicos, como determinantes de la presencia de especies en los estuarios (Felley 1989). Esta controversia (Galindo 1987) presenta sus antecedentes en los trabajos clásicos del papel que juegan los factores bióticos (Lack 1954) y los factores abióticos (Andrewartha y Birch 1954), como los elementos más importantes en la regulación de la abundancia de las especies.

En las lagunas costeras del Golfo de México, aunque existen muchos estudios sobre listados ictiofaunísticos (Reséndez-Medina y Kobelkowsky 1991), hay pocos estudios que analizan la abundancia de peces y su relación con los diferentes componentes del ambiente. Así, con el fin de contribuir al conocimiento del papel que juegan los principales factores ambientales en el comportamiento de la abundancia de peces en sistemas estuarinos, en el presente trabajo se estudia la variabilidad espacio-temporal, del número total de peces y del número de las siete especies más abundantes en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz.

ÁREA DE ESTUDIO

La laguna de Pueblo Viejo es la laguna costera más al norte del estado de Veracruz, siendo un sistema somero, con una profundidad promedio de 1.31 m y un área aproximada de 88.7 km². La temperatura del agua oscila de 15°C en enero a 34°C en agosto, mientras que la salinidad varía de 0.5‰ en septiembre a 33‰ en abril, con un

promedio anual de 13 ‰, presentando en general una condición mesohalina (Castillo-Rivera y Kobelkowsky 1993). En su porción norte, la laguna de Pueblo Viejo se conecta con el río Pánuco, a aproximadamente 10 km donde éste desemboca en el Golfo de México, mientras que en su parte sur, el sistema recibe una importante descarga dulceacuícola del río Tamacuil. Esta situación genera un gradiente de salinidad el cual decrece de norte a sur, generándose dos subsistemas estuarinos (Castillo-Rivera *et al.* 1996), hacia el sur el hábitat de influencia dulceacuícola (HID), con densos lechos de *Ruppia maritima* L., y hacia el norte el hábitat de influencia marina (HIM), en el cual prácticamente no existe una vegetación sumergida conspicua (Fig. 1).

En el área de estudio, la precipitación a lo largo del año oscila entre los 12.2 mm en marzo y los 266.5 en septiembre, lo cual contribuye a que se generen dos épocas climáticas, la lluviosa de junio a octubre con promedios mensuales de precipitación superiores a los 120 mm, y la

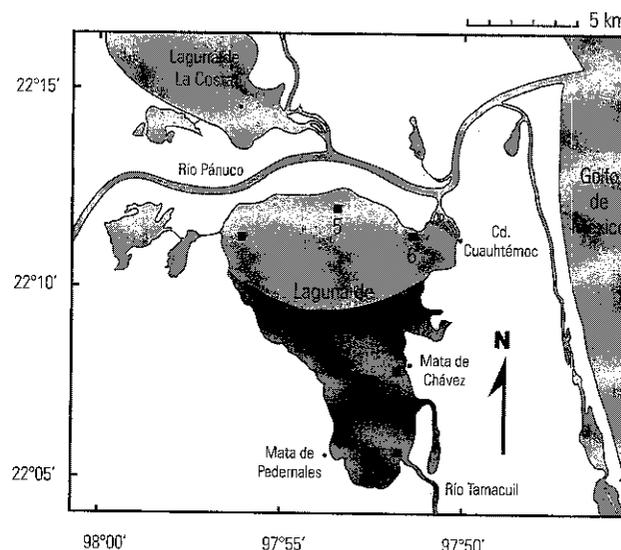


Figura 1. Laguna de Pueblo Viejo y toponimia del área. También se señalan localidades de estudio y los dos tipos de ambientes: el hábitat de influencia marina -HIM- (sombreado claro) y el hábitat de influencia dulceacuícola -HID- (sombreado oscuro).

seca de noviembre a mayo, con promedios menores a los 50 mm (García 1988). En la laguna de Pueblo Viejo, como en la mayoría de sistemas estuarinos de la región, el fitoplancton, las clorofilas y la producción primaria muestran dos pulsos máximos, el primero de marzo a mayo y el segundo de agosto a octubre (Contreras 1985, 1995). Alrededor de la laguna se encuentra un manglar cuya amplitud varía de los 40 a los 600 m, constituido en orden de abundancia por *Avicennia germinans* (L.) L., *Laguncularia racemosa* Gaertn., *Rhizophora mangle* L. y por unas escasas agregaciones de *Conocarpus erectus* L. en la parte oriental del sistema (Castillo-Rivera, 1995).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para evaluar los patrones estacionales y espaciales de la abundancia de peces, se tomaron muestras mensuales durante un año, en tres localidades correspondientes al HID y tres localidades correspondientes al HIM (un total de 72 muestras), utilizando para el efecto un chinchorro playero de 30 m de longitud por un 1 m de fondo, con luz de malla de 1 cm. En cada colecta también fue evaluada la salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, turbidez (disco Secchi) y la profundidad, de acuerdo con los criterios de Castillo-Rivera y Kobelkowsky (1993), considerándose además los promedios mensuales de precipitación en el área, correspondientes a 60 años (García 1988).

