

Variación nictímera y estacional de la abundancia, riqueza y especies dominantes de peces, en un ambiente salobre de sustrato blando

Diel and seasonal variation of abundance, richness and dominant species of fishes, in an estuarine soft bottom environment

Manuel Castillo-Rivera,
Rocío Zárate
y Selene Ortiz

Laboratorio de Peces, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Avenida San Rafael Atlixco -186, Colonia Vicentina. 09340 México, D.F. e-mail: crma@xanum.uam.mx

Castillo-Rivera, M., R. Zárate y S. Ortiz. 2005. Variación nictímera y estacional de la abundancia, riqueza y especies dominantes de peces, en un ambiente salobre de sustrato blando. *Hidrobiológica* 15 (2 Especial): 227-238.

RESUMEN

A través de seis ciclos bimestrales de 24-h, se evaluaron los cambios temporales en una comunidad de peces de la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz. Utilizando un chichorro playero, se capturó un total de 17,660 individuos, registrándose 54 especies, siendo las dominantes *Anchoa mitchilli*, *Cathorops melanopus*, *Membras martinica* y *Bairdiella chrysoura*. Las familias mejor representadas fueron Sciaenidae, Ariidae, Engraulidae, Gerreidae y Gobiidae, existiendo nuevos registros para el sistema, *Prionotus tribulus*, *Eucinostomus gula*, *Centropomus mexicanus*, *Cynoscion nothus* y *Lupinoblennius nicholsi*. Las variables ambientales no mostraron diferencias significativas entre horas ($P_s > 0.9$), mientras que el patrón nictímero del número y peso de individuos capturados fue consistente en todos los ciclos, presentando regularmente un máximo al anochecer, valores altos durante la noche, pulsos eventuales más pequeños al amanecer y bajas abundancias durante el día. Así, en cuatro de los seis ciclos, la abundancia fue significativamente mayor durante la noche ($P_s < 0.05$). La riqueza de especies siempre fue mayor durante la noche, mientras que el número de especies dominantes fue regularmente mayor durante el día. La especie que predominó durante la noche fue *A. mitchilli*, mientras que durante el día, predominaron *M. martinica* y *A. mitchilli*. La abundancia, riqueza y número de especies dominantes no se correlacionaron ($P_s > 0.05$) con la marea, salinidad y temperatura, por lo que la variabilidad nictímera de la estructura de la comunidad parece estar influenciada principalmente por el ciclo luz-oscuridad (día y noche), lo que a su vez se puede relacionar con estrategias de alimentación y de protección contra la depredación. Estacionalmente, aunque los promedios mensuales de las variables ambientales no se correlacionaron con los parámetros de la comunidad ($P_s > 0.2$), los procesos de producción, precipitación y salinidad, parecen determinar en mayor grado el comportamiento de la estructura de la comunidad.

Palabras clave: Tropical, Ciclos de 24-h, Laguna Costera, Comunidades ícticas, Nictemeral.

ABSTRACT

The diel and seasonal changes of a fish community in Pueblo Viejo coastal lagoon, Veracruz, Mexico, were analyzed through six two-monthly 24-h cycles. A total of 17,660 individuals corresponding to 54 species were captured using a seine beach net. The dominant species were: *Anchoa mitchilli*, *Cathorops melanopus*,

Membras martinica and *Bairdiella chrysoura*. The most important families were: Sciaenidae, Ariidae, Engraulidae, Gerreidae and Gobiidae. Five species, *Prionotus tribulus*, *Eucinostomus gula*, *Centropomus mexicanus*, *Cynoscion nothus* and *Lupinoblennius nicholsi* represent new records for this ecosystem. The environmental variables did not show significant differences among hours ($P_s > 0.9$), whereas the number and weight of captured individuals showed a regular pattern with a maximum peak at dusk, high values during the night, eventual smaller pulses at dawn and low values during the day. The abundance was significantly greater during the night in four of the six cycles analyzed ($P_s < 0.05$). Species richness was always greater during the night. In contrast, the number of dominant species was regularly greater during the day. The dominant species during the night was *A. mitchilli*, while *M. martinica* and *A. mitchilli* predominated during the day. Total fish capture, species richness and dominant species index were not significantly correlated ($P_s > 0.05$) with tide, salinity or temperature. Therefore the diel variation of community structure seems to be mainly influenced by the light-darkness cycle (day and night), and this can be related with feeding and predation avoidance strategies. Although monthly means of the environmental variables did not show significant correlation with the community parameters ($P_s > 0.2$), the behavior of the fish community structure seems to be mainly determined by production processes, rainfall and salinity.

Key words: Tropical, 24-h cycles, Coastal lagoon, Fish communities, Nictthemeral.

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de peces en estuarios muestran fluctuaciones tanto en ciclos de 24 horas, como durante el año, las cuales son implícitas a sus historias de vida. Así, la simple periodicidad diaria de salida y puesta del sol, afecta la conducta y actividad de los peces. En este sentido, se pueden reconocer patrones a lo largo del día relacionados con la habilidad de los peces para detectar presas, evadir depredadores, agregarse o reproducirse, los cuales tienden a variar en el ciclo diario de luz-oscuridad, existiendo especies con hábitos típicamente diurnos, nocturnos y crepusculares (Wootton, 1990; Helfman, 1993; Moyle & Cech, 2000). A pesar de lo anterior, los estudios que consideran la variabilidad de las comunidades de peces en ciclos de 24 horas, son extremadamente escasos. La mayor información al respecto, se encuentra principalmente orientada a ecosistemas fríos y templados, y relacionada con la actividad trófica de las especies (Lowe-McConnell, 1987; Potts, 1990; Helfman, 1993). En el presente trabajo se prefiere utilizar la acepción de nictímero(a) en lugar de la errónea castellanización "nictemeral" (derivada del mal uso de "nictthemeral" en el idioma inglés), para hablar de los fenómenos que tienen la duración de un solo día (Real Academia Española, 2001).

En cuanto a la variabilidad estacional, se ha encontrado que el comportamiento de variables ambientales como la salinidad, temperatura y régimen de precipitación puede influir en los movimientos de los peces (Stoner, 1986; Lowe-McConnell, 1987; Wootton, 1990; Moyle & Cech, 2000). Particularmente para el Golfo de México, se han estudiado las variaciones nictímeras y estacionales de las comunidades de peces, en la parte norte (Livingston, 1976; Ross *et al.*, 1987), sur (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1982) y Caribe (Stoner, 1991), aun-

que algunos de estos estudios muestran ciertas irregularidades en la periodicidad de los muestreos, tanto a nivel nictímero, como a nivel estacional.

En este sentido, el presente trabajo tiene por objetivo contribuir al conocimiento y análisis del comportamiento nictímero y estacional de la abundancia total, riqueza de especies y número de especies dominantes de peces, en un ambiente de sustrato blando en la laguna costera de Pueblo Viejo, Veracruz.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La laguna de Pueblo Viejo se encuentra al norte del estado de Veracruz, entre los paralelos 22°05' y 22°13' N y los meridianos 97°50' y 97°57' W (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, por lo que se le podría considerar como una laguna de comunicación restringida (Kjerfve, 1986). El sistema es relativamente pequeño, con una superficie aproximada de 88.7 km², presentando 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, clorofilas y producción primaria del sistema muestran dos pulsos máximos, uno durante marzo-abril y el otro en septiembre-octubre (Cruz-Romero, 1973; Contreras, 1985; De la Lanza & Cantú, 1986).

La posición geográfica de esta laguna es de gran importancia por ubicarse entre dos grandes regiones zoogeográficas (Moyle & Cech, 2000), la Región Templado Cálido (Provincia Carolina) y la Región Tropical (Provincia Caribeña)

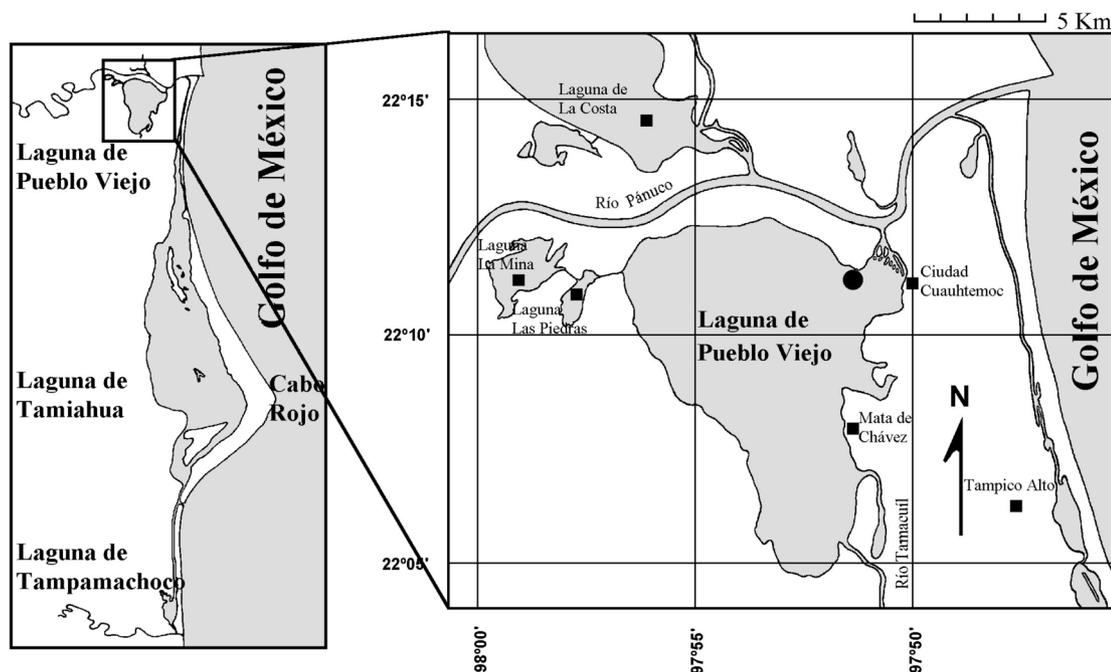


Figura 1. Ubicación geográfica, toponimia del área de estudio y sitio de muestreo (●).

del Atlántico Occidental, lo que la define como un área importante en términos de variabilidad biogeográfica regional y diversidad de especies (Castillo-Rivera *et al.*, 2002).

Colecta de material biológico. Se consideraron seis series de muestreos bimensuales durante un año (noviembre de 1989 a septiembre de 1990), y en cada uno se colectaron peces cada dos horas en ciclos completos de 24 horas (12 muestras), excepto durante el mes de noviembre, cuando se realizaron sólo tres colectas diurnas y tres nocturnas (en total 66 colectas), en una localidad sin vegetación sumergida y de substrato blando (Figura 1). Se utilizó para el efecto, un chinchorro playero de 30 m de longitud por un metro de profundidad, con una luz de malla de 1 cm. A cada especie, se le determinó su abundancia en número y con el auxilio de una balanza OHAUS, con 0.001 g de precisión, también se le determinó la abundancia en peso.

Adicionalmente, en cada colecta se midió la salinidad (Refractómetro AO-10419) y la temperatura (termómetro de cubeta). También se consideraron el nivel del agua (m)-efecto de la marea- (Calendarios de Mareas, Instituto de Geografía) y los promedios mensuales de precipitación de acuerdo con García (1988).

Análisis de datos. Para determinar si el número de especies colectadas fue representativo para cada ciclo de muestreos, se realizaron gráficas del número de especies colectadas de forma acumulada con respecto al número de

muestreos ordenados cronológicamente (curvas especies-muestras) (Brower *et al.*, 1990).

Se realizaron pruebas de inferencia estadística para comparación de promedios, con el fin de analizar los principales patrones de comportamiento de las variables. Inicialmente, se evaluó si existía homoscedasticidad entre las muestras por medio de una prueba de Levene (95%). Si se cumplía con este supuesto se aplicó un análisis de varianza de una vía, empleando una transformación logarítmica $[\text{Log}_e(x+1)]$ en los casos necesarios (Sokal & Rohlf, 1995). Si aún después de esta transformación de los datos, no se satisfizo este supuesto, se utilizó el análisis equivalente no paramétrico de Kruskal-Wallis (Siegel & Castellan, 1988). El grado de asociación entre dos variables se determinó de acuerdo a análisis de correlación simple (Zar, 1999). A nivel de la comunidad, la "riqueza de especies" (S) se determinó como el número de especies presentes en cada colecta, mientras que el número de especies dominantes se determinó de acuerdo con el número de Hill (N2): $N2 = 1/\lambda$, donde λ es el índice de dominancia no sesgado de Simpson (Ludwig & Reynolds, 1988; Krebs, 1999).

RESULTADOS

Durante el período de estudio la temperatura mostró un promedio de 25.5°C con un valor mínimo de 15.5°C y un máximo de 34.0°C, mientras que la salinidad presentó un promedio de

13.6 ‰ con un valor mínimo de 0.5 ‰ y un máximo de 24.0 ‰. En relación con la variabilidad nictémera, los promedios por hora de la temperatura y salinidad (Figura 2), mostraron los valores más altos de 12:00 h a 18:00 h. Sin embargo estos promedios no mostraron diferencias significativas para ninguna de estas dos variables ($P_s > 0.9$). Por su parte, el nivel del agua (efecto de la marea), tendió a mostrar los valores más altos de 02:00 h a 10:00 h, pero sin presentar diferencias significativas entre sus promedios ($P = 0.94$). En cada uno de los seis ciclos nictémeros la salinidad no se correlacionó con el nivel del agua ($P_s > 0.1$), mientras que la temperatura mostró correlaciones significativas con el nivel del agua ($P_s < 0.03$) sólo en julio (de manera inversa) y en septiembre (de manera directa). Estacionalmente, tanto los promedios mensuales de temperatura, como los de salinidad mostraron diferencias significativas entre meses ($P_s < 0.001$), existiendo una evidente relación inversa entre la salinidad y la precipitación (Figura 3).

Composición de especies. Durante los seis ciclos nictémeros realizados se colectaron 17,660 individuos, con un peso de 42,000 g., correspondientes a 14 órdenes, 24 familias, 44 géneros y 54 especies (Tabla 1). Las familias mejor representadas fueron Sciaenidae, Ariidae, Engraulidae, Gerreidae y Gobiidae. Del total de especies registradas, *Prionotus tribulus*, *Eucinostomus gula*, *Centropomus mexicanus*, *Cynoscion nothus* y *Lupinoblennius nicholsi* representan nuevos registros a nivel de especie para la laguna de Pueblo Viejo. El número de especies colectadas de forma acumulada con respecto al número de muestreos ordenados cronológicamente (curvas especies-muestras), para cada uno de los seis ciclos, se muestra en la Figura 4.