Inmediatamente después de cada captura los especímenes fueron fijados en formol al 10% y posteriormente preservados en etanol al 70%. Las determinaciones taxonómicas fueron de acuerdo con Hoese y Moore (1977), Chao (1978), Fischer (1978), Whitehead (1985), Deckert y Greenfield (1987) y Whitehead *et al.* (1988), y para el arreglo sistemático de las familias se siguió el sistema de clasificación de Nelson (1994).

Para evaluar el grado de asociación entre la abundancia y las variables ambientales, se aplicaron análisis de correlación simple $-r-$, evaluándose los supuestos subyacentes a estas técnicas paramétricas por medio de análisis de residuos (Mendenhall y Sincich 1996), aplicándose transformaciones logarítmicas en los casos necesarios. Adicionalmente, 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 (Davis 1973).

Para evaluar la significancia de las diferencias entre los promedios del número de peces, inicialmente se aplicó una prueba de Levene, para determinar si existía

homoscedasticidad entre los grupos analizados, aplicándose transformaciones logarítmicas en los casos necesarios. Cuando se cumplió con este supuesto, se aplicó un Análisis de Varianza $-F-$, pero cuando existió heteroscedasticidad, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis $-H-$ (Zar 1996). Debido a que se pueden obtener resultados significativos no sólo a $P < 0.05$ (Méndez-Ramírez 1993), en todos los análisis se reportan también los resultados a un nivel de $P < 0.1$.

RESULTADOS

Durante el período de estudio fueron capturados 9,108 individuos con un peso de 30,298 g, que correspondieron a 66 especies, 52 géneros y 30 familias (Tabla 1). Del total de especies capturadas, las que presentaron mayor abundancia en número fueron *A. mitchilli*, *M. martinica*, *B. chrysooura*, *C. melanopus*, *D. auratus*, *L. rhomboides* y *B. gunteri*, las cuales en conjunto representaron el 86.49% en número y el 46.67% en peso, de la captura total de peces (Tabla 2).

De acuerdo con los análisis de correlación, la precipitación se asoció en forma inversa con *B. gunteri* ($r = -0.362$, $P = 0.002$) y en forma directa con *D. auratus* ($r = 0.333$, $P = 0.004$) y *M. martinica* ($r = 0.212$, $P = 0.074$). La salinidad se correlacionó en forma directa con *B. gunteri* ($r = 0.284$, $P = 0.016$) y en forma inversa con *D. auratus* ($r = -0.279$, $P = 0.018$) y *M. martinica* ($r = -0.220$, $P = 0.063$). La profundidad se correlacionó positivamente con *B. chrysooura* ($r = 0.329$, $P = 0.020$), *A. mitchilli* ($r = 0.222$, $P = 0.061$) y el número total de peces ($r = 0.202$, $P = 0.088$). Por último, la temperatura sólo se correlacionó con *D. auratus* ($r = 0.254$, $P = 0.032$), el oxígeno disuelto con *C. melanopus* ($r = -0.272$, $P = 0.049$) y la turbidez con *B. gunteri* ($r = -0.214$, $P = 0.070$).

A lo largo del año de estudio, el promedio de longitud patrón de las siete especies más abundantes varió significativamente entre meses ($P < 0.03$). Un pulso importante de reclutamiento de los individuos más pequeños, se dio de febrero a mayo para *A. mitchilli*, *M. martinica*, *L. rhomboides* y *B. gunteri*, mientras que *B. chrysooura*, *C. melanopus* y *D. auratus*, presentaron las menores tallas durante junio y/o noviembre-diciembre.

Con respecto al comportamiento anual de la abundancia, el número total de peces presentó dos pulsos máximos, el mayor durante octubre y otro ligeramente menor durante julio, presentando valores relativamente bajos el resto del año. Similarmente, el comportamiento de los promedios mensuales de la precipitación también muestra dos pulsos

Tabla 1. Familia, género, especie, autor y año de los peces capturados en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz.