Con relación al total del número de individuos capturados, la comunidad de peces estuvo dominada por cuatro especies, *Anchoa mitchilli* (13,802), *Cathorops melanopus* (864), *Membras martinica* (681) y *Bairdiella chrysoura* (561), las cuales representaron el 90.08% en número y el 61.25% en peso, del total de

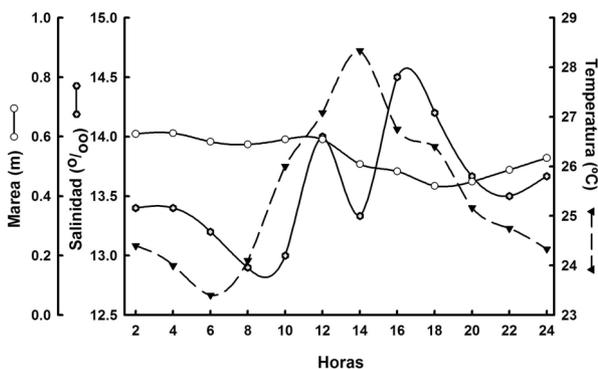


Figura 2. Comportamiento nictémero de los promedios por hora de temperatura, salinidad y nivel del agua (efecto de marea), en la laguna de Pueblo Viejo.

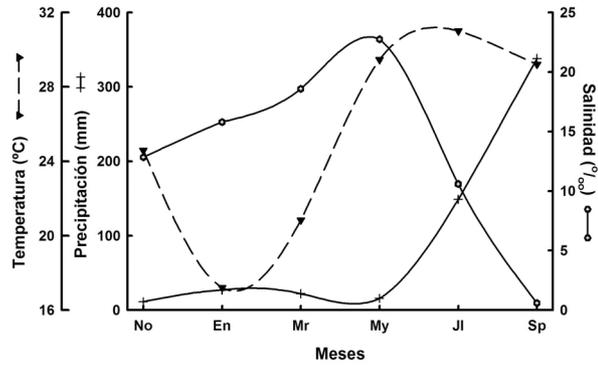


Figura 3. Comportamiento estacional de los promedios mensuales de temperatura, salinidad y precipitación (de acuerdo con García, 1988), en la laguna de Pueblo Viejo.

especies registradas.

Variación Nictémera. El comportamiento de la abundancia total de peces (número y peso, Figura 5) y el de la riqueza de especies y número de especies dominantes -N2- (Figura 6), mostraron un patrón consistente en los seis ciclos nictémeros analizados.

Noviembre. La abundancia en número y peso (Figura 5a) mostró pulsos en horas de la noche (20:00 a 24:00 h) y valores bajos al medio día y durante la tarde (de 12:00 a 16:00 h). Durante la noche, los promedios de la abundancia en número (\bar{x}

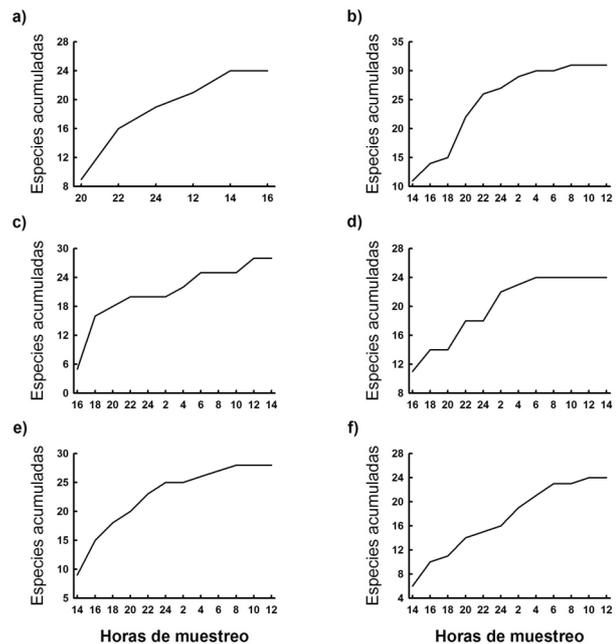


Figura 4. Número acumulado de especies capturadas, de acuerdo al orden cronológico en que se realizaron cada uno de los muestreos nictémeros. a) noviembre, b) enero, c) marzo, d) mayo, e) julio y f) septiembre.

Tabla 1. Orden, familia, género, especie, autor y año, de las especies de peces colectadas en la laguna de Pueblo Viejo, Veracruz, en los seis ciclos nictémeros realizados durante un año.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	AUTOR Y AÑO
Rajiformes	Dasyatidae	<i>Dasyatis sabina</i>	(Lesueur, 1824)
Elopiformes	Elopidae	<i>Elops saurus</i>	Linnaeus, 1766
Anguiliformes	Ophichthidae	<i>Myrophis punctatus</i>	Lütken, 1851
		<i>Ophichthus gomesi</i>	(Castelnau, 1855)
Clupeiformes	Engraulidae	<i>Anchoa hepsetus</i>	(Linnaeus, 1758)
		<i>Anchoa mitchilli</i>	(Valenciennes, 1848)
		<i>Cetengraulis edentulus</i>	(Cuvier, 1829)
	Clupeidae	<i>Brevoortia gunteri</i>	Hildebrand, 1948
		<i>Brevoortia patronus</i>	Goode, 1878
		<i>Dorosoma cepedianum</i>	(Lesueur, 1818)
		<i>Dorosoma petenense</i>	(Günther, 1867)
Siluriformes	Ariidae	<i>Ariopsis felis</i>	(Linnaeus, 1766)
		<i>Bagre marinus</i>	(Mitchill, 1815)
		<i>Cathorops melanopus</i>	(Günther, 1864)
Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus foetens</i>	(Linnaeus, 1766)
Batrachoidiformes	Batrachoididae	<i>Opsanus beta</i>	(Goode & Bean, 1879)
		<i>Porichthys porosissimus</i>	(Valenciennes, 1837)
Mugiliformes	Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i>	Linnaeus, 1758
		<i>Mugil curema</i>	Valenciennes, 1836
Atheriniformes	Atherinidae	<i>Membras martinica</i>	(Valenciennes, 1835)
		<i>Menidia beryllina</i>	(Cope, 1866)
Gasterosteiformes	Syngnathidae	<i>Syngnathus scovelli</i>	(Evermann & Kendall, 1896)
Beloniformes	Belonidae	<i>Strongylura marina</i>	(Walbaum, 1792)
		<i>Strongylura notata</i>	(Poey, 1860)
Scorpaeniformes	Triglidae	<i>Prionotus tribulus</i>	Cuvier, 1829
Perciformes	Centropomidae	<i>Centropomus mexicanus</i>	(Bocourt, 1868)
	Carangidae	<i>Caranx hippos</i>	(Linnaeus, 1766)
		<i>Selene setapinnis</i>	(Mitchill, 1815)
	Gerreidae	<i>Diapterus auratus</i>	Ranzani, 1840
		<i>Diapterus rhombeus</i>	(Cuvier, 1829)
		<i>Eucinostomus gula</i>	(Quoy & Gaimard, 1824)
		<i>Eucinostomus melanopterus</i>	(Bleeker, 1863)
	Sparidae	<i>Archosargus probatocephalus</i>	(Walbaum, 1792)
		<i>Lagodon rhomboides</i>	(Linnaeus, 1766)
	Polynemidae	<i>Polydactylus octonemus</i>	(Girard, 1858)
	Cichlidae	<i>Oreochromis sp.</i>	
	Sciaenidae	<i>Bairdiella chrysoura</i>	(Lacépède, 1802)
		<i>Bairdiella ronchus</i>	(Cuvier, 1830)
		<i>Bairdiella sp.</i>	
		<i>Cynoscion arenarius</i>	Ginsburg, 1929
		<i>Cynoscion nothus</i>	(Halbrook, 1855)
		<i>Leiostomus xanthurus</i>	Lacépède, 1802
		<i>Micropogonias undulatus</i>	(Linnaeus, 1766)
		<i>Pogonias cromis</i>	(Linnaeus, 1766)
	Blenniidae	<i>Chasmodes bosquianus</i>	(Lacépède, 1800)
		<i>Lupinoblennius nicholsi</i>	(Tavolga, 1954)
	Gobiidae	<i>Evorthodus lyricus</i>	(Girard, 1858)
		<i>Gobionellus boleosoma</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)
		<i>Gobionellus oceanicus</i>	(Pallas, 1770)
		<i>Gobiosoma boscii</i>	(Lacépède, 1800)
	Trichiuridae	<i>Trichiurus lepturus</i>	Linnaeus, 1758
Pleuronectiformes	Paralichthyidae	<i>Citharichthys spilopterus</i>	Günther, 1862
	Cynoglossidae	<i>Symphurus plagiusa</i>	(Linnaeus, 1766)
	Achiridae	<i>Achirus lineatus</i>	(Linnaeus, 1758)