Familia	Especies	Familia	Especies
Elopidae	<i>Elops saurus</i> Linnaeus, 1766	Gerreidae	<i>Diapterus auratus</i> Ranzani, 1840
Ophichthidae	<i>Myrophis punctatus</i> Lütken, 1851		<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier, 1829)
	<i>Ophichthus gomesi</i> (Castelnau, 1855)		<i>Eucinostomus argenteus</i> Baird & Girard, 1855
Engraulidae	<i>Anchoa hepsetus</i> (Linnaeus, 1758)		<i>Eucinostomus melanopterus</i> (Bleeker, 1863)
	<i>Anchoa mitchilli</i> (Valenciennes, 1848)		<i>Eugerres plumieri</i> (Cuvier in Cuv. & Val., 1830)
	<i>Anchovia</i> sp.	Haemulidae	<i>Orthopristis chrysoptera</i> (Linnaeus, 1766)
	<i>Cetengraulis edentulus</i> (Cuvier, 1829)		<i>Pomadasys crocro</i> (Cuvier, 1830)
Clupeidae	<i>Brevoortia gunteri</i> Hildebrand, 1948	Sparidae	<i>Archosargus probatocephalus</i> (Walbaum, 1792)
	<i>Brevoortia patronus</i> Goode, 1878		<i>Lagodon rhomboides</i> (Linnaeus, 1766)
	<i>Dorosoma cepedianum</i> (Lesueur, 1818)	Sciaenidae	<i>Bairdiella chrysoura</i> (Lacépède, 1802)
	<i>Dorosoma petenense</i> (Günther, 1867)		<i>Bairdiella ronchus</i> (Cuvier, 1830)
Characidae	<i>Astyanax mexicanus</i> (Filippi, 1853)		<i>Bairdiella</i> sp.
Ariidae	<i>Ariopsis felis</i> (Linnaeus, 1766)		<i>Cynoscion arenarius</i> Ginsburg, 1929
	<i>Bagre marinus</i> (Mitchill, 1815)		<i>Cynoscion nebulosus</i> (Cuvier, 1830)
	<i>Cathorops melanopus</i> (Günther, 1864)		<i>Leiostomus xanthurus</i> Lacépède, 1802
Batrachoididae	<i>Opsanus beta</i> (Goode & Bean, 1879)		<i>Micropogonias undulatus</i> (Linnaeus, 1766)
Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1768		<i>Pogonias cromis</i> (Linnaeus, 1766)
	<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	Cichlidae	<i>Oreochromis mossambica</i> (Peters, 1852)
Atherinidae	<i>Membras martinica</i> (Valenciennes, 1835)	Eleotridae	<i>Dormitator maculatus</i> (Bloch, 1785)
	<i>Menidia beryllina</i> (Cope, 1866)		<i>Eleotris pisonis</i> (Gmelin, 1788)
Belonidae	<i>Strongylura marina</i> (Walbaum, 1792)		<i>Erotelis smaragdus</i> (Valenciennes, 1837)
	<i>Strongylura notata</i> (Poey, 1860)		<i>Gobiomorus dormitor</i> Lacépède, 1800
	<i>Strongylura timucu</i> (Walbaum, 1792)	Gobiidae	<i>Bathygobius saporator</i> (Valenciennes, 1837)
Hemiramphidae	<i>Hyporhamphus unifasciatus</i> (Ranzani, 1842)		<i>Evorthodus lyricus</i> (Girard, 1858)
Fundulidae	<i>Fundulus grandis</i> Baird & Girard, 1853		<i>Gobionellus boleosoma</i> (Jordan & Gilbert, 1882)
Poeciliidae	<i>Poecilia mexicana</i> Steindachner, 1863		<i>Gobionellus oceanicus</i> (Pallas, 1770)
Syngnathidae	<i>Syngnathus louisianae</i> Günther, 1870		<i>Gobiosoma bosci</i> (Lacépède, 1800)
	<i>Syngnathus scovelli</i> (Evermann & Kendall, 1896)	Ephippidae	<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)
Centropomidae	<i>Centropomus parallelus</i> Poey, 1860	Trichiuridae	<i>Trichiurus lepturus</i> Linnaeus, 1758
	<i>Centropomus undecimalis</i> (Bloch, 1792)	Paralichthyidae	<i>Citharichthys spilopterus</i> Günther, 1862
Serranidae	<i>Mycteroperca</i> sp.	Achiridae	<i>Achirus lineatus</i> (Linnaeus, 1758)
Carangidae	<i>Caranx hippos</i> (Linnaeus, 1766)	Cynoglossidae	<i>Symphurus plagiusa</i> (Linnaeus, 1766)
	<i>Selene vomer</i> (Linnaeus, 1758)	Tetraodontidae	<i>Sphoeroides nephelus</i> (Goode & Bean, 1882)

máximos en el sistema, siendo el mayor en septiembre y otro menor en junio, presentando similarmente valores relativamente bajos el resto del año. En este sentido, una correlación cruzada mostró que tanto los pulsos máximos de precipitación, como sus descensos, tienen un efecto significativo de un mes de retraso ($r_c = 0.792$, $P < 0.05$), sobre el comportamiento de la abundancia (Fig. 2a). Este mismo patrón lo presentó el número de *A. mitchilli* ($r_c = 0.844$, $P < 0.02$), *D. auratus* ($r_c = 0.861$, $P < 0.02$) y *C. melanopus*, aunque en este último caso la relación no fue significativa ($r_c = 0.470$, $P > 0.1$, Fig. 2). De hecho, los

promedios mensuales del número total de peces y de dos de estas tres especies, presentaron diferencias significativas, aunque estas fueron sólo a un nivel de $P < 0.1$. Además, la abundancia de estas especies durante la época lluviosa fue más del doble que la que presentaron durante la época seca, aunque a este nivel sólo *D. auratus* presentó diferencias significativas (Tabla 3).

Por otro lado, el número promedio de individuos de *L. rhomboides* y *B. gunteri*, mostraron sus máximos valores durante el período de marzo a mayo (Fig. 3a), siendo estas

Tabla 2. Abundancia relativa en número y peso de las especies de peces capturadas en la laguna de Pueblo Viejo.

Especies	Abundancia Relativa (%)		Especies	Abundancia Relativa (%)	
	En número	En peso		En número	En peso
<i>A. mitchilli</i>	49.67	10.55	<i>L. xanthurus</i>	0.09	0.04
<i>M. martinica</i>	11.18	2.87	<i>S. timucu</i>	0.08	0.47
<i>B. chrysooura</i>	10.21	12.52	<i>B. marinus</i>	0.08	0.25
<i>C. melanopus</i>	8.29	11.31	<i>B. soporator</i>	0.08	0.09
<i>D. auratus</i>	2.67	3.88	<i>E. pisonis</i>	0.08	0.04
<i>L. rhomboides</i>	2.27	4.54	<i>C. hippos</i>	0.07	0.36
<i>B. gunteri</i>	2.20	1.00	<i>C. arenarius</i>	0.07	0.04
<i>G. oceanicus</i>	1.16	2.91	<i>A. lineatus</i>	0.05	0.05
<i>A. hepsetus</i>	1.16	0.11	<i>E. saurus</i>	0.04	0.99
<i>M. curema</i>	0.99	7.45	<i>S. nephelus</i>	0.04	0.15
<i>A. felis</i>	0.94	4.08	<i>D. rhombeus</i>	0.04	0.01
<i>E. melanopterus</i>	0.86	0.08	<i>G. bosci</i>	0.04	0.004
<i>M. beryllina</i>	0.80	0.23	<i>S. vomer</i>	0.03	0.03
<i>S. notata</i>	0.67	3.04	<i>G. dormitor</i>	0.03	0.002
<i>C. edentulus</i>	0.67	0.53	<i>Mycteroperca sp.</i>	0.03	0.001
<i>O. mossambica</i>	0.54	10.48	<i>M. cephalus</i>	0.02	0.78
<i>S. scovelli</i>	0.53	0.04	<i>B. ronchus</i>	0.02	0.56
<i>S. marina</i>	0.51	3.70	<i>T. lepturus</i>	0.02	0.13
<i>C. spilopterus</i>	0.49	0.79	<i>C. parallelus</i>	0.02	0.08
<i>M. undulatus</i>	0.45	1.91	<i>C. nebulosus</i>	0.02	0.01
<i>H. unifasciatus</i>	0.42	2.25	<i>O. gomesi</i>	0.01	0.04
<i>O. beta</i>	0.37	8.02	<i>M. punctatus</i>	0.01	0.04
<i>G. boleosoma</i>	0.27	0.01	<i>P. cromis</i>	0.01	0.03
<i>C. undecimalis</i>	0.25	0.89	<i>E. plumieri</i>	0.01	0.03
<i>D. petenense</i>	0.25	0.48	<i>S. plagiosa</i>	0.01	0.02
<i>D. cepedianum</i>	0.19	0.85	<i>E. smaragdus</i>	0.01	0.004
<i>B. patronus</i>	0.16	0.43	<i>C. faber</i>	0.01	0.003
<i>D. maculatus</i>	0.15	0.03	<i>E. argenteus</i>	0.01	0.003
<i>O. chrysoptera</i>	0.13	0.19	<i>P. crocro</i>	0.01	0.002
<i>F. grandis</i>	0.12	0.30	<i>Bairdiella sp.</i>	0.01	0.002
<i>P. mexicana</i>	0.11	0.06	<i>A. mexicanus</i>	0.01	0.002
<i>E. lyricus</i>	0.11	0.02	<i>S. louisianae</i>	0.01	0.001
<i>A. probatocephalus</i>	0.09	0.17	<i>Anchovia sp.</i>	0.01	0.001

especies las únicas que fueron más abundantes en la época de secas, aunque sólo *B. gunteri* mostró diferencias significativas entre meses y entre épocas (Tabla 3). Por último, la abundancia de *M. martinica* presentó dos pulsos importantes, uno en septiembre y otro en abril, mientras que la abundancia de *B. chrysooura* presentó un pulso máximo en mayo, con otros ligeramente menores durante julio-agosto, octubre y enero (Fig. 3b). Sin embargo, los promedios del número de individuos de estas dos especies,

no mostraron diferencias significativas entre meses, ni entre épocas (Tabla 3).

Especialmente, sólo el promedio del número total de peces y del número de las especies *B. chrysooura* y *L. rhomboides*, mostraron diferencias significativas entre localidades (Tabla 4). En general, la abundancia de peces tendió a ser mayor en el hábitat con vegetación sumergida (HID), siendo sólo *C. melanopus* y *B. gunteri* más abundantes