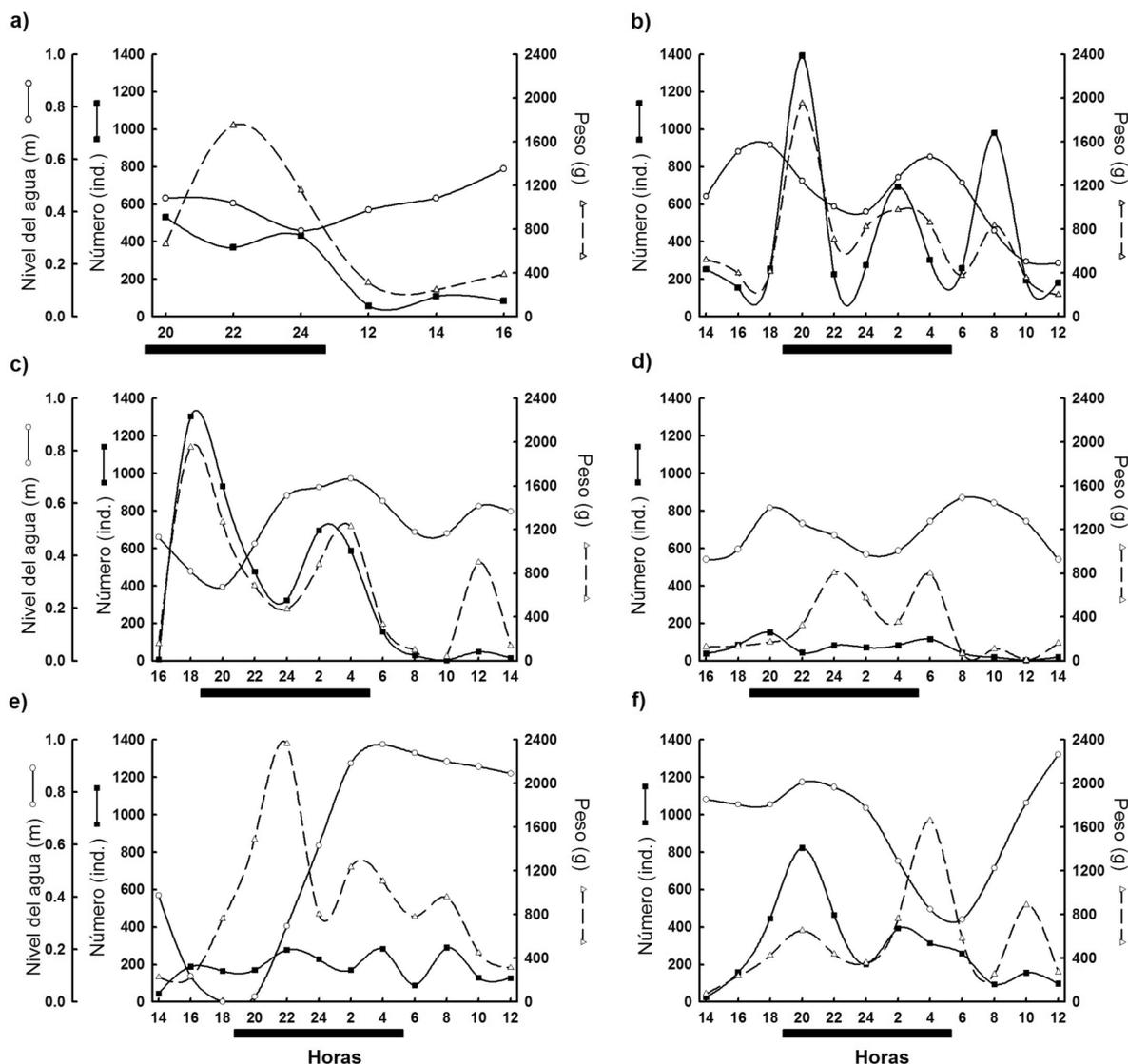


Figura 5. Comportamiento nictímero de la abundancia total de peces en número y peso, y del nivel del agua (efecto de la marea), en la laguna de Pueblo Viejo, durante cada uno de los ciclos de 24-h realizados. a) noviembre, b) enero, c) marzo, d) mayo, e) julio y f) septiembre. Las horas correspondientes a muestreos nocturnos se señalan con una línea.

443.33) y en peso ($\bar{x} = 1,189.46$), fueron mayores a los promedios obtenidos durante el día (respectivamente, $\bar{x}=83.00$ y $\bar{x}=312.74$). La riqueza de especies (Figura 6a) presentó sus valores más altos durante horas nocturnas (22:00 a 24:00 h), siendo mayor el promedio durante la noche ($\bar{x}=11.3$) que en el día ($\bar{x}=10.0$). Por el contrario, N2 presentó un pulso a las 12:00 h y otro a las 16:00 h, manteniéndose en general valores bajos durante la noche (20:00 a 24:00 h; $\bar{x}=1.3$) y altos durante el día ($\bar{x}=4.2$). Durante las horas luz, tendieron a dominar *C. melanopus* y *M. martinica*, mientras que durante las nocturnas dominó *A. mitchilli*.

Enero. La abundancia en número y peso mostraron dos máximos (Figura 5b), uno al amanecer (08:00 h) y otro al anoecer (20:00 h), presentando en general valores altos durante la noche.

Así, los promedios en número ($\bar{x}=577.40$) y peso ($\bar{x}=1,060.28$) en la noche, fueron más grandes que los promedios obtenidos durante el día (número: $\bar{x}=324.43$, peso: $\bar{x}=441.05$). Con respecto a la riqueza (Figura 6b), ésta presentó dos pulsos importantes en la noche (20:00 y 04:00 h) y su valor promedio durante este período ($\bar{x}=13.2$), fue mayor al promedio del día ($\bar{x}=9.0$). Inversamente, N2 presentó valores altos durante las horas de luz (10:00 a 18:00 h; $\bar{x}=2.1$) y valores bajos durante la noche (20:00 a 04:00 h; $\bar{x}=1.1$). En general, *A. mitchilli* fue la especie dominante tanto en la noche como en el día, acompañada por *M. curema* en las horas luz.

Marzo. Se observaron dos pulsos en número y peso (Figura 5c), uno al anoecer (de 18:00 a 20:00 h) y otro durante

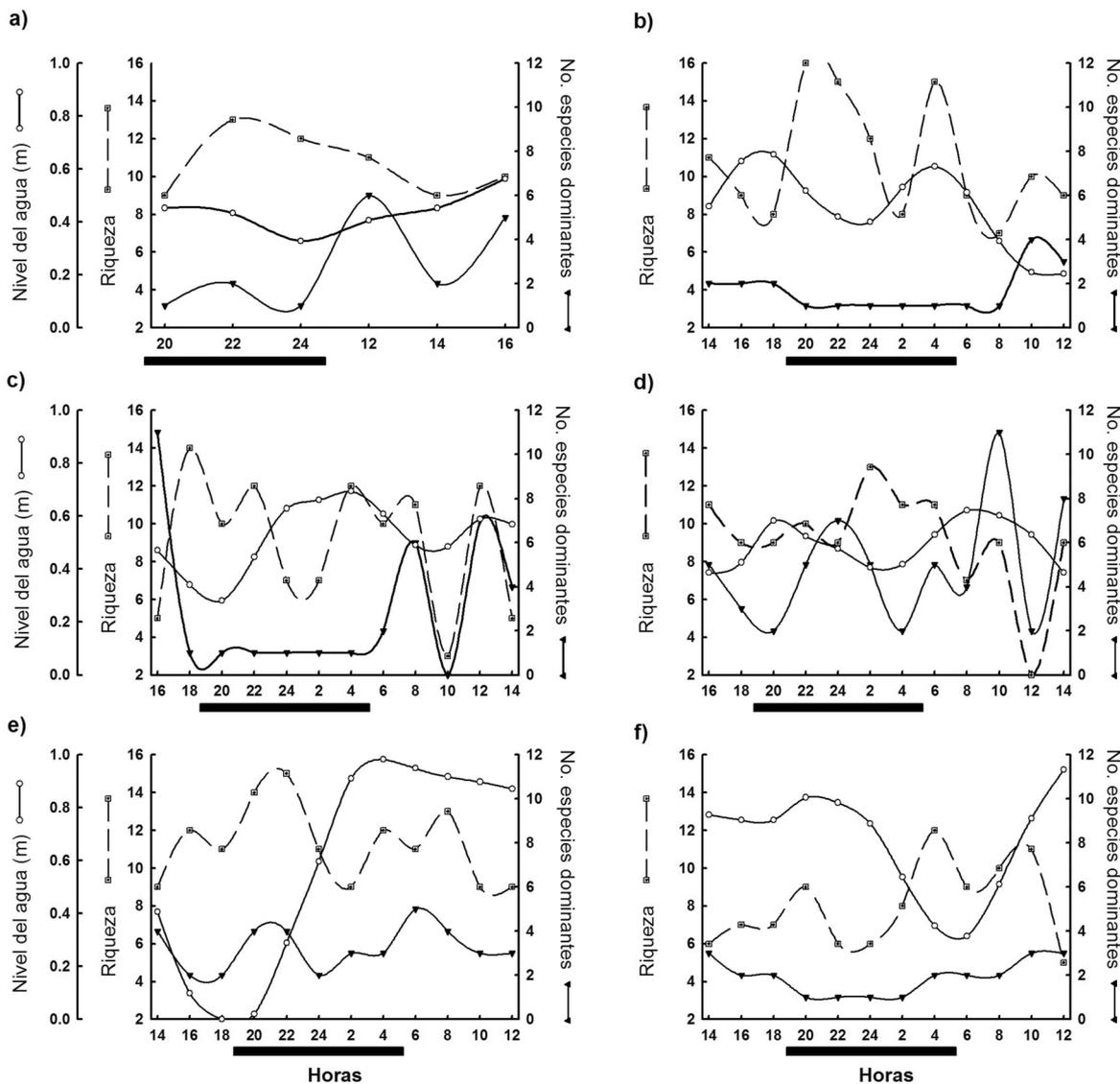


Figura 6. Comportamiento nictémero de la riqueza, número de especies dominantes y del nivel del agua (efecto de la marea), en la laguna de Pueblo Viejo, durante cada uno de los ciclos de 24-h realizados. a) noviembre, b) enero, c) marzo, d) mayo, e) julio y f) septiembre. Las horas correspondientes a muestreos nocturnos se señalan con una línea.

la noche (de 02:00 a 04:00 h). Así, el promedio en número durante la noche ($\bar{x}=603.00$) fue más del doble que durante el día ($\bar{x}=223.00$) y de manera similar el promedio en peso de la noche ($\bar{x}=907.43$) fue mayor que el del día ($\bar{x}=516.81$). En este ciclo, la riqueza de especies (Figura 6c) mostró pulsos al anochecer (18:00 h), durante la noche (04:00 y 22:00 h) y en el día (08:00 y 12:00 h), siendo más grande el promedio nocturno ($\bar{x}=9.6$), que el diurno ($\bar{x}=8.6$). Por otra parte, N2 presentó tres pulsos durante las horas luz (16:00, 08:00 y 12:00 h), por lo que el valor promedio durante el día ($\bar{x}=5.1$) fue mayor al de la noche ($\bar{x}=1.2$). En este ciclo, *A. mitchilli* fue la especie dominante tanto en la noche, como en el día.

Mayo. El comportamiento de la abundancia presentó dos pulsos en número (Figura 5d), uno al anochecer (de 18:00 a 20:00 h) y el otro al amanecer (de 04:00 a 06:00 h), mientras que la abundancia en peso mostró sus valores más altos en la noche. Los promedios nocturnos en número ($\bar{x}=85.80$) y en peso ($\bar{x}=444.61$), fueron mayores a los promedios diurnos (respectivamente, $\bar{x}=45.71$ y $\bar{x}=200.28$). La riqueza de especies (Figura 6d) mostró dos pulsos, uno durante la noche (02:00 h) y otro en la tarde (14:00 a 16:00 h), tendiendo a presentar valores más altos durante la noche ($\bar{x}=10.4$), que en el día ($\bar{x}=8.3$). En este ciclo, N2 presentó pulsos durante el día, a las 10:00 y 14:00 h ($\bar{x}=5.3$) y en la noche, de las 22:00 a 02:00 h ($\bar{x}=4.3$). *Anchoa mitchilli*, *A. hepsetus* y *C. melanopus* dominaron duran-

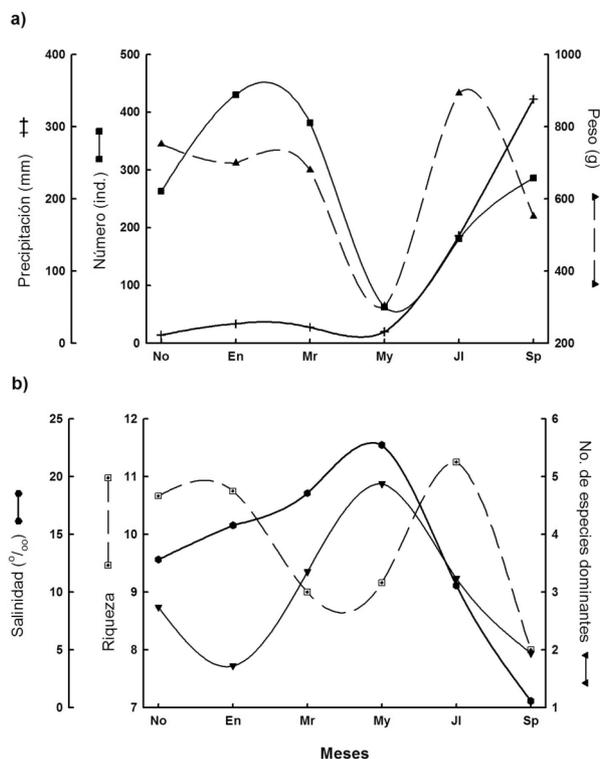


Figura 7. Comportamiento estacional de la abundancia en número y peso (a), y de la riqueza y número de especies dominantes (b), durante cada uno de los meses analizados

te la noche, mientras que en el día dominaron *M. martinica* y *B. gunteri*.