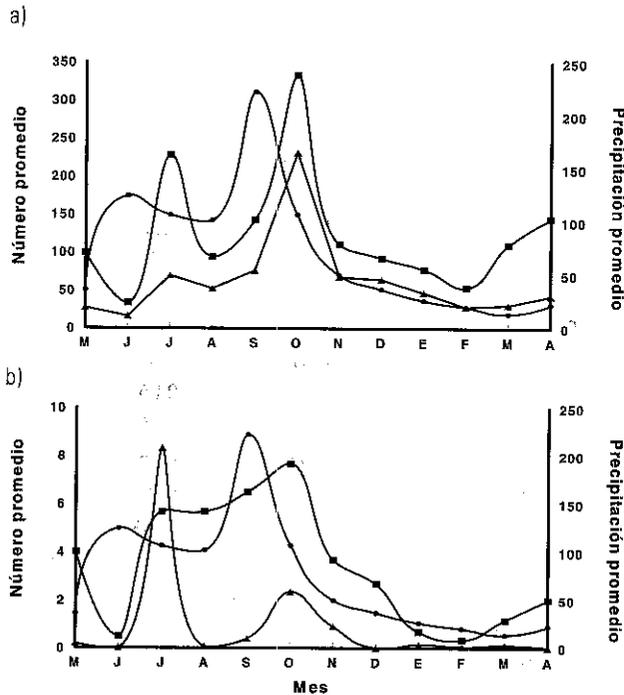


Figura 2. Comportamiento mensual de los promedios del número de peces en la laguna de Pueblo Viejo. a) Abundancia total (■) y *A. mitchilli* (▲), b) *D. auratus* (■) y *C. melanopus* (▲). También se señala el efecto de un mes de retraso que la precipitación (●) tiene sobre las abundancias.

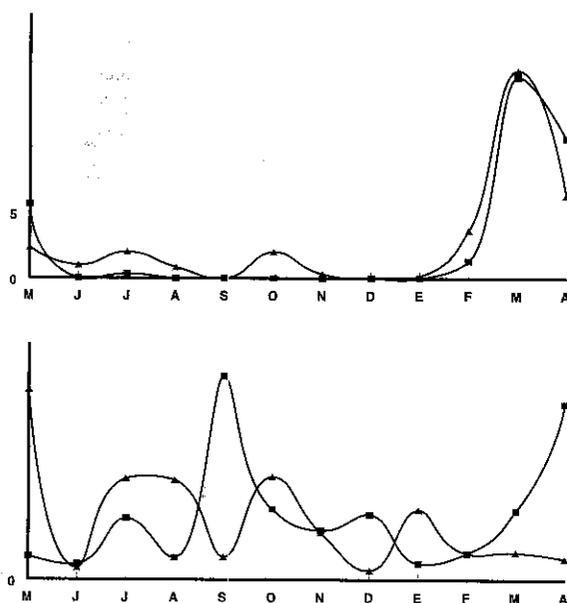


Figura 3. Comportamiento mensual de los promedios del número de peces en la laguna de Pueblo Viejo. a) *B. gunteri* (■) y *L. rhomboides* (▲), b) *M. martinica* (■) y *B. chrysoura* (▲).

en el hábitat sin vegetación sumergida (HIM). A pesar de lo anterior, únicamente *L. rhomboides* mostró diferencias significativas entre hábitat (Tabla 4).

DISCUSIÓN

Muchos autores han considerado que las condiciones ambientales físicas y químicas que se presentan en los ambientes estuarinos, tales como la salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, turbidez y profundidad, juegan un papel importante en la determinación de los patrones espacio-temporales de la abundancia de peces (Castillo-Rivera 1995, Moyle y Cech 1996).

En la laguna de Pueblo Viejo, se pudo observar que el régimen de precipitación en el área de estudio, puede llegar a influir de manera importante en el comportamiento estacional de la abundancia de peces. Así, esta condición ambiental fue la que con mayor frecuencia y mayor grado de asociación, se correlacionó con la abundancia de peces, seguida por la salinidad y la profundidad, las cuales también resultan influenciadas por las lluvias. También el análisis estacional de la abundancia de peces, mostró que el número total de peces y la abundancia numérica de las cinco especies más abundantes fue mayor durante la época de lluvias (Tabla 3). En este sentido, y de acuerdo con los resultados de las correlaciones cruzadas, las fluctuaciones estacionales del número total de peces, así como el número de *A. mitchilli* y *D. auratus*, estuvieron significativamente relacionadas con las fluctuaciones de las lluvias. Así, en los tres casos, los pulsos de máxima abundancia, así como sus abatimientos, fueron precedidos por los máximos y mínimos de la precipitación (Fig. 2). Aunque *C. melanopus* no presentó una relación significativa, sí presentó un patrón similar al anteriormente descrito.

La relación entre el comportamiento de la abundancia de peces y el régimen de precipitación pluvial, puede estar determinada por los patrones de producción del sistema. Esto debido a que las lluvias incrementan la descarga de los ríos y del escurrimiento de la cuenca de la laguna, aportando grandes cantidades de materia orgánica alóctona y nutrientes dentro del sistema (Castillo-Rivera *et al.* 1994). Como sucede en la mayoría de los ecosistemas estuarinos (Mann 1988), en la dinámica trófica de la laguna de Pueblo Viejo, un incremento de nutrientes estimula la ruta de herbivoría (vía fitoplancton) y el aporte de materia orgánica estimula la ruta detritívora (vía microbívoros y detritívoros). Ambas rutas, incrementan la disponibilidad de alimento durante la estación lluviosa, favoreciendo el ingreso de los organismos a la laguna. El tiempo transcurrido

Tabla 3. Resultados de las pruebas estadísticas con su correspondiente probabilidad (P), del análisis por mes y por época del número total de peces y de las siete especies más abundantes en la laguna de Pueblo Viejo. También se señalan los promedios por época climática.