Julio. Se observó que la abundancia en número y en peso presentaron dos pulsos (Figura 5e), uno durante la noche (22:00 y 04:00 h) y otro durante el día (08:00 h). Aún así, los promedios en número ($\bar{x}=225.80$) y en peso ($\bar{x}=1,398.80$) durante la noche, fueron mayores a los promedios presentados durante el día (número: $\bar{x}=148.00$, peso: $\bar{x}=530.62$). En este mes, la riqueza (Figura 6e) presentó sus valores más altos durante las horas nocturnas (20:00 a 22:00 y 04:00 h), por lo que el promedio nocturno ($\bar{x}=12.2$) fue mayor al diurno ($\bar{x}=10.6$). Por su parte N2 presentó valores altos en el día (06:00 a 14:00 h) y la noche (20:00 a 22:00 h), aunque el promedio diurno ($\bar{x}=3.4$) fue mayor al nocturno ($\bar{x}=3.1$). En este ciclo, durante las horas de oscuridad las especies dominantes fueron *A. mitchilli*, *C. melanopus* y *B. chrysoura*, y durante las horas de luz tendieron a dominar *A. mitchilli*, *B. chrysoura* y *M. martinica*.

Septiembre. La abundancia en número (Figura 5f) fue mayor durante horas nocturnas (18:00 a 22:00 h; $\bar{x}=439.00$) y baja durante horas diurnas (de 08:00 a 16:00 h; $\bar{x}=176.86$), mientras que la abundancia en peso mostró un pulso durante la noche (04:00 h; $\bar{x}=774.95$) y otro durante el día (10:00 h; $\bar{x}=391.58$). La riqueza (Figura 6f) presentó valores altos durante la noche (20:00

y 04:00 h) y en el día (08:00 y 10:00 h), con un promedio nocturno ($\bar{x}=8.20$) mayor al diurno ($\bar{x}=8.0$). En este último ciclo, N2 presentó valores altos durante las horas de luz (de 08:00 a 14:00 h; $\bar{x}=2.3$), y bajos durante las horas de oscuridad (20:00 a 02:00 h; $\bar{x}=1.4$). En la noche la especie dominante fue *A. mitchilli* y durante el día lo fueron *C. melanopus*, *A. mitchilli* y *M. martinica*.

La abundancia en número mostró diferencias significativas entre el día y la noche ($P_s < 0.05$), durante noviembre, julio y septiembre, mientras que la abundancia en peso las mostró en noviembre, enero y julio. La riqueza mostró diferencias significativas entre día y noche, sólo en el mes de enero, mientras que el N2 las mostró en noviembre, enero, marzo y septiembre. Asimismo, considerando cada uno de los seis ciclos nictímeros analizados, se observó que el nivel del agua no presentó correlaciones simples significativas ($P_s > 0.05$) con la abundancia, riqueza de especies y número de especies dominantes -N2- (Figura 5 y 6).

Variación Estacional. A lo largo del año, la abundancia en número y en peso presentaron dos máximos, uno durante enero-marzo (época seca) y otro en julio-septiembre (época de lluvias), presentándose en ambos casos los valores más bajos en mayo (Figura 7a). De estos dos pulsos, el mayor en número fue en la época seca y el más grande en peso fue en la época lluviosa. Lo anterior indica que en enero-marzo predominan individuos de tallas pequeñas, mientras que en julio-septiembre predominan individuos de tallas más grandes, aunque el peso promedio por individuo (gramos/individuos) no mostró diferencias significativas entre estas épocas ($P=0.578$). A pesar de que la abundancia en número fue significativamente diferente entre meses ($P=0.002$), los promedios mensuales del peso no mostraron este tipo de diferencias ($P=0.108$). En relación con la riqueza de especies, existieron diferencias significativas ($P=0.038$) entre los promedios mensuales, con pulsos en enero y en julio. Similarmente, los valores mensuales del número de especies dominantes también mostraron diferencias ($P < 0.001$), presentando un pulso importante de marzo a julio (Figura 7b).

A pesar que los promedios mensuales de número, peso, riqueza y número de especies dominantes, no se correlacionaron en forma significativa ($P_s > 0.20$) con los correspondientes promedios mensuales de las variables ambientales, el comportamiento estacional de la salinidad, guardó una relación aparentemente inversa con la riqueza y directa con el número de especies dominantes (Figura 7b).

DISCUSION

Del elenco sistemático reportado (Tabla 1), las familias mejor representadas comprenden componentes estuarinos típicamente tropicales, como Ariidae, Gerreidae y Gobiidae, y

componentes cálido templados, como algunas de las especies de Sciaenidae y Clupeidae (Stoner, 1986; Moyle & Cech, 2000), lo que concuerda con la posición limítrofe del sistema estudiado (Figura 1), entre las dos grandes regiones zoogeográficas del Atlántico Occidental, la templado cálido (provincia Carolina) y la tropical (provincia Caribeña).

En general, las curvas especies-muestras de los seis ciclos nictímeros (Figura 4), mostraron un comportamiento asintótico, indicando que para cada mes se tiene representada adecuadamente la riqueza de especies (Brower *et al.*, 1990). En este sentido, del total de 54 especies colectadas (Tabla 1), cinco (*P. tribulus*, *E. gula*, *C. mexicanus*, *C. nothus* y *L. nicholsi*) representan nuevos registros para la Laguna de Pueblo Viejo, ya que estas especies no habían sido reportadas previamente (Kobelkowsky, 1991; Castillo-Rivera *et al.*, 1997; 2002). Resulta importante señalar que cuatro de estas cinco especies (exceptuando *C. mexicanus*) fueron capturadas durante la noche, lo que explicaría su ausencia en dos de los estudios previos (Kobelkowsky, 1991; Castillo-Rivera *et al.*, 2002), los cuales se basaron en muestreos diurnos (horas luz).

En relación con la abundancia relativa global, las especies dominantes en número fueron *A. mitchilli*, *C. melanopus*, *M. martinica* y *B. chrysoura*, las cuales también fueron dominantes en peso. En estuarios subtropicales de Florida, E.E.U.U., *A. mitchilli* también es la especie dominante (Snelson & Johnson, 1995; Tremain & Adams, 1995; Fraser, 1997), mientras que en estuarios templados cálidos del norte del Golfo de México, junto a ésta especie resultan numéricamente importantes otras que incluyen representantes de las familias Sciaenidae, Ariidae, Atherinidae y Clupeidae (Sheridan, 1983; Felley, 1989; Hook, 1991). Tomando en consideración lo anterior, se puede señalar que el patrón de especies dominantes observado en la laguna de Pueblo Viejo, es más del tipo de los estuarios de la provincia Carolina, que de los estuarios típicamente tropicales.

En general el comportamiento nictímero de la abundancia fue consistente en los seis ciclos realizados (Figura 5). Así, el número de individuos capturados regularmente presentó un máximo al anochecer (18:00-20:00 h), con valores altos durante la noche y pulsos eventuales más pequeños al amanecer (06:00 h). La abundancia durante el día siempre fue menor que durante la noche, con pulsos eventuales pequeños al medio día (12:00-14:00 h). Un patrón nictímero similar lo presentó la abundancia en peso, aunque en este caso, las diferencias entre día y noche tendieron a ser más acentuadas. En este sentido diferentes autores han señalado para distintas comunidades de peces, que durante las horas de penumbra (amanecer y anochecer), existen importantes pulsos de actividad de las especies (Lubbers *et al.*, 1990; Helfman, 1993).

Así, a nivel de comunidad, los pulsos nictímeros al amanecer y al anochecer de la abundancia total de peces en la laguna de Pueblo Viejo, pueden reflejar el período de transición entre el inicio y finalización de la actividad de especies diurnas y nocturnas (Helfman, 1993), generándose una superposición de poblaciones que explican los pulsos de abundancia durante estos períodos. A nivel poblacional, estos pulsos pueden estar influenciados también por el comportamiento nictímero de la abundancia de muchas especies de peces pequeños, las cuales presentan pulsos al amanecer y al anochecer, como una estrategia de evasión de la depredación, ya que durante períodos de penumbra los peces pueden aún detectar eficientemente a sus presas y a su vez los riesgos de ser detectados por sus depredadores se ven atenuados, implicando esto una negociación ("trade off"), entre la alimentación y el riesgo de depredación (Clark & Levy, 1988; Wootton, 1990).

Las mayores abundancias durante la noche, sugieren un patrón de comportamiento principalmente nocturno de la comunidad de peces de la laguna de Pueblo Viejo, el cual no había sido evaluado previamente y podría estar relacionado también con estrategias de protección contra la depredación. La carencia de significación estadística en las diferencias de las abundancias entre el día y la noche en algunos de los ciclos nictímeros, se puede deber, de acuerdo con Hobson *et al.* (1981), a que existen especies diurnas que cesan su actividad relativamente tarde y especies nocturnas que inician su actividad durante la penumbra, produciendo un amplio período de transición en los movimientos (sin límites discretos). En este sentido, en la laguna de Pueblo Viejo, especies típicamente diurnas como *M. curema*, *B. patronus* y *G. boleosoma* llegaron a extender su actividad al amanecer y/o anochecer, mientras que especies con preferencias nocturnas llegaron a iniciar su actividad al anochecer (*A. hepsetus* y *M. martinica*) o la terminaron al amanecer (*B. chrysoura* y *C. melanopus*).

Con respecto a la variabilidad nictímera de la riqueza de especies (Figura 6), ésta siempre fue mayor durante la noche (aunque con diferencias significativas sólo en el mes enero). Esto significa un mayor número de especies con hábitos nocturnos, las cuales podrían extender su actividad a las horas de penumbra, como efectivamente sucede en el sistema estudiado, con *A. mitchilli*. Un mayor número de especies capturadas durante las horas de oscuridad y/o penumbra, ha sido un patrón observado tanto en estuarios templados (Livingston, 1976; Layman, 2000), como en los tropicales (Stoner, 1991; Griffiths, 2001), el cual es explicado por el ingreso a los estuarios de peces depredadores o de grandes agregaciones de peces durante el período nocturno. Esto les representaría la ventaja adaptativa del acceso a un ambiente con elevada disponibilidad de alimento, durante las horas de oscuridad, ate-

nuando también a este nivel, el riesgo de ser depredado. Así, la consideración de muestreos nocturnos en la determinación de la riqueza de especies de peces de un ecosistema, puede incrementar la probabilidad de capturar especies raras nocturnas y por lo tanto obtener una mejor representación de la estructura de la comunidad (Griffiths, 2001).

De manera inversa a la riqueza de especies, el número de especies dominantes siempre fue mayor durante las horas de luz en todos los meses y en cuatro de estos meses las diferencias fueron significativas (Figura 6). Esto implica una mayor diversidad de especies durante el día, de hecho, el índice N2 ha sido empleado como medida de la diversidad (Krebs, 1999). En este sentido, la mayor riqueza durante la noche, con una correspondiente baja diversidad, puede deberse a que a pesar de un mayor número de especies, algunas de estas presentan una alta dominancia en número durante este período, como también sucede en la laguna de Pueblo Viejo con *A. mitchilli*.

A pesar que en muchos estudios se ha observado una influencia de la marea sobre las poblaciones de peces (Wootton, 1990) y en particular sobre el número de especies capturadas (Layman, 2000), para la laguna de Pueblo Viejo, se pudo observar que en los diferentes ciclos de 24 horas realizados (Figura 5 y 6), valores altos de abundancia, riqueza y número de especies dominantes coincidieron tanto con niveles altos y bajos del nivel del agua, como también con sus ascensos (flujo) y descensos (reflujo). Así, se puede considerar que para el sistema estudiado, existe poca influencia directa de la marea (por lo menos debida al nivel de agua) sobre estas variables y su comportamiento nictímero parece estar determinado principalmente por el ciclo de luz-oscuridad. De hecho, ninguna de las variables ambientales evaluadas (Figura 2) mostró diferencias significativas a lo largo del día ($P_s > 0.9$). Aunque la marea puede condicionar la variación de la salinidad y temperatura en ciclos de 24 horas y estas a su vez incidir sobre la estructura de la comunidad, en el presente estudio se observó que el nivel del agua (efecto de la marea) nunca se correlacionó con la salinidad ($P_s > 0.1$) y sólo en dos ciclos con la temperatura, en uno de manera directa y en otro de manera inversa. Asimismo, la abundancia y los parámetros de la comunidad en ningún ciclo se correlacionaron significativamente con las variables ambientales evaluadas ($P_s > 0.05$). Similarmente para la Laguna de Términos, Campeche, en ciclos de 24 horas Yáñez-Arancibia *et al.* (1982) encontraron poco efecto de la marea sobre los parámetros de la comunidad.

En relación con el comportamiento estacional de la abundancia total de peces (Figura 7a), los pulsos durante la época seca (enero-marzo) y lluviosa (julio-septiembre), podrían estar relacionados con los procesos de producción del sistema, ya que en la laguna de Pueblo Viejo durante marzo-

mayo y julio-septiembre, se presentan pulsos importantes en la concentración de clorofilas, número de células fitoplanctónicas y producción primaria (Cruz-Romero, 1973; De la Lanza & Cantú, 1986; Contreras, 1985). Similar asociación entre la abundancia de peces y los procesos de producción ha sido señalada para las comunidades de peces de la Laguna de Términos (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988; 1993).

Pulsos de abundancia total de peces durante la época lluviosa, también han sido reportados en estudios previos, tanto en la laguna de Pueblo Viejo (Castillo-Rivera & Zárate, 2001), como para otros estuarios tropicales y templados (Flores-Verdugo *et al.*, 1990; Layman, 2000). En este sentido, las lluvias pueden favorecer los procesos productivos a través de un incremento de la descarga de los ríos y del escurrimiento de la cuenca de la laguna, aportando grandes cantidades de materia orgánica alóctona y nutrimentos dentro del sistema, lo cual a su vez también incrementa la disponibilidad de recursos tróficos (Castillo-Rivera *et al.*, 1994; Castillo-Rivera & Zárate, 2001). Así, se puede considerar que el comportamiento estacional de la abundancia total de peces está principalmente determinado por los procesos de producción del sistema y por una contribución del régimen de precipitación local, actuando ambos en sinergia a través de un incremento en la disponibilidad de alimento y la consecuente migración de peces de las aguas oceánicas al interior de la laguna. Relacionado con lo anterior, la mayor proporción de individuos pequeños durante enero-marzo podría reflejar períodos de reclutamiento biológico, mientras que la mayor proporción de individuos grandes durante julio-septiembre podría relacionarse con respuestas tróficas de las especies, como se ha señalado previamente para el sistema estudiado (Castillo-Rivera & Zárate, 2001).

El comportamiento estacional de la riqueza (Figura 7b) mostró dos pulsos, uno durante el verano (julio) y otro en la época fría (noviembre-enero). Pulsos de riqueza de especies durante el verano también han sido observados en comunidades de peces templadas (Layman, 2000) y tropicales (Beumer, 1980; Tremain & Adams, 1995). En relación con esto, varios estudios han indicado que las fluctuaciones mensuales de la temperatura, salinidad y turbidez, influyen sobre el patrón estacional de la riqueza de especies (Hook, 1991; Cyrus & Blaber, 1992; Fraser, 1997). Para el caso particular de la laguna de Pueblo Viejo, aunque no existieron correlaciones significativas ($P_s > 0.20$) entre las variables ambientales (Figura 3) y la abundancia y parámetros de la comunidad, parece existir una relación inversa entre la riqueza y la salinidad (Figura 7b), lo cual se puede deber a la preferencia por aguas de menor salinidad (asociadas con el aporte de nutrimentos y materia orgánica), por un mayor número de especies. De manera similar, Tremain & Adams (1995) encontraron una relación in-

versa entre la salinidad y riqueza de especies de peces en un estuario subtropical de Florida. Por el contrario, el número de especies dominantes mostró un comportamiento estacional concordante con el de la salinidad, lo cual se relaciona con el origen marino de las especies que tienden a ser las dominantes.