	Análisis por mes		Análisis por época			
	Prueba	P	Promedio lluvias	Promedio secas	Prueba	P
Número total	H=17.69	0.089	166.23	98.12	H=0.42	0.515
<i>A. mitchilli</i>	F=1.31	0.244	89.13	44.05	F=0.64	0.425
<i>B. chrysoira</i>	F=0.87	0.571	14.37	11.88	F=0.17	0.686
<i>M. martinica</i>	F=1.31	0.244	15.83	12.93	F=0.22	0.641
<i>C. melanopus</i>	H=18.66	0.068	22.33	2.02	H=1.78	0.182
<i>D. auratus</i>	F=1.76	0.082	5.20	2.07	F=6.78	0.011
<i>L. rhomboides</i>	H=13.61	0.256	1.17	4.10	F=0.23	0.637
<i>B. gunteri</i>	H=24.02	0.013	0.07	4.71	H=5.80	0.016

entre la estimulación de ambas rutas y el incremento de los recursos tróficos de los cuales los peces se pueden alimentar, explica el efecto significativo de un mes de retraso que las lluvias ejercen sobre la abundancia de peces. Como Stoner (1986) señala, en estuarios tropicales donde la estacionalidad en la temperatura del agua y radiación solar no son grandes, la estacionalidad en las lluvias parece jugar un papel más importante.

Aunque en muchos estuarios los patrones estacionales de la abundancia de peces están determinados o reflejan patrones de reclutamiento (Castillo-Rivera *et al.* 1994), esto no parece ser el caso para *A. mitchilli*, *C. melanopus* y *D. auratus* en la laguna de Pueblo Viejo, pues sus correspondientes períodos de reclutamiento de individuos pequeños, principalmente de febrero a mayo y junio y noviembre-diciembre, no contribuyen significativamente en los picos de máxima abundancia de estas especies.

Por el contrario, los máximos pulsos de abundancia de *L. rhomboides* y *B. gunteri* durante febrero-abril (Fig. 3a), coinciden con el reclutamiento de individuos pequeños durante este período y con uno de los máximos pulsos de producción que presenta la laguna de Pueblo Viejo (Contreras 1985, 1995), por lo que los patrones de abundancia de estas especies, también se podrían relacionar con la alta producción del sistema y el consecuente aumento en la disponibilidad de los recursos tróficos. De hecho, los juveniles de muchas especies de peces, ingresan a los sistemas estuarinos, aprovechando la abundancia de alimento y las temperaturas cálidas, lo cual promueve su rápido crecimiento (Moyle y Cech 1986).

El pulso máximo de *M. martinica* en septiembre se relaciona con el máximo de lluvias durante este mes, existiendo entre ambas variables una correlación significativa a $P < 0.1$, mientras que el segundo pulso de esta especie durante abril-mayo, coincide con su período de reclutamiento

Tabla 4. Resultados de las pruebas estadísticas con su correspondiente probabilidad (P), del análisis por localidad y por hábitat del número total de peces y de las siete especies más abundantes en la laguna de Pueblo Viejo. También se señalan los promedios por hábitat.

	Análisis por localidad		Análisis por hábitat			
	Prueba	P	Promedio HIM	Promedio HID	Prueba	P
Número total	F=2.38	0.048	104.81	148.19	F=1.31	0.257
<i>A. mitchilli</i>	F=1.41	0.232	48.94	76.72	F=1.19	0.279
<i>B. chrysoira</i>	H=25.53	0.000	10.56	15.28	F=0.62	0.435
<i>M. martinica</i>	F=0.79	0.560	8.64	19.64	F=2.54	0.116
<i>C. melanopus</i>	H=2.96	0.707	18.03	2.94	F=0.17	0.685
<i>D. auratus</i>	F=0.73	0.605	2.03	4.72	H=0.65	0.419
<i>L. rhomboides</i>	H=26.70	0.000	0.17	5.58	H=16.14	0.000
<i>B. gunteri</i>	H=5.99	0.307	4.14	1.42	F=0.94	0.336

en los mismos meses. Por otro lado, el patrón anual de la abundancia de *B. chrysourea* es de difícil interpretación (Fig. 3b), probablemente determinado por los patrones de reclutamiento, y por la influencia de la precipitación y producción locales.

Así, tanto los patrones de producción del sistema, como la influencia que sobre ellos ejercen las lluvias, son las condiciones ambientales más importantes en la definición del comportamiento de la abundancia de peces en la laguna de Pueblo Viejo. La relevancia que tienen los procesos de producción sobre los pulsos de la abundancia de peces, también ha sido señalada en otras lagunas costeras en el Golfo de México (Hellier 1962, Yáñez-Arancibia *et al.* 1988, 1993).

La tendencia que mostraron las especies dominantes de la laguna de Pueblo Viejo, a mostrar sus pulsos de máxima abundancia en diferentes meses (Figuras 2 y 3), representa lo que muchos autores han llamado sucesión o programación estacional de especies. Esta progresión en los pulsos de abundancia podría tener un valor adaptativo tendiente al aprovechamiento óptimo de los recursos disponibles, permitiéndoles un adecuado reparto de recursos estacional (alimento y espacio) y en consecuencia atenuando una posible competencia entre especies, como lo han señalado otros autores (Weinstein 1985; Yáñez-Arancibia *et al.* 1988).

Con respecto a la variabilidad espacial de la abundancia, tanto el número total de peces, como la abundancia numérica de cinco de las especies analizadas, fue mayor en las localidades con presencia de vegetación sumergida (Tabla 4). Esto debido a que estos ambientes representan áreas alimentación, crianza y/o protección para peces, favoreciendo su agregación en este tipo de hábitat (Orth *et al.* 1984, Rozas y Odum 1988, Moyle y Cech 1996), lo cual ya ha sido señalado específicamente para las especies del género *Ruppia* en otros ecosistemas estuarinos (Kemp *et al.* 1984, Humphries *et al.* 1992).

A pesar de lo anterior, sólo el número de *L. rhomboides*, mostró diferencias significativas entre los dos tipos de ambientes (Tabla 4). En otros estudios se ha encontrado también, que esta especie es más abundante en zonas con vegetación sumergida (Odum y Heald 1972, Livingston 1980, Irlandi y Crawford 1997), señalando algunos autores que esto se debe a que este tipo de ambientes le representan zonas de rápido crecimiento (Levin *et al.* 1997) y de protección contra depredadores (Jordan *et al.* 1996).

Por último, *C. melanopus* y *B. gunteri* fueron las únicas especies que mostraron mayor abundancia en el hábitat de

influencia marina y sin vegetación (HIM). Este comportamiento puede estar relacionado con una segregación entre parejas de especies, que existiría entre *C. melanopus* y *A. felis*, y entre *B. gunteri* y *B. patronus*. Siendo cada una de estas parejas de la misma familia, una segregación permitiría un reparto adecuado de los recursos. Así, de acuerdo con estudios previos realizados en la laguna de Pueblo Viejo (Castillo-Rivera 1995, Kobelkowsky y Castillo-Rivera 1995), mientras *C. melanopus* es más abundante en los ambientes HIM, *A. felis* lo es en ambientes de mayor influencia dulceacuícola (HID), lo cual les permite un reparto espacial y a su vez un reparto de recursos tróficos. Con relación a *B. gunteri* y *B. patronus*, también se ha encontrado que sus patrones espaciales de abundancia están determinados por una segregación espacial entre estas especies, la cual contribuye significativamente a un reparto de los recursos tróficos (Castillo-Rivera *et al.* 1996, Castillo-Rivera y Kobelkowsky, 2000).

Resulta evidente que es difícil separar la importancia relativa de los procesos biológicos y los factores ambientales abióticos, en la determinación de la abundancia de peces. De hecho, las condiciones ambientales pueden generar modificaciones en las interacciones biológicas como la competencia y depredación (Begon *et al.* 1996). Así, en la laguna de Pueblo Viejo, tanto los procesos biológicos como los factores abióticos, actúan sinérgicamente, determinando los patrones espacio-temporales de la abundancia de peces.

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 dos revisores anónimos.

LITERATURA CITADA

- ANDREWARTHA, H. G. y L. C. BIRCH, 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago. 782 p.
- BEGON, M., J. HARPER y C. TOWNSEND, 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 3rd. Ed., Blackwell Science, Oxford. 945 p.
- CASTILLO-RIVERA, M., 1995. Aspectos ecológicos de la ictiofauna de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM. México 96 p.