En este sentido, *A. mitchilli* fue una especie abundante en todos los meses y llegó a dominar tanto en el día (en cuatro de los seis ciclos de 24-h), como en la noche, período durante el cual su dominancia fue más conspicua, mientras que *M. martinica* resultó ser una especie dominante típica del día, en cuatro de los seis meses analizados. Aunque *C. melanopus* resultó ser una especie dominante a lo largo del año (excepto enero-marzo), su patrón nictémero fue menos definido, pues llegó a dominar tanto en la noche como en el día. Por su parte, *B. chrysoira* fue dominante sólo en julio, tanto en el día, como en la noche. Otras especies dominantes fueron *M. curema* y *B. gunteri* durante las horas luz, y *A. hepsetus* durante las horas de oscuridad.

REFERENCIAS

- BEUMER, J.P. 1980. Hydrology and fish diversity of a North Queensland tropical stream. *Australian Journal of Ecology* 5(2):159-186.
- BROWER, J.E., J.H. ZAR & C.N. VON ENDE. 1990. *Field and laboratory methods for general Ecology*. 3rd Ed. Wm. C. Brown. U.S.A. 194 p.
- 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 México. *Southwestern Naturalist* 39(3): 263-268.
- CASTILLO-RIVERA, M., A. KOBELKOWSKY & M. MONTIEL. 1997. Diversidad de peces de las lagunas costeras de Pueblo Viejo y el Mango, Veracruz. Informe final de proyecto de Investigación CONABIO, convenio FB-341/H18/96. México, D.F.
- 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.
- CLARK, C.W. & D.A. LEVY. 1988. Diel vertical migration by juvenile sock-eye salmon and the antipredator window. *American Naturalist* 131:271-290.
- CONTRERAS, F. 1985. Comparación hidrológica de tres lagunas costeras del estado de Veracruz, México. *Universidad y Ciencia* 2(3):47-56.
- CRUZ-ROMERO, M. 1973. Análisis parcial de microplancton de la laguna de Pueblo Viejo Veracruz, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 24:327-368.
- 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.
- DE LA LANZA, G. & M. CANTÚ. 1986. Cuantificación de clorofilas y aplicación del índice de diversidad de pigmentos (D^{430}/D^{365}) para estimar el estado biótico de la Laguna de Pueblo Viejo, Ver. *Universidad y Ciencia* 3(5):31-42.
- FELLEY, J. 1989. Nekton assemblages of the Calcasieu estuary. *Contributions in Marine Science* 31:95-117.
- FLORES-VERDUGO, F., F. GONZÁLEZ-FARIÁS, O. RAMÍREZ-FLORES, F. AMEZCUA-LINARES, A. YÁNEZ-ARANCIBIA, M. ALVAREZ-RUBIO & J.W. DAY. 1990. Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapán-Agua Brava lagoon-estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries* 13:219-230.
- 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 Köpen*. 4^a Ed. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 217 p.
- GRIFFITHS, S.P. 2001. Diel variation in the seagrass ichthyofaunas of three intermittently open estuaries in south-eastern Australia: implications for improving fish diversity assessments. *Fisheries Management and Ecology* 8(2):123-140.
- HELPMAN, G.S. 1993. Fish behaviour by day, night and twilight. In: T.J. Pitcher (Ed.). *Behaviour of Teleost Fishes*, 2nd Ed. Chapman and Hall. London, pp. 479-512.
- HOBSON, E.S., J.R. CHESSE & W.N. MCFARLAND. 1981. Crepuscular and nocturnal activities of California nearshore fishes, with consideration of their scotopic visual pigments and the photic environment. *Fishery Bulletin* 79: 1-30.
- HOOK, J. 1991. Seasonal variation in relative abundance and species diversity of fishes in South Bay. *Contributions in Marine Science* 52: 127-141.
- KJERFVE, B. 1986. Comparative oceanography of coastal lagoons. In: D. Wolfe (Ed.), *Estuarine Variability*. Academic Press. New York, pp. 63-82.
- KOBELKOWSKY, A. 1991. Ictiofauna de las lagunas costeras del estado de Veracruz. In: M. G. Figueroa, C. Alvarez, A. Esquivel & E. Ponce (Eds.), *Fisicoquímica y Biología de las Lagunas Costeras Mexicanas*. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México, pp. 74-93.

- KREBS, C. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd Ed. Addison-Wesley. California. 620 p.
- LAYMAN, C.A. 2000. Fish assemblage structure of the shallow ocean surf-zone on the eastern shore of Virginia Barrier Islands. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51(2):201-213.
- LIVINGSTON, R. J. 1976. Diurnal and seasonal fluctuations of organism in north Florida estuary. *Estuarine Coastal of Marine Science* 4:373-400.
- LOWE-McCONNELL, R.M. 1987. *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. Cambridge University Press. Cambridge. 382 p.
- 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.
- MOYLE, P.B. & J.J. CECH. 2000. *Fishes: an Introduction to Ichthyology*. 4th Ed. Prentice-Hall. New Jersey. 612 p.
- POTTS, G.W. 1990. Crepuscular behavior of marine fishes. In: P. J. Herring, A. K. Campebell, M. Whitfiels & L. Maddock (Eds.). *Light and life in the sea*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 221-227.
- REAL ACADEMIA ESPAÑOLA. 2001. *Diccionario de la Lengua Española*. 22da. Ed. Espasa. España. 1614 p.
- ROSS, S. T., R. H. MACMICHAEL & D. L. RUPLE. 1987. Seasonal and Diel Variation in the standing crop of fishes and Macroinvertebrates from a Gulf of Mexico Surf Zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 25: 391-412.
- SHERIDAN, P.F. 1983. Abundance and distribution of fishes in the Galveston Bay system, 1963-1964. *Contributions in Marine Science* 26:143-163.
- SIEGEL, S. & N.J. CASTELLAN. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. 2nd Ed. Mc-Graw-Hill. New York. 399p.
- SNELSON, F.F. & M.R. JOHNSON. 1995. Epibenthic fish diversity in Mosquito Lagoon: A decade of relative stability. *Bulletin of Marine Science* 57(1):284-285.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3rd Ed. W.H. Freeman. New York. 887 p.
- STONER, A.W. 1986. Community structure of the demersal fish species of laguna Joyuda, Puerto Rico. *Estuaries* 9:142-152.
- STONER, A.W. 1991. Diel variation in the catch of fishes and penaid shrimp in a tropical estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 33:57-69.
- 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.
- WOOTTON, R.J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall. Great Britain. 404 p.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. LARA-DOMÍNGUEZ, P. SÁNCHEZ-GIL, I. VARGAS-MALDONADO, P. CHAVANCE, F. AMEZCUA-LINARES, A. AGUIRRE-LEÓN & S. DÍAZ-RUIZ. 1982. Ecosystem dynamics and nichthemeral and seasonal programming of fish community structure in a tropical estuarine inlet, Mexico. In: P. Lasserre and H. Postma (Eds.). *Coastal Lagoons, Oceanologica Acta*. Vol. Spec. 5(4):417-429.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. LARA-DOMÍNGUEZ, J. ROJAS-GALAVIZ, P. SÁNCHEZ-GIL & G. 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): 191-200.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., A. LARA-DOMÍNGUEZ & 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. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th Ed. Prentice Hall. New Jersey. 929 p.

Recibido: 4 de octubre de 2004.

Aceptado: 28 de marzo de 2005.