- CASTILLO-RIVERA, M. y A. KOBELKOWSKY, 1993. Comportamiento ambiental de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Biotam* 5(2): 11-12.
- CASTILLO-RIVERA, M., G. MORENO y R. INIESTRA, 1994. Spatial, seasonal, and diel variation in abundance of the Bay Anchovy, *Anchoa mitchilli* (Teleostei: Engraulidae) in a tropical coastal lagoon of México. *Southwestern Naturalist* 39(3): 263-268.
- CASTILLO-RIVERA, M., A. KOBELKOWSKY y V. ZAMAYOA, 1996. Food resource partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *Journal of Fish Biology* 49(6): 1102-1111.
- CASTILLO-RIVERA, M. y A. KOBELKOWSKY, 2000. Distribution and segregation of two sympatric *Brevoortia* species (Teleostei: Clupeidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50(5): 593-598.
- CHAO, L. N., 1978. A basis for classifying Western Atlantic Sciaenidae (Teleostei: Perciformes). NOAA Tech. Rep., NMFS. Tech. Circ. 415: 1-64.
- CONTRERAS, F., 1985. Comparación hidrológica de tres lagunas costeras del estado de Veracruz, México. *Universidad y Ciencia* 2(3): 47-56.
- Contreras, F., 1995. Producción primaria fitoplanctónica en lagunas costeras. *Revista de Investigaciones Marinas* 16(1-3): 11-21.
- DAVIS, J. C., 1973. *Statistics and data analysis in geology*. John Wiley. U.S.A. 550 p.
- DECKERT, G. D. y D. W. GREENFIELD, 1987. A review of the Western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). *Copeia*, 1987(2): 182-194.
- FELLEY, J., 1989. Nekton assemblages of the Calcasieu estuary. *Contributions in Marine Science* 31: 95-117.
- FISCHER, W. (Ed.), 1978. *FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishery Area 31)*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- GALINDO, C., 1987. La teoría de la competencia y la estructura de las revoluciones científicas. *Acta Zoológica Mexicana (ns)* 19: 1-22.
- GARCÍA, E., 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 4ta. Ed., Instituto de Geografía, UNAM, México. 217 p.
- HELLIER, T. R., 1962. Fish production and biomass studies in relation to photosynthesis in the Laguna Madre of Texas. *Publications of the Institute of Marine Science, University of Texas* 8: 1-22.
- HOESE, H. D. y R. H. MOORE, 1977. *Fishes of the Gulf of Mexico. Texas, Louisiana and adjacent waters*. Texas A&M University Press. U.S.A. 327 p.
- HUMPHRIES, P., I. C. POTTER y 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.
- IRLANDI, E. A. y 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 y 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.
- KEMP, W. M., W. R. BOYNTON, R. R. TWILLEY, J. C. STEVENSON y L. G. WARD, 1984. Influence of sumersed vascular plants on ecological processes in upper Chesapeake Bay. pp. 367-394. En: V. S. KENNEDY (Comp.). *The estuary as a filter*. Academic Press, U.S.A.
- KOBELKOWSKY, A. y M. CASTILLO-RIVERA, 1995. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces:Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiologica* 5(1-2): 95-103.
- LACK, D., 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, London. 343 p.
- LEVIN, P., R. PETRIK y 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., 1980. Ontogenetic trophic relationships and stress in a coastal seagrass system in Florida. pp. 423-435. En: V. S. KENNEDY (Comp.). *Estuarine Perspectives*. Academic Press, New York.
- MANN, K. H., 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 33(4 part 2): 910-930.
- MENDENHALL, W. y T. SINCICH, 1996. *A second course in statistics. Regression analysis*. 5th. Ed., Prentice Hall, New Jersey. 899 p.
- MÉNDEZ-RAMÍREZ, I., 1993. Uso y abuso de la estadística en investigación. *Tópicos de Investigación y Posgrado* 3(2): 3-8.
- MOYLE, P. B. y J. J. CEEH, 1996. *Fishes: an introduction to ichthyology*. 3rd. Ed., Prentice-Hall, New Jersey. 590 p.
- NELSON, S. J., 1994. *Fishes of the world*. 3rd. Ed., John Wiley and Sons, New York. 600 p.
- ODUM, W. E. y E. J. HEALD, 1972. Trophic analysis of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science* 22(3): 671-738.
- ORTH, R.J., K. L. HECK y J. VAN MONTFRANS, 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationship. *Estuaries* 7(4A): 339-350.

- RESÉNDEZ-MEDINA, A. y A. KOBELKOWSKY, 1991. Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del Golfo de México, México. *Universidad y Ciencia* 8(15): 91-110.
- ROZAS, L. P. y W. E. ODUM, 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: Testing the roles of food and refuge. *Oecologia* 77(1): 101-106.
- STONER, A. W., 1986. Community structure of the demersal fish species of laguna Joyuda, Puerto Rico. *Estuaries* 9(2): 142-152.
- WEINSTEIN, M. P., 1985. Distributional ecology of fishes inhabiting warm-temperate and tropical estuaries: Community relationships and implications. pp. 285-309. En: A. YÁÑEZ-ARANCIBIA (Comp.). *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration*. UNAM Press, México.
- WHITEHEAD, P. J. P., 1985. *FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf herrings. Part 1-Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae*. FAO Fish Synop., (125) Vol. 7, Pt.1:303 p.
- WHITEHEAD, P. J. P., G. J. NELSON y T. WONGRATANA, 1988. *FAO species catalogue. Vol.7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part 2. Engraulidae*. FAO Fish Synop., (125) Vol.7, Pt.2: 305-579 p.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. LARA-DOMÍNGUEZ, J. ROJAS-GALAVIZ, P. SÁNCHEZ-GIL, J. W. DAY y G. J. MADDEN, 1988. Seasonal biomass and diversity of estuarine fishes coupled with tropical habitat heterogeneity (southern Gulf of Mexico). *Journal of Fish Biology* 33 (Supplement A): 101-200.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. LARA-DOMÍNGUEZ y J. W. DAY, 1993. Interactions between mangrove and seagrass habitats mediated by estuarine nekton assemblages: coupling of primary and secondary production. *Hydrobiologia* 264: 1-12.
- ZAR, J. H., 1996. *Biostatistical analysis*. 3rd. Ed., Prentice Hall, New Jersey. 662 p.

Recibido: 26 de agosto de 2000.

Aceptado: 15 de diciembre de 2000